



HAL
open science

Influences relatives de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité : implications pour la conservation en forêts de montagne

Philippe Janssen

► To cite this version:

Philippe Janssen. Influences relatives de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité : implications pour la conservation en forêts de montagne. Biologie végétale. Université Grenoble Alpes, 2016. Français. NNT : 2016GREAS024 . tel-01692876

HAL Id: tel-01692876

<https://theses.hal.science/tel-01692876>

Submitted on 25 Jan 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE LA COMMUNAUTE UNIVERSITE GRENOBLE ALPES

Spécialité : **Modèles, méthodes et algorithmes en biologie,
santé et environnement**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Philippe JANSSEN

Thèse dirigée par **Jean-Jacques BRUN**
codirigée par **Christophe BOUGET** et **Marc FUHR**

préparée au sein de l'**Unité de recherche Ecosystèmes
Montagnards de IRSTEA, centre de Grenoble**

dans l'**École Doctorale Ingénierie pour la Santé, la Cognition et
l'Environnement**

Influences relatives de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité : implications pour la conservation en forêts de montagne

Thèse soutenue publiquement le **16 décembre 2016**,
devant le jury composé de :

M. Jean-Jacques BRUN

Directeur de recherche (HDR), UR EMGR, IRSTEA, Directeur

M. Christophe BOUGET

Ingénieur-Chercheur (HDR), UR EFNO, IRSTEA, Co-Directeur

M. Marc FUHR

Ingénieur-Chercheur, UR EMGR, IRSTEA, Encadrant (invité)

M. Kris VERHEYEN

Professeur, Université de Gand, Rapporteur

M. Hervé JACTEL

Directeur de recherche (HDR), UMR BIOGECO, INRA, Rapporteur / Président

M. Thibault LACHAT

Professeur, Haute Ecole Spécialisée bernoise, Examineur

M. Vincent BOULANGER

Chargé de recherche et développement, ONF, Examineur



THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ GRENOBLE-ALPES

Spécialité : Modèles, méthodes et algorithmes en biologie,
santé et environnement

***Influences relatives de l'ancienneté et de la maturité
sur la biodiversité : implications pour la conservation
en forêts de montagne***

Présentée et soutenue publiquement par

JANSSEN Philippe

le 16 Décembre 2016 devant le jury composé de :

M. BRUN Jean-Jacques Directeur de recherche (HDR), UR EMGR, IRSTEA	Directeur
M. BOUGET Christophe Ingénieur-chercheur (HDR), UR EFNO, IRSTEA	Co-Directeur
M. FUHR Marc Ingénieur-chercheur, UR EMGR, IRSTEA	Encadrant (invité)
M. VERHEYEN Kris Professeur, ForNaLab, Université de Gand (Belgique)	Rapporteur
M. JACTEL Hervé Directeur de recherche (HDR), UMR BIOGECO, INRA	Rapporteur / Président
M. LACHAT Thibault Professeur, HAFL, Haute École spécialisée bernoise (Suisse)	Examineur
M. BOULANGER Vincent Chargé de recherche et développement, ONF	Examineur

AUX ARBRES

Arbres de la forêt, vous connaissez mon âme!
Au gré des envieux, la foule loue et blâme ;
Vous me connaissez, vous! – vous m’avez vu souvent,
Seul dans vos profondeurs, regardant et rêvant.
Vous le savez, la pierre où court un scarabée,
Une humble goutte d’eau de fleur en fleur tombée,
Un nuage, un oiseau, m’occupent tout un jour.
La contemplation m’emplit le cœur d’amour.
Vous m’avez vu cent fois, dans la vallée obscure,
Avec ces mots que dit l’esprit à la nature,
Questionner tout bas vos rameaux palpitants,
Et du même regard poursuivre en même temps,
Pensif, le front baissé, l’œil dans l’herbe profonde,
L’étude d’un atome et l’étude du monde.
Attentif à vos bruits qui parlent tous un peu,
Arbres, vous m’avez vu fuir l’homme et chercher Dieu!
Feuilles qui tressaillez à la pointe des branches,
Nids dont le vent au loin sème les plumes blanches,
Clairières, vallons verts, déserts sombres et doux,
Vous savez que je suis calme et pur comme vous.
Comme au ciel vos parfums, mon culte à Dieu s’élance,
Et je suis plein d’oubli comme vous de silence!
La haine sur mon nom répand en vain son fiel ;
Toujours, – je vous atteste, ô bois aimés du ciel! –

J’ai chassé loin de moi toute pensée amère,
Et mon cœur est encore tel que le fit ma mère!

Arbres de ces grands bois qui frissonnez toujours,
Je vous aime, et vous, lierre au seuil des autres sourds,
Ravins où l’on entend filtrer les sources vives,
Buissons que les oiseaux pillent, joyeux convives!
Quand je suis parmi vous, arbres de ces grands bois,
Dans tout ce qui m’entoure et me cache à la fois,
Dans votre solitude où je rentre en moi-même,
Je sens quelqu’un de grand qui m’écoute et qui m’aime!
Aussi, taillis sacrés où Dieu même apparaît,
Arbres religieux, chênes, mousses, forêt,
Forêt! c’est dans votre ombre et dans votre mystère,
C’est sous votre branchage auguste et solitaire,
Que je veux abriter mon sépulcre ignoré,
Et que je veux dormir quand je m’endormirai.

Victor Hugo

REMERCIEMENTS

L'écriture de ces lignes correspond à l'aboutissement d'un travail de recherche de plus de trois années qui n'aurait été rendu possible sans la participation, parfois l'engagement, et le soutien de très nombreuses personnes qu'il me fait plaisir ici de remercier chaleureusement et sincèrement. Ayant bien conscience que cette partie sera sans doute la plus lue de tout le manuscrit, j'ai redoublé d'efforts pour essayer de n'oublier personne. Seulement, défiance de la mémoire due à des apéros parfois trop costauds, il se pourrait qu'involontairement un ou deux oublis s'opèrent. Si cela devait te blesser toi qui lis ces lignes, sache que c'est bien involontaire...

Tout d'abord, merci à mes encadrants pour avoir accepté mon dossier malgré mon âge avancé et les quelques trous dans le CV dus à des voyages prolongés. Merci pour la confiance accordée et les échanges fructueux au cours de ces trois années. Merci à Jean-Jacques Brun d'IRSTEA Grenoble, mon directeur, pour sa bonne humeur quotidienne, ses encouragements et les discussions sur les questions de naturalité, parfois de spiritualité. Merci à Christophe Bouget d'IRSTEA Nogent-sur-Vernisson, mon co-directeur, pour ses remarques pertinentes, son expertise et son implication. Merci à Marc Fuhr d'IRSTEA Grenoble, mon encadrant de proximité, pour avoir initié ce projet mais aussi pour sa disponibilité, son soutien et ses bons conseils.

Merci également aux membres du jury pour avoir accepté d'évaluer ce travail et de l'enrichir de débats intéressants et constructifs. Merci à Hervé Jactel de l'INRA de Bordeaux et Krys Verheyen de l'Université de Gand pour avoir accepté la responsabilité de rapporteur, et à Thibault Lachat de la Haute École spécialisée bernoise et Vincent Boulanger de l'Office National des Forêts pour avoir accepté la responsabilité d'examineur.

Merci enfin aux membres de mon comité de thèse, que je n'aurai sans doute pas assez sollicités mais qui ont su apporter un éclairage essentiel au bon démarrage de cette thèse. Les fondations en quelques sortes. Merci donc à Jean-Luc Dupouey de l'INRA de Nancy et Laurent Larrieur de l'INRA de Toulouse.

Tout a un coût, les déplacements, les analyses, les stages et mon salaire. Merci donc à ceux qui ont financé et contribué ainsi à l'aboutissement de ce travail. En premier lieu merci à IRSTEA d'avoir jugé ce sujet prioritaire en accordant une demi-bourse. Merci au Conseil Général de l'Isère d'avoir financé une partie du terrain à travers son pôle de recherches sur la biodiversité. Merci également au Parc Naturel Régional du massif des Bauges, à la Zone Atelier Alpes et au Labex OSUG@2020. Merci enfin à l'unité Ecosystèmes Montagnards d'avoir supporté les derniers mois.

Cette thèse étant basée sur l'acquisition intégrale de plusieurs jeux de données, il est facile de comprendre l'importance de la phase de terrain et le temps que cela a pu représenter, certains diront à se promener dans les bois... Je tiens donc tout particulièrement à remercier mes compagnons de balade pour avoir creusé, mesuré, relevé, noté et plus encore avec moi dans les bois. Merci donc au très ponctuel Gilles Favier, à la rayonnante Sophie Labonne et à l'infatigable Pascal Tardif d'IRSTEA Grenoble pour les coups de main quotidiens sur le terrain et au laboratoire. Merci à Fanny Lebagousse, stagiaire polyvalente qui a effectué une grande partie du terrain et a saisi la plupart des fiches de relevés sans jamais se plaindre. Merci également à Eric Mermin pour les coups de main occasionnels dans les périodes de rush et à Lauric Cécillon pour avoir pris le temps de

m'initier au creusage de trou et à l'observation de la terre, i.e. aux relevés pédologiques. Il n'est pas de Grenoble mais tout le monde le connaît maintenant, Mr. Carl Moliard d'IRSTEA Nogent-sur-Vernisson a géré la logistique des pièges à insectes, fait moult aller-retour entre la pampa parisienne et les montagnes des Alpes, et surtout fait joujou avec le 4x4 pour ne pas trop marcher. Merci à toi.

Merci à ceux qui nous ont facilité le travail sur le terrain en nous permettant d'emprunter des routes forestières ou des chemins privés, en nous permettant de poser les pièges dans des forêts privées, en nous aiguillant sur des zones potentiellement intéressantes et en nous fournissant des données, notamment les cartes d'habitats. Merci donc aux trois Parc Naturels Régionaux concernés et plus spécifiquement aux chargés de mission qui ont suivi ce travail, à l'Office National des Forêts, au Centre Régional de la Propriété Forestière, aux propriétaires forestiers...

Le terrain c'est bien beau mais après il reste encore à saisir, identifier, valider... bref, passer par de nombreuses étapes de traitement pour enfin constituer le fameux jeu de données. Pour les coléoptères saproxyliques, ce travail n'aurait été rendu possible sans la participation de Carl Moliard pour le tri des échantillons, travail fastidieux et ennuyant (plus de 20 000 individus isolés avec des petites pinces) qu'il a partagé avec Aminata NDiaye d'IRSTEA Nogent-sur-Vernisson. Spéciale dédicace pour son implication à Benoît Nusillard d'IRSTEA Nogent-sur-Vernisson. Merci à toi pour la gestion des identifications ainsi que pour nos soirées nogentaises, bien appréciées dans l'hiver du domaine des barres. Benoît est certes un expert des insectes mais il a ses limites, merci donc à Olivier Courtin, Julien Delnatte, Julien Haran, Thierry Noblecourt et Olivier Rose, pour leur expertise et leur contribution dans l'identification des petites bêtes. Merci enfin à Eugénie Cateau, désormais docteure, et Hervé Brustel de l'Ecole d'ingénieurs Purpan-Toulouse pour cette collaboration fructueuse ayant permis d'enrichir le jeu de données avec des coléoptères marcheurs et ainsi tester de manière rigoureuse l'effet de l'ancienneté sur les petites bêtes de la litière et des brindilles. Pour les collemboles, ce travail n'aurait été rendu possible sans l'implication et le savoir-faire du Laboratoire d'Ecologie Alpine (CNRS) et plus spécifiquement de Stéphane Bec, Pierre Taberlet et Philippe Choler, cela dans le cadre du projet « Metabarcoding des Collemboles dans les Alpes » (ZAA). Merci à vous pour cette opportunité de collaboration m'ayant permis de donner un côté moderne et très tendance à ma thèse. La biologie moléculaire étant loin de mes compétences merci également à Amélie Saillard et Delphine Rioux pour avoir géré les extractions d'ADN et la logistique qui va avec et merci à Frédéric Boyer pour les coups de main informatiques dans le traitement de ces 16 millions de séquences, travail qui, je dois bien le reconnaître, a été effectué avant tout par Stéphane. Pour la flore et les lichens, merci aux livres, aux clés de détermination et aux loupes binoculaires.

L'étude de l'ancienneté implique de remonter dans le temps, pour savoir où étaient et où n'étaient pas les forêts. Pas facile. Heureusement il y a les archives et les cartes d'Etat-major, les cadastres Napoléoniens et les mappes Sardes. Malgré la beauté de ces documents, encore peu de personnes ont pris soin de les vectoriser et de les géoréférencer pour pouvoir les exploiter sous système d'information géographique. Ce travail fastidieux a été réalisé pour la Chartreuse par Sophie Labonne d'IRSTEA Grenoble, pour le Vercors par l'INRA de Nancy et pour les Bauges par le Parc Naturel Régional lui-même, qu'ils en soient remerciés. Cette caractérisation a été affinée dans le cadre d'une collaboration avec Dominique Baud et Franck Giazzi de l'Institut de Géographie Alpine (UMR CNRS-PACTE) et du projet « Géohistoire de la biodiversité forestière » (Labex OSUG@2020). Merci à Dominique pour son implication dans l'encadrement des stages associés à ce projet ainsi que pour avoir fait le lien avec les archives départementales de la Drôme, de l'Isère, de la Savoie et de la

Haute-Savoie. Merci à Sébastien De Danieli d'IRSTEA Grenoble pour son travail de photographie des nombreuses planches du cadastre Napoléonien de l'Isère. Merci aux stagiaires qui se sont succédés pour notamment vectoriser les cadastres napoléoniens, Maxime Gillet, pour fouiller dans les archives et renseigner de manière détaillée l'état de l'occupation du sol passée, Chloé Bérard, et enfin pour faire parler les données et caractériser les dynamiques paysagères, Simon Garcin.

Les données il faut ensuite les faire parler, les décortiquer, les analyser et en faire des papiers. Je me suis donc initié à R pour la bonne cause. Cette initiation a été facilitée grâce aux formations de qualité proposées par Renaud Jaunatre et Guillaume Lagarrigues d'IRSTEA Grenoble. Guillaume m'a également épâté en tapotant quelques fonctions de-ci de-là pour rendre mes scripts plus « propres » et m'a permis de récupérer et de faire parler les données climatiques utilisées dans le quatrième article. Merci également à George Kunstler pour les petits conseils, les réponses à mes questions diverses et la relecture du premier papier. Merci à Fabien Laroche d'IRSTEA Nogent-sur-Vernisson pour la relecture du deuxième papier et à Laurent Bergès d'IRSTEA Grenoble pour la relecture du quatrième papier. Merci enfin à Vicky Moore pour la relecture et les corrections de l'english sur les quatre papiers.

Pour faire avancer la science, le chercheur doit se concentrer sur son cœur de métier au point parfois de négliger les paperasseries diverses et variées. Heureusement, IRSTEA Grenoble dispose d'un personnel d'appui efficace et sympathique. Merci donc à Catherine Lukie, Geneviève Nouvellon, Christelle Rizzo et sans doute beaucoup d'autres des services généraux pour la gestion des bons de commande, des conventions de stage, des ordres de missions... Merci également à Damien Buttiglieri pour les dépannages informatiques et à Mr. Vélo, Christian Eymond-Gris, pour le prêt de la bicyclette de compet. Merci à Fred Ousset, pour le coup de câble bien placé qui a évité à la 206 de se retrouver dans le fond des bois... Enfin merci à François Véron pour l'accueil au sein de l'unité de recherche EM (Ecosystèmes montagnards) et à Thomas Cordonnier pour l'accueil au sein de l'équipe EDGE (Dynamique et gestion des écosystèmes de montagne).

Le boulot c'est bien beau mais y pas que ça dans la vie. Merci donc au groupe « BZZZ » pour l'initiation à l'apiculture et le bon miel. Merci aux compagnons de tablée pour les discussions diverses et variées, merci également aux précédents thésards et aux retraités actuels pour les pots et les trinquages occasionnés (sur ce point j'adresse une dédicace aux « experts », Dédé et Gilles !). Merci aux potes des Alpes, de Normandie et de Houat pour le débranchement occasionnel, les sorties dans les bars, le beaujolais, les montagnes, le parapente, les barbecues, les « santés », les randos, la liche, les baignades, la musique, la farniente... bref la vie quoi.

Enfin et surtout merci à celle qui me supporte tous les jours, qui prend soin de moi et m'évite de sombrer dans la mal bouffe, qui a corrigé toutes les fautes d'orthographe de ce manuscrit et qui en plus de ça couche avec moi. Merci Valérie et surtout merci pour cette réussite, qui, bien plus que tout le reste donne du sens et de l'espoir dans l'avenir, cette petite chose d'abord inerte et peu mobile qui désormais sait dire « lichen » et « coéopère sapoillique » et qui tous les soirs, durant ces presque trois années m'a permis de passer à autre chose, d'apprendre à faire des tours, des puzzles, de donner à manger à des personnages imaginaires, de faire le chat sur le lit... Merci à toi ma petite Flora, merci d'exister, merci pour ton innocence et ta joie de vivre.

RESUME

Depuis les années 1980, de nombreuses études ont montré l'importance des peuplements forestiers très matures et de leurs attributs constitutifs (arbres de gros diamètre, bois morts...) pour la conservation de la biodiversité forestière. Ces travaux ont permis d'initier un processus en faveur d'une meilleure reconnaissance de la fonction écologique des forêts. La plupart de ces études ne tiennent cependant pas compte de la notion d'ancienneté des forêts, i.e. de la continuité temporelle de l'état boisé. Cette notion apparaît pourtant pertinente pour expliquer la répartition de certaines espèces. Ainsi, une forêt ancienne, même rajeunie par une perturbation, pourrait jouer un rôle pour la conservation de la biodiversité tout aussi important qu'une forêt récente constituée de peuplements très matures. Cette relation *a priori* contrastée entre biodiversité et maturité d'une part et biodiversité et ancienneté d'autre part, soulève de nombreuses questions quant aux choix stratégiques à mettre en place pour une conservation et une gestion optimale de la biodiversité en forêts. Plus généralement, ces notions permettent de questionner l'influence relative des activités humaines passées et actuelles sur la biodiversité forestière. Afin de préciser les effets relatifs de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité, une approche combinant géohistoire et sciences de l'environnement a été mise en place. Un dispositif d'étude de 70 sites, croisant des forêts anciennes ou récentes avec des peuplements peu matures ou très matures, a été développé dans les Préalpes françaises (Vercors, Chartreuse et Bauges). Pour chacun des sites, l'ancienneté et la maturité ont été caractérisées et quatre groupes taxinomiques ont été inventoriés : flore vasculaire, coléoptères saproxyliques, collemboles et macrolichens épiphytes. Nos résultats indiquent une absence flagrante d'effet d'héritage dû aux usages passés, à la fois dans les sols et sur la biodiversité. Les espèces étaient avant tout influencées par la maturité des peuplements, notamment la diversité des bois morts pour les coléoptères saproxyliques et l'ouverture de la canopée pour la flore vasculaire. Le sol, à travers le pH et les formes d'humus, avait également un rôle structurant fort sur la flore vasculaire et les collemboles, et le climat, à travers les températures, sur les coléoptères saproxyliques. Cet effet limité de l'ancienneté, comparativement aux études antérieures, est à mettre en relation avec le contexte écologique, paysager et historique des forêts de montagne : fort taux de boisement, forte proportion de forêts anciennes, surfaces boisées peu fragmentées, usage ancien peu impactant et gestion forestière actuelle assez extensive. Nos résultats montrent ainsi que l'effet des usages anciens sur la biodiversité dépend fortement du contexte. Ils soulignent l'importance de la prise en compte des conditions environnementales locales, attributs de maturité mais aussi conditions climatiques et édaphiques, pour une compréhension plus fine des patrons de biodiversité en forêts de montagne.

SUMMARY

Since the 1980s, numerous studies had shown the importance of stand maturity, especially old-growth habitat features (very large trees, deadwood...) for forest biodiversity conservation. This work led to a better recognition of the ecological function of forests. However, most of these studies do not take account of forest continuity, i.e. the temporal continuity in forested condition. Forest continuity has been used to explain some species distribution. Therefore, ancient forests, even rejuvenated by disturbances, may be of greater conservation interest for biodiversity than recent forests composed of overmature stands. This *a priori* contrasting relationship between biodiversity and stand maturity on the one hand and biodiversity and forest continuity on the other hand, raises many questions about the most appropriate policy choices to conserve and manage adequately forest biodiversity. More generally, these concepts allow the questioning of the relative influence of past and present human-induced environmental changes on forest biodiversity. To clarify the relative effects of forest continuity and stand maturity on biodiversity, we developed an approach in which we combined historical ecology and environmental sciences. We established 70 sites in the French Prealps (Vercors, Chartreuse and Bauges) in which we crossed ancient or recent forests with mature or overmature stands. For each site we characterized forest continuity and stand maturity and assessed the response of four taxonomic groups: vascular plants, saproxylic beetles, springtails and epiphytic macrolichens. Results showed an obvious lack of legacy effect on both soil conditions and biodiversity. Species were above all influenced by stand maturity, especially deadwood diversity for saproxylic beetles and canopy openness for vascular plants. Soil conditions, through pH and humus forms, had also a great structuring role on vascular plants and springtails, and climatic conditions, through temperature, on saproxylic beetles. Comparatively to previous studies, this quite limited effect of forest continuity can be linked with the ecological, landscape and historical context of mountain forests: high percentage of forest cover, high proportion of ancient forests, low-fragmented wooded areas, past land use being low impacting and current extensive forest management. Overall, our results show that the effect of forest continuity on biodiversity is context dependent and underline the necessity to better account for local environmental conditions, stand maturity attributes but also climatic and edaphic conditions, to improve our understanding of biodiversity patterns in mountain forests.

VALORISATION DES RESULTATS DE LA THESE

Articles scientifiques à comité de lecture

- **Janssen P.**, Cateau E., Fuhr M., Nusillard B., Brustel H. & C. Bouget, 2016. Are biodiversity patterns of saproxylic beetles shaped by habitat limitation or dispersal limitation? A case study in unfragmented montane forests. *Biodiversity and Conservation*, 25(6):1167-1185
- **Janssen P.**, Fuhr M., Cateau E., Nusillard B. & C. Bouget, 2017. Forest continuity acts congruently with stand maturity in structuring the functional composition of saproxylic beetles. *Biological Conservation*, 205:1-10
- **Janssen P.**, Bec S., Fuhr M., Taberlet P., Brun J.J. & C. Bouget. Soil conditions and stand maturity may mediate the legacy effect of past land-use changes on above-belowground alpha- and beta-diversity (*In preparation*)
- **Janssen P.**, Fuhr M. & C. Bouget. Climate and soil rather than past and present human-induced environmental changes are key drivers of multi-taxon species distribution in temperate mountain forests (*In preparation*)

Conférences internationales

- **Janssen P.**, Fuhr M., & C. Bouget, 2016. High conservation value of overmature stands in ancient forests revealed by the functional structure of saproxylic beetle assemblages. *EcoSummit, Ecological Sustainability: Engineering Change (Montpellier, France, 29 août-1^{er} septembre)*. Com. Orale.
- **Janssen P.**, Garcin S. & D. Baud, 2016. Apport de l'approche géohistorique pour l'étude de la biodiversité forestière. Le cas de la flore herbacée dans les Préalpes. *Géohistoire de l'environnement et des paysages (Toulouse, France, 12-14 octobre)*. Com. Orale.
- Dupouey J.L., Chauchard S., Bergès L., Abadie J., Archaux F., Avon C., Bec R., Cordonnier T., Deconchat M., Decocq G., Delcourte M., Fuhr M., Heintz W., **Janssen P.**, Landmann G., Larrieu L., Leroy N., Montpied P., Rochel X., Thomas M., Salvaudon A. & D. Vallauri, 2016. Cartographie des forêts anciennes de France - Objectifs, bilan et perspectives. *Géohistoire de l'environnement et des paysages (Toulouse, France, 12-14 octobre)*. Com. Orale.

Conférences nationales

- **Janssen P.**, Nusillard B., Moliard C., Cateau E., Fuhr M. & Bouget C., 2016. Biodiversité des coléoptères saproxyliques en forêts de montagne : préserver les forêts anciennes, les peuplements matures ou les deux ? *Rencontres annuelle des GEF & GPF (Ramatuelle, France, 26-29 septembre)*. Com. Orale.
- **Janssen P.**, 2016. Ancienneté versus Maturité: deux notions clés pour comprendre l'influence des activités humaines passées et actuelles sur la biodiversité en forêt. *6^{ème} Assises Nationales de la Biodiversité, Atelier « Comment connaître, préserver, maintenir et valoriser son héritage forestier ? » (Clermont-Ferrand, France, 14-16 septembre 2016)*. Com. Orale.

- **Janssen P.**, 2016. Réponse de la biodiversité à la maturité des peuplements et à l'ancienneté des forêts : le cas des Préalpes. *Forêts anciennes, Enjeux et perspectives pour les territoires du Massif central - Journée d'échanges (Saint-Gervais-Sous-Meymont, France, 29 avril 2016)*. Com. Orale.
- **Janssen P.**, 2015. Répartition de la biodiversité en forêts de montagne : rôle de l'ancienneté et de la maturité. « *Les Alpes, source d'énergie positives* » 3^{ème} Université des Alpes (Megève, France, 16-18 septembre 2015). Com. Orale.

Autres valorisations

- Biodiversité à tous les étages... altitudinaux. Pint of Science, la science se fait mousser (Grenoble, La Casemate, 24 mai 2016, avec M. Fuhr et G. Loucougaray). Com. orale.
- **Janssen P.**, Fuhr M. & JJ. Brun, 2015. Effets de l'ancienneté du couvert forestier et de la maturité des peuplements sur la biodiversité des forêts de Chartreuse. *Rapport d'étude IRSTEA / Conseil Général de l'Isère, 31 p.*
- **Janssen P.**, Fuhr M. & Bouget C. L'ancienneté de l'état boisé, une qualité de l'écosystème forestier à contextualiser. *Espaces Naturels (Soumis)*
- Réunions d'échanges avec des gestionnaires : Parcs Naturels Régionaux de la Chartreuse et du massif des Bauges, Conservatoire d'espaces naturels de Haute-Savoie, Chambéry Métropole, Parcs Nationaux de France.

Contribution personnelle aux différentes publications scientifiques de rang A

« Maj » = contribution majeure ; « Part » = contribution majeure pour une partie de la tâche ; « Sec » = contribution secondaire

Chapitre	Article	1 ^{er} auteur	Statut	Revue	Idée	Mesures terrain	Traitement données	Analyses	Interprétation	Rédaction
III	1	Janssen	En préparation*	Ecography (?)	Maj	Maj	Part	Maj	Maj	Maj
	2	Janssen	Publié	Biodiversity and Conservation	Part	Maj	Seco	Maj	Maj	Maj
	3	Janssen	Publié	Biological Conservation	Part	Maj	Seco	Maj	Maj	Maj
	4	Janssen	En préparation*	Forest Ecology and Management (?)	Maj	Maj	Part	Maj	Maj	Maj

* ces deux articles notés en préparation sont dans les faits finalisés. Leur soumission est conditionnée à la publication préalable du marqueur ADN utilisé pour l'acquisition du jeu de données collemboles (Bec et al. 2016).

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	1
RESUME	5
SUMMARY	7
VALORISATION DES RESULTATS DE LA THESE	9
TABLE DES TABLEAUX	19
TABLE DES FIGURES	21
INTRODUCTION GENERALE	23
1.1. Biodiversité et écosystèmes forestiers	25
1.2. Facteurs structurant la biodiversité en forêt	25
1.2.1. Facteurs structurant la biodiversité à l'échelle du paysage	25
1.2.2. Facteurs structurant la biodiversité à l'échelle du peuplement	27
1.3. Ancienneté et maturité : deux qualités de l'écosystème forestier	29
1.3.1. Ancienneté des forêts	29
1.3.2. Maturité des peuplements.....	32
1.4. Conserver la biodiversité forestière	34
1.4.1. Vers l'émergence d'un impératif de conservation.....	34
1.4.2. Cadre politique et réglementaire de la conservation de la biodiversité forestière	35
1.4.3. Critères et indicateurs de gestion durable des forêts	36
1.4.4. Stratégies de conservation de la biodiversité en forêt	37
1.5. Objectif général de la thèse	40
1.5.1. Croiser l'ancienneté et la maturité ?.....	40
1.5.2. Intérêt de l'approche multi-taxinomique.....	41
1.5.3. Hypothèse centrale	42
1.5.4. Questions de recherche	42
1.5.5. Intérêt pour la gestion forestière	44
1.5.6. Enjeux pour la conservation de la biodiversité forestière	44
1.6. Cadre conceptuel : ancienneté, maturité et biodiversité	45
1.6.1. L'écologie comme support de la connaissance.....	45
1.6.2. Ecologie des communautés.....	45
1.6.3. Règles d'assemblage des communautés.....	46
1.6.4. Applicabilité aux concepts d'ancienneté et de maturité	49
1.6.5. Limite de dispersion, limite d'habitat.....	53
1.7. Organisation de la thèse et hypothèses de recherche.....	54
CHAPITRE 1 : EFFET DE L'ANCIENNETE ET DE LA MATURETE SUR LA BIODIVERSITE, REVUE DE LITTERATURE ET CHOIX DES MODELES D'ETUDE	57
1.1. Flore vasculaire.....	59
1.2. Bryoflore et lichenoflore	60
1.3. Champignons ectomycorhiziens.....	61
1.4. Entomofaune.....	62

1.4.1.	Coléoptères saproxyliques	62
1.4.2.	Coléoptères carabiques	63
1.5.	Pédofaune	64
1.5.1.	Nématodes	65
1.5.2.	Acariens	65
1.5.3.	Collemboles	66
1.5.4.	Vers de terre	67
1.5.5.	Synthèse pour la pédofaune	67
1.6.	Choix des modèles d'étude et méthodes d'échantillonnage	68
1.6.1.	Flore vasculaire	68
1.6.2.	Macro-lichens épiphytes	69
1.6.3.	Collemboles	70
1.6.4.	Coléoptères saproxyliques	70
CHAPITRE 2 : ANCIENNETE ET MATURITE DE LA HETRAIE-SAPINIERE MONTAGNARDE, IMPLICATIONS POUR LE CHOIX ET LA CARACTERISATION DES SITES D'ETUDE		73
1.1.	Les Préalpes françaises	75
1.1.1.	Contexte géographique et topographique	75
1.1.2.	Contexte climatique	76
1.1.3.	Contexte géologique	76
1.2.	Dynamique des paysages forestiers dans les Préalpes	77
1.2.1.	Contexte historique	77
1.2.2.	Evolution de l'occupation du sol	79
1.2.3.	Déterminants de la dynamique forestière	81
1.3.	Enjeux de conservation des forêts de montagne	83
1.4.	Zone d'étude : la hêtraie-sapinière montagnarde mésophile et neutrophile	84
1.4.1.	Filtre habitat	84
1.4.2.	Filtre altitudinal	85
1.4.3.	Filtre de pente	87
1.4.4.	Filtre occupation ancienne du sol	88
1.4.5.	Synthèse	88
1.5.	Stratégie de sélection des sites d'étude	89
1.5.1.	Sélection des sites potentiels	89
1.5.2.	Validation des sites potentiels	90
1.5.3.	Evaluation <i>a priori</i> de la maturité des peuplements	91
1.6.	Ancienneté et maturité des sites d'étude	93
1.6.1.	Validation de l'ancienneté et description du contexte paysager	93
1.6.2.	Validation de la maturité et description du peuplement	95
1.6.3.	Dispositif final	99
CHAPITRE 3 : EFFET RELATIF DE L'ANCIENNETE DES FORETS ET DE LA MATURITE DES PEUPEMENTS SUR LA BIODIVERSITE		101
	Préambule	103
OBJECTIF DE LA PREMIERE PARTIE : L'ANCIENNETE INDUIT-ELLE UNE LIMITE DE DISPERSION ET LA MATURITE UNE LIMITE D'HABITAT EN FORETS DE MONTAGNE ?		105

Article 1 : Soil conditions and stand maturity may mediate the legacy effect of past land-use changes on above-belowground alpha and beta-diversity	107
1.1. Résumé.....	109
1.2. Abstract	110
1.3. Introduction.....	111
1.4. Materials and methods	112
1.4.1. Study area and experimental design.....	112
1.4.2. Forest continuity, stand maturity and soil characterization	113
1.4.3. Environmental variables.....	114
1.4.4. Plant survey	115
1.4.5. Springtail assessment.....	115
1.4.6. Statistical analysis.....	115
1.5. Results	116
1.5.1. Variations in soil, stand and landscape variables in relation to forest continuity and stand maturity	116
1.5.2. Response of species richness to forest continuity, stand maturity and associated variables	117
1.5.3. Response of species assemblages to forest continuity, stand maturity and associated variables	119
1.6. Discussion	121
1.6.1. Alpha-diversity patterns are obviously shaped by local drivers.....	121
1.6.2. Beta-diversity: the effect of forest continuity is mediated by stand maturity and local drivers.....	122
1.7. Conclusion	124
1.8. Acknowledgements	124
1.9. References.....	124
1.10. Appendix.....	129
Article 2 : Are biodiversity patterns of saproxylic beetles shaped by habitat limitation or dispersal limitation? A case study in unfragmented montane forests	141
1.1. Résumé.....	143
1.2. Abstract	144
1.3. Introduction.....	145
1.4. Materials and methods	147
1.4.1. Study area and sampling design.....	147
1.4.2. Insect sampling.....	148
1.4.3. Characterization of sampling sites	148
1.4.4. Environmental variables.....	148
1.4.5. Statistical analysis.....	149
1.5. Results	150
1.5.1. Forest continuity and stand maturity.....	150
1.5.2. Diversity patterns of saproxylic beetles	150
1.5.3. Key parameters driving saproxylic beetle richness and abundance	152
1.6. Discussion	155
1.6.1. Dispersal limitation.....	155
1.6.2. Habitat limitation	156

1.6.3.	Key parameters at stand scale	156
1.6.4.	Key parameters at landscape scale	157
1.7.	Conclusion	157
1.8.	Acknowledgements	158
1.9.	References	158
1.10.	Appendix	162

OBJECTIF DE LA DEUXIEME PARTIE : APPORT DE L'APPROCHE PAR LES TRAITS POUR L'ETUDE DE L'INFLUENCE RELATIVE DE L'ANCIENNETE ET DE LA MATURITE **175**

Article 3 : Forest continuity acts congruently with stand maturity in structuring the functional composition of saproxylic beetles **177**

1.1.	Résumé	179
1.2.	Abstract	180
1.3.	Introduction.....	181
1.4.	Materials and methods	183
1.4.1.	Study area and experimental design.....	183
1.4.2.	Insect sampling.....	184
1.4.3.	Species traits.....	184
1.4.4.	Forest continuity and stand maturity characterization.....	184
1.4.5.	Statistical analysis.....	185
1.5.	Results	187
1.5.1.	Variations in stand-maturityand forest-continuity-associated variables.....	187
1.5.2.	Assemblage structure and individual species response to forest continuity and stand maturity.....	187
1.5.3.	Responses of individual traits in mean and dispersion to forest continuity and stand maturity.....	188
1.5.4.	How traits mediate abundance patterns across forest continuity and stand maturity....	193
1.6.	Discussion	194
1.6.1.	Stand maturity rather than forest continuity shapes saproxylic beetles assemblage and functional composition.....	194
1.6.2.	Forest continuity in interaction with stand maturity structures the species and trait composition of saproxylic beetle assemblages	195
1.7.	Conclusion	196
1.8.	Acknowledgements	196
1.9.	References	197
1.10.	Appendix.....	201

OBJECTIF DE LA TROISIEME PARTIE : L'ANCIENNETE ET LA MATURITE SONT-ELLES LES MEILLEURS DETERMINANTS DE BIODIVERSITE EN FORETS DE MONTAGNE ? **219**

Article 4 : Climate and soil rather than past and present human-induced environmental changes are key drivers of multi-taxon species distribution in temperate mountain forests **221**

1.1.	Résumé	223
1.2.	Summary	224
1.3.	Introduction.....	225

1.4.	Materials and methods	226
1.4.1.	Study area and experimental design.....	226
1.4.2.	Forest continuity and stand maturity.....	226
1.4.3.	Environmental variables.....	227
1.4.4.	Biodiversity assessment	227
1.4.5.	Statistical analysis.....	229
1.5.	Results	230
1.5.1.	Relative influence of climate, soil, stand and landscape drivers on species distribution	230
1.5.2.	Relative influence of forest continuity and stand maturity on species distribution...	232
1.5.3.	Is forest continuity more important than stand maturity for species distribution? ...	234
1.6.	Discussion	234
1.6.1.	Climate and soil drivers mainly influence species distribution	234
1.6.2.	Forest continuity and stand maturity are of secondary importance for species distribution	235
1.7.	Conclusion	236
1.8.	Acknowledgements	237
1.9.	References.....	237
1.10.	Appendix.....	243
DISCUSSION GENERALE		259
1.1.	Synthèse générale	261
1.1.1.	Effet de l'ancienneté	261
1.1.2.	Effet de la maturité	265
1.1.3.	Effet d'interaction entre ancienneté et maturité.....	267
1.1.4.	Déterminants de biodiversité en forêt de montagne	268
1.2.	Règles d'assemblages en forêts de montagne	269
1.3.	Implication pour la gestion et la conservation de la biodiversité	271
1.4.	Approche critique et limites de l'étude.....	273
1.4.1.	Fiabilité des documents d'archives	273
1.4.2.	Fiabilité de la vectorisation et du géoréférencement.....	275
1.4.3.	Répétabilité des sources	275
1.4.4.	Non indépendance de l'ancienneté et du contexte paysager	275
1.4.5.	Détectabilité des espèces.....	276
1.4.6.	Choix des groupes taxinomiques et intérêt de l'approche multi-taxinomique	277
1.5.	Perspectives de recherche	278
1.5.1.	Intégrer la réponse d'autres groupes taxinomiques	278
1.5.2.	Renforcer le dispositif.....	278
1.5.3.	Tester l'effet de l'ancienneté en contexte acide.....	279
1.5.4.	Intégrer les données dans un dispositif forêts de montagne	279
1.5.5.	Approfondir la documentation historique des sites	280
1.5.6.	Ré-échantillonner le dispositif.....	280
1.5.7.	Mobiliser les sciences humaines et sociales	281
1.6.	Conclusion	281
BIBLIOGRAPHIE		283

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1. Typologie CORINE Biotope utilisée sur la zone d'étude pour caractériser les hêtraies-sapinières.	85
Tableau 2. Intervalle altitudinal de la hêtraie-sapinière m. & n. observé et conservé entre les trois massifs.	86
Tableau 3. Intervalle des pentes de la hêtraiesapinière m. m. & n. observé entre les trois massifs. ..	87
Tableau 4. Répartition des surfaces en hêtraies-sapinières m. m. & n. récentes (en hectares) en fonction des occupations anciennes entre les trois massifs.	88
Tableau 5. Influence des filtres successifs sur la superficie de la zone d'étude entre les trois massifs.	89
Tableau 6. Influence des critères de sélection sur la superficie et le nombre de polygones (n) en hêtraies-sapinières montagnardes, mésophiles et neutrophiles (m. m. & n.) entre les trois massifs.	90
Tableau 7. Sites d'étude potentiels par massif, occupation ancienne et propriétaire foncier.	91
Tableau 8. Relation entre les occupations du sol de la carte d'Etat-Major et du cadastre Napoléonien au niveau des 39 sites en Isère et dans la Drôme.	94
Tableau 9. Relation entre les occupations du sol de la carte d'Etat-Major et de la Mappede Sarde au niveau des 31 sites en Savoie et Haute-Savoie.	94
Tableau 10. Répartition des 70 sites par Parc Naturel Régional (PNR) et par type d'occupation ancienne.	94
Tableau 11. Effet de l'ancienneté des forêts sur une sélection de variables environnementales descriptives du contexte paysager en place (Moy = moyenne ; SD = écart-type ; P = valeur de P).	95
Tableau 12. Effet de la maturité des peuplements sur une sélection de variables environnementales descriptives des peuplements forestiers en place (Moy = moyenne à l'hectare ; SD = écart-type à l'hectare ; P = valeur de P).	98
Tableau 13. Répartition des sites d'étude en fonction des facteurs ancienneté et maturité entre les trois massifs.	100
Tableau 14. Effet du massif sur les principales variables environnementales descriptives des sites, sols, peuplements et paysages (Moy = moyenne à l'hectare ; SD = écart-type à l'hectare ; P = valeur de P).	100
Tableau 15. Top 10 des plantes à plus forte occurrence en forêts anciennes (bleu) et en forêts récentes (rose) dans les Préalpes et concordance avec les listes existantes (Bergès et al., 2016; Dupouey et al., 2002b; Hermy et al., 1999; Naman et al., 2013) (*espèce indicatrice sur la base du coefficient d'association Phi de Pearson).	270

TABLE DES FIGURES

Figure 1. Effet de l'ancienneté sur les propriétés physico-chimique des sols (pH, rouge = acide, bleu = basique).....	30
Figure 2. Influence de l'usage ancien des sols, via les limites de dispersion et de recrutement, sur la biodiversité (adapté de Flinn et Vellend, 2005).	31
Figure 3. Représentation schématique du cycle sylvicole et du cycle biologique d'un arbre.	32
Figure 4. Effet de la maturité sur les attributs des peuplements.	33
Figure 5. Trame des vieux bois entre deux réserves forestières (flèches pleines = espèces à forte capacité de dispersion ; flèches pointillées = espèces à faible capacité de dispersion ; taille flèche = intensité des flux).	39
Figure 6. Croiser l'ancienneté des forêts et la maturité des peuplements.....	41
Figure 7. Dette d'extinction et crédit de colonisation, liens avec l'ancienneté des forêts.....	50
Figure 8. Illustration de l'hétérogénéité environnementale induite par la maturité des peuplements : diversification de la structure diamétrale des arbres, apparition des bois morts et des dendro-microhabitats.	52
Figure 9. Partant d'un pool régional d'espèces, l'ancienneté induit une limite de dispersion en lien avec la capacité des espèces à coloniser les forêts récentes; la maturité induit une limite d'habitat en lien avec la capacité des espèces à s'établir dans les peuplements, déterminant au final les assemblages locaux d'espèces.	54
Figure 10. Diagramme schématique positionnant différents groupes taxinomiques en fonction de leur mobilité et de leur exigence écologique (en gras les groupes retenus dans le cadre de cette thèse). 68	
Figure 11. Localisation des Préalpes française et des massifs des Bauges, de la Chartreuse et du Vercors (source : Wikimedia Commons).	75
Figure 12. Géologie simplifiée des Préalpes calcaires : Vercors, Chartreuse et Bauges (source : geol-alp.com).....	76
Figure 13. Evolution de la population dans les « cœurs » des massifs des Bauges et de la Chartreuse depuis 1790.	77
Figure 14. Evolution du cadre réglementaire en lien avec la gestion des forêts en France et dans les Etats de Savoie (Bérard, 2015)	78
Figure 15. Evolution de l'occupation du sol, entre le milieu du XIX ^{ème} siècle et aujourd'hui, dans les massifs des Bauges, de la Chartreuse et du Vercors (source 1850 = Carte d'Etat-Major, 2010 = Corine Land Cover).....	79
Figure 16. Répartition des forêts dans les massifs du Vercors, de la Chartreuse et des Bauges, en 1850 et en 2010, en fonction de l'altitude, de la pente et de l'exposition.....	80
Figure 17. Probabilité de présence des forêts récentes dans les Préalpes en fonction de la pente et de l'altitude.	81

Figure 18. Probabilité de présence des forêts récentes et des forêts anciennes dans les Péralpes en fonction de la pente, de l'altitude et de la distance aux hameaux présents en 1850.	82
Figure 19. Espèces patrimoniales des hêtraies-sapinières européennes : rosalie des Alpes (<i>Rosalia alpina</i>), lichen pulmonaire (<i>Lobaria pulmonaria</i>), chevêchette d'Europe (<i>Glaucidium passerinum</i> , © De Danieli) et sabot de Vénus (<i>Cypripedium calceolus</i>).....	83
Figure 20. Diagramme de l'approche séquentielle multi-filtres utilisée au niveau de la zone d'étude.	84
Figure 21. Diagramme des fréquences altitudinales observées pour la hêtraie-sapinière m. & n. entre les trois massifs.	86
Figure 22. Diagramme des fréquences de pente observées pour la hêtraie-sapinière m. & n. entre les trois massifs.....	87
Figure 23. Illustration de l'effet des filtres habitat et occupation ancienne sur la zone d'étude disponible.....	89
Figure 24. Illustration des fonds cartographiques et des images utilisées pour confirmer la continuité de l'état boisé entre deux dates (Massif des Bauges, secteur du Roc des Bœufs).	91
Figure 25. Dispositif mis en place pour la description des peuplements forestiers.	96
Figure 26. Illustration de la diversité des sols rencontrés dans les trois massifs des Préalpes (calcisol haplique, calcisol bathycarbonaté, calcisol-calcisol, calcisol, calcisol-rédoxisol et rédoxisol).	96
Figure 27. Répartition des sites d'étude le long des axes 1 & 2 de l'ACP et classification des sites entre peuplements peu matures et peuplements très matures sur la base des résultats de la CAH.....	98
Figure 28. Répartition des sites d'étude en fonction des facteurs ancienneté et maturité dans les trois massifs étudiés.....	99
Figure 29. Illustration sur le terrain des quatre types de peuplements étudiés.	99
Figure 30. Répartition des principales études portant sur l'effet de l'ancienneté sur la flore vasculaire en Europe (De Frenne et al, 2011).	103
Figure 31. Couverture forestière actuelle et passée dans les massifs des Bauges, de la Chartreuse et du Vercors (CLC = Corine Land Cover, proportion de forêt ancienne sur la base des Cartes d'Etat-Major).....	262
Figure 32. Illustration du changement brutal d'occupation du sol en chartreuse au niveau de Saint-Pierre d'Entremont entre la Savoie (au Nord) et l'Isère (au sud) (Carte d'Etat-Major 178-NE).	274

INTRODUCTION GENERALE

1.1. Biodiversité et écosystèmes forestiers

Le terme de biodiversité, contraction de diversité biologique, a été inventé par Walter G. Rosen lors du premier forum sur la diversité biologique à Washington en 1986 (« *The National Forum on BioDiversity* »). Il a été par la suite popularisé par Edward O. Wilson, qui publia en 1988 le premier ouvrage sur la biodiversité, mais surtout lors du sommet de la terre de Rio en 1992 (i.e. Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement). L'article 2 de la convention sur la diversité biologique définit la biodiversité comme la « *variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes* ».

Parmi la diversité des écosystèmes terrestres, les forêts représentent l'écosystème le plus vaste, le plus important en biomasse et le plus diversifié de tous (FAO, 2015a). Des forêts tropicales aux forêts boréales, en passant par les forêts tempérées et les forêts méditerranéennes, c'est une large gamme de la biodiversité terrestre qui y trouve refuge, gîte ou habitat. Ainsi, de nombreux hot-spots de biodiversité sont constitués de forêts, e.g. forêts pluviales tempérées valdiviennes, bois de pins et de chênes de Madréan, forêts des Ghâts occidentaux et du Sri Lanka, forêt guinéenne de l'Ouest africain ou bien encore forêts du bassin méditerranéen (Myers et al., 2000).

1.2. Facteurs structurant la biodiversité en forêt

De la diversité écosystémique à la diversité génétique, la biodiversité en forêt est structurée par un ensemble de paramètres agissant à des échelles spatio-temporelles distinctes. A l'échelle globale, ce sont principalement les conditions abiotiques et en particulier le climat qui structurent la répartition des espèces, notamment d'arbres, depuis les tropiques jusqu'aux plus hautes latitudes. A l'échelle locale, les conditions biotiques et en particulier les interactions compétitives prennent de l'importance. L'action de ces facteurs entraîne une structuration de la biodiversité forestière, depuis le biome jusqu'à l'arbre individuel, en passant par le peuplement.

Ce travail de thèse vise à comprendre l'influence relative, sur la biodiversité, de deux qualités de l'écosystème forestier : l'ancienneté et la maturité. Ces qualités agissent principalement aux échelles du peuplement et du paysage. Il ne sera donc pas question ici de s'intéresser aux facteurs de structuration de la biodiversité à large échelle, i.e. des biomes aux écosystèmes, ni même de comprendre l'effet des facteurs locaux à très fines échelles, i.e. du bouquet d'arbres à l'arbre individuel. Aussi, ce travail n'a pas pour objet de comprendre l'influence des interactions biotiques inter- et intra-spécifiques, liées notamment aux processus de compétition et/ou de facilitation, sur la structuration des communautés mais se focalise sur l'effet strict de l'environnement aux échelles du peuplement et du paysage.

1.2.1. Facteurs structurant la biodiversité à l'échelle du paysage

La notion de paysage renvoie à différentes définitions selon que l'on se place du point de vue du géographe, de l'historien ou de l'écologue. Turner et al. (2001) définissent l'écologie du paysage comme la science qui mesure les interactions entre des patrons spatiaux et des processus écologiques, à savoir, les causes et conséquences de l'hétérogénéité spatiale à des échelles diverses. On entendra ici le paysage comme une mosaïque d'éléments changeants, i.e. pour la matrice forestière des peuplements de taille, de forme, de nature et de persistance temporelle variables

(Gosselin, 2002). Les caractéristiques de cette mosaïque d'éléments, i.e. configuration et composition, influencent la biodiversité forestière à travers deux processus principaux et non exclusifs : la fragmentation des habitats, incluant les effets de surface et d'isolement (Didham, 1997), et l'effet de lisière.

1.2.1.1. Fragmentation des habitats

Avec la perte d'habitat, la fragmentation constitue l'une des principales menaces pour la biodiversité (Saunders et al., 1991; Wilcox et Murphy, 1985). D'une manière générale, la fragmentation correspond à la propension pour les habitats à devenir plus petits et plus isolés cela en raison de trois facteurs (Honnay et al., 2005) : une perte d'habitat qui entraîne une réduction de la taille des habitats résiduels, une augmentation de l'isolement des patchs qui entraîne une diminution des échanges (migration) entre les communautés locales, et une augmentation du ratio périmètre/surface qui contraint un peu plus encore les espèces forestières spécialistes (cf. 1.2.1.2). Pris individuellement ou collectivement, ces différents processus ont des effets directs sur la biodiversité, notamment via la destruction directe d'habitats et l'isolement plus grand des populations, contraignant sur le moyen-long terme la viabilité des populations locales (Fahrig, 2003; Honnay et al., 2005; Wilcox et Murphy, 1985). Ainsi de nombreux travaux ont mis en évidence l'influence négative de la fragmentation sur la biodiversité forestière, plus spécifiquement sur les espèces forestières spécialistes (Devictor et al., 2008; Rainio et Niemelä, 2003; Rukke, 2000; Zelený et al., 2010).

A l'échelle du paysage, la fragmentation forestière résulte de discontinuités dans les surfaces boisées pouvant être liées à des éléments topographiques (e.g. lignes de crêtes), à la présence d'habitats non forestiers naturels (e.g. rivière) ou résultant des activités humaines (e.g. matrice agricole) et à la dynamique des perturbations (e.g. feux, coupes...). Ces discontinuités peuvent être permanentes ou temporaires et affectent diversement la biodiversité, dépendamment de la capacité de dispersion des espèces et de l'isolement des fragments résiduels (Ewers et Didham, 2005) mais aussi de la quantité d'habitat disponible dans le paysage. Ainsi pour une superficie paysagère donnée, un ensemble très boisé mais très fragmenté peut être tout aussi intéressant pour la biodiversité forestière qu'un ensemble peu boisé mais peu fragmenté. En ce sens, Fahrig (2013) a récemment proposé de ne tenir compte que de la quantité d'habitats dans un paysage donné, arguant que les effets de la taille de l'habitat et de l'isolement de l'habitat étaient avant tout dirigés par un processus sous-jacent unique, l'effet de la surface échantillonnée. Il n'en demeure pas moins que, pour des espèces très peu mobiles, la discontinuité spatiale est un facteur qui contraint davantage la dispersion et augmente le risque d'extinction locale (Honnay et al., 2005; Jamoneau et al., 2012; Matthies et al., 2004).

1.2.1.2. Effet de lisière

La lisière correspond à la zone de contact entre deux ou plusieurs habitats. Elle peut être nette comme dans le cas d'un changement parcellaire entre forêt et culture ou plus diffuse comme dans le cas de la zone de combat, faisant la transition entre les forêts alpines et les pelouses sommitales (elle correspond dans ce cas plus à la notion d'écotone). Cette zone de transition implique des changements brutaux des conditions abiotiques (lumière, humidité, température) qui ont des conséquences directes sur la structure, la composition et le fonctionnement des peuplements et par répercussion sur la biodiversité des écosystèmes forestiers (Baker et al., 2014; Harper et al., 2005; Ries et al., 2004). Cet effet de lisière ne se limite pas à l'environnement immédiat

de la zone de contact mais influence plus globalement la répartition des espèces à l'intérieur du peuplement forestier, cela jusqu'à une distance de 100 m environ (Harper et al., 2005), bien que certaines études aient mis en évidence des distances beaucoup plus grandes (Laurance et al., 2007; Wuyts et al., 2008). La notion de distance à la lisière est donc fondamentale pour mieux comprendre la répartition des espèces en forêt et les processus sous-jacents. Elle permet de distinguer entre les espèces dites de périphérie et les espèces dites de cœur, comme cela a déjà été montré pour de nombreux groupes taxinomiques (Baker et al., 2013, 2016; Caruso et al., 2011; Fountain-Jones et al., 2015b; Hofmeister et al., 2013; Marozas et al., 2005; Pellissier et al., 2013; Vodka et Cizek, 2013).

A l'échelle du paysage, les lisières peuvent résulter de facteurs topographiques (e.g. barre rocheuse), de discontinuités naturelles (e.g. berges d'un lac), de processus de perturbations naturels (e.g. feu, chablis) mais aussi de facteurs humains (e.g. gestion forestière, défrichement...). La quantité de lisière est ainsi en lien direct avec le nombre, la forme et la taille des fragments forestiers dans le paysage (Gosselin, 2002). Plus un paysage est fragmenté, plus la quantité de lisière augmente et donc plus les surfaces forestières non influencées par l'effet de lisière se restreignent. De la même manière, il existe des lisières permanentes, déterminées par des facteurs stables dans le temps (ruptures topographiques, rivages...), et des lisières induites, déterminées par des ruptures de végétation ponctuelles pouvant se résorber avec le temps (Gosselin, 2002). Dans un paysage géré intensivement, par petites unités spatiales, la proportion de lisières induites augmentera fortement, avec des conséquences pour la biodiversité. L'effet de lisière est donc un paramètre important à considérer et à contrôler si l'objet de l'étude est de mieux comprendre les déterminants de biodiversité, notamment pour les espèces spécialistes forestières, i.e. les espèces de cœur. Bergès et al. (2016) ont ainsi récemment montré l'importance des mécanismes associés aux effets de lisière mais aussi aux processus de colonisation des forêts par la flore, en fonction de l'occupation passée du sol. Ainsi, c'est précisément l'effet additif de l'ancienneté qui permettait le mieux d'expliquer la grande étendue observée dans la réponse des espèces de plantes à l'effet de lisière le long du gradient cœur- périphérie.

1.2.2. Facteurs structurant la biodiversité à l'échelle du peuplement

La notion de peuplement renvoie à une surface forestière, souvent confondue avec la parcelle forestière en tant qu'unité de gestion, qui se distingue de la forêt environnante par sa structure et sa composition. D'un peuplement à l'autre, des variations de composition et de structure vont apparaître et rendre le peuplement plus ou moins attractif pour les espèces, dépendamment des besoins associés en termes de substrat, de conditions abiotiques... Cette variation est soit issue de la dynamique naturelle, en lien avec l'âge du peuplement et sa maturation, soit issue des pratiques de gestion, i.e. du prélèvement d'arbres mais aussi de la définition de l'essence objectif. Plus généralement, le peuplement correspond à un stade de développement élémentaire de la forêt ou éco-unité au sein du cycle sylvigénétique, dont la superficie dépend de la dynamique des perturbations en place (Oldeman, 1990). Dans des systèmes régis par des perturbations de grande ampleur (feux, épidémies d'insectes), comme c'est le cas de la forêt boréale, les peuplements sont homogènes sur de larges superficies alors que dans des systèmes régis par des perturbations ponctuelles, de faible ampleur (chablis, sénescence), comme c'est le cas en forêt tempérée, les variations sont plus importantes et une mosaïque de peuplements à grain plus fin peut se mettre en place sur de petites superficies.

1.2.2.1. Composition des peuplements

La composition renvoie aux essences d'arbres dominant le peuplement. La composition d'un peuplement est donc en lien étroit avec les potentialités de la station forestière, i.e. les conditions environnementales locales (sol, climat), et peut fortement varier sur une superficie restreinte du fait par exemple de l'étagement altitudinal, des variations d'exposition ou de la profondeur du sol. La composition d'un peuplement varie également en fonction du stade de succession considéré, i.e. essences pionnières, secondaires et dryades, et est en ce sens fortement dépendante de la dynamique forestière en place. Enfin, la composition est fortement influencée par la gestion, qui, pour des raisons de productivité, peut simplifier les peuplements en favorisant une essence au détriment d'une autre ou tout simplement soustraire les essences autochtones au profit d'essences allochtones plus rentables économiquement.

Vis-à-vis de la biodiversité, les variations de composition ont un effet structurant fort sur la diversité et les assemblages d'espèces. En forêt boréale, il a ainsi été montré que des cortèges d'espèces différentes colonisaient différentes essences résineuses (Janssen et al., 2011) et que l'apparition des feuillus, en particulier le peuplier et le bouleau, jouait un rôle de support important pour la biodiversité (Felton et al., 2010; Hammond et al., 2004; Saint-Germain et al., 2007; Tikkanen et al., 2006). D'une manière générale, en forêt boréale comme en forêt tempérée, il a été montré que le mélange des essences permettait d'augmenter la biodiversité totale d'un peuplement, cela en raison de la relation parfois étroite qui existe entre des cortèges d'espèces et une essence particulière d'arbre (Barbier et al., 2008; Chauvat et al., 2011a; Gossner et al., 2016; Janssen et al., 2009; Jonsell et al., 1998, 2007; Lindhe et Lindelöw, 2004). Ainsi, il est globalement admis que les peuplements feuillus sont plus diversifiés que les peuplements résineux et que les peuplements mixtes sont plus diversifiés que les peuplements mono-spécifiques (Barbier et al., 2008). Cet effet de la composition est lié d'une part à une plus grande hétérogénéité des ressources induites, e.g. litières (Korboulewsky et al., 2016), mais également des conditions abiotiques, e.g. lumière (Barbier et al., 2008).

1.2.2.2. Structure des peuplements

La structure des peuplements renvoie aux dimensions des arbres, plus spécifiquement à la stratification verticale et horizontale de la végétation. Des descripteurs du peuplement tels que la surface terrière, la densité des tiges ou bien encore la distribution des tiges par classes de diamètre servent couramment à décrire la structure d'un peuplement. Par extension, des éléments tels que le bois mort et l'ouverture du peuplement sont souvent considérés comme des attributs descriptifs de la structure d'un peuplement. Le terme structure est parfois utilisé dans un sens plus général pour désigner la complexité structurale du peuplement ("stand structural complexity", Lindenmayer et al., 2006) où il englobe alors également la variation de composition. McElhinny et al. (2005) soulignent ainsi que les indices synthétiques de structure utilisés, incluent souvent des attributs de composition, ce qui rend le terme quelque peu ambigu.

Vis-à-vis de la biodiversité, les variations de structure entre peuplements, au sens strict du terme, ont un effet fort sur la biodiversité. Des attributs clés de maturité comme la présence de très gros arbres, le volume de bois mort ou l'hétérogénéité des classes de diamètre jouent un rôle prépondérant pour le maintien de la biodiversité forestière (Gao et al., 2014; Lassauce et al., 2011; Lindenmayer et al., 2000; Nascimbene et al., 2013b; Paillet et al., 2009; Regnery et al., 2013). Il a ainsi été montré que les peuplements structurellement hétérogènes étaient plus diversifiés en espèces

que les peuplement structurellement homogènes (González-Megías et al., 2007; Janssen et al., 2009; Lassau et Hochuli, 2004; Niemelä et al., 1996; Tews et al., 2004). Parallèlement, pour des groupes comme la flore vasculaire ou la pédofaune, l'effet de la structure est plus indirect, car davantage dépendant des ressources induites comme par exemple la lumière et la qualité de la litière, rendant les résultats peu convergents entre études (Addison et al., 2003; Chauvat et al., 2003, 2011b; Duguid et Ashton, 2013; Paillet et al., 2009). A l'échelle du peuplement, les variations de structure ont ainsi un effet direct sur des groupes très dépendants d'attributs spécifiques comme les saproxyliques, les lichens et bryophytes ou les oiseaux cavicoles, et un effet indirect sur des groupes non strictement associés à des attributs du peuplement comme la flore vasculaire ou de la pédofaune.

1.3. Ancienneté et maturité : deux qualités de l'écosystème forestier

Au-delà de l'effet des facteurs paysagers et du peuplement, il est globalement admis que la biodiversité est spécifiquement influencée par deux qualités intrinsèques et non exclusives de l'écosystème forestier : l'ancienneté et la maturité (Cateau et al., 2015). L'ancienneté renvoie à une perturbation majeure, ponctuelle et de forte amplitude en lien avec un changement d'usage du sol. Bien que le caractère ancien ou récent d'une forêt puisse s'apprécier à l'échelle du peuplement, l'ancienneté est avant tout associée à des processus agissant sur la biodiversité à l'échelle du paysage. La maturité renvoie à des perturbations multiples, de différentes ampleurs, pouvant se répéter dans le temps, en lien avec le cycle sylvigénétique. La maturité correspond à un état du peuplement, une phase du cycle sylvigénétique ou à une éco-unité. En forêt tempérée, la maturité est donc avant tout associée à des processus agissant sur la biodiversité à une échelle locale, celle du peuplement. En ce sens, la maturité est nécessairement imbriquée dans l'ancienneté, i.e. les peuplements peu ou très matures se trouvent inclus dans des forêts anciennes ou récentes.

A ces deux qualités intrinsèques de l'écosystème forestier, certains auteurs ont proposé d'ajouter la dynamique, en tant que qualité mettant « *en relation les causes, les mécanismes et les processus provoquant des changements de composition, de structure et de maturité, qu'ils soient d'origine spontanée, anthropique ou mixte* » (Cateau et al., 2015). Cette notion intègre plusieurs concepts (succession linéaire, cycle sylvigénétique et perturbations) qui se confondent en de nombreux points avec les notions d'ancienneté et de maturité. Ainsi, alors que l'ancienneté renvoie à la dynamique d'installation d'une forêt depuis un stade non-forestier, le concept de succession linéaire renvoie aux stades de succession (pionnier, transitoire, terminal) décrivant l'évolution temporelle de la composition et de la structure de la végétation. De même, alors que la maturité renvoie à la présence d'attributs spécifiques en lien avec l'âge du peuplement et la sénescence des arbres, les concepts de cycle sylvigénétique et de perturbation renvoient à la dynamique des peuplements à travers des événements cycliques interrompus par des perturbations, comme par exemple la sénescence des arbres. De manière à clarifier les choses et afin d'éviter toute confusion entre ces différents concepts, cette thèse n'abordera pas frontalement la question de la dynamique forestière et se concentrera sur les notions d'ancienneté et de la maturité.

1.3.1. Ancienneté des forêts

L'ancienneté d'une forêt réfère à la continuité de l'état boisé dans le temps, indépendamment de l'âge du peuplement en place et des pratiques de gestion passées et actuelles (Dupouey et al., 2002b). L'ancienneté implique que le fonctionnement de l'écosystème forestier, et plus spécifiquement du compartiment sol, n'ait pas été profondément modifié par l'action de

l'homme, e.g. via des défrichements et/ou un travail du sol (labour, mise en culture, fertilisation répétée durant les derniers siècles...). Cette notion induit donc une continuité temporelle attestée de l'état boisé en un lieu (Cateau et al., 2015) et permet de distinguer entre les forêts anciennes et les forêts récentes (Flinn et Vellend, 2005; Hermy et Verheyen, 2007). Les forêts récentes renvoient à des espaces actuellement boisés mais dont l'usage passé du sol était non forestier (e.g. agricole, domestique ou industriel). Ces forêts récentes sont principalement issues de plantations ou de boisements résultant d'une recolonisation spontanée d'espaces en déprise. En opposition, les forêts anciennes sont des espaces boisés en continu depuis une date de référence, qui, en France, est généralement le milieu du XIX^{ème} siècle (Dupouey et al., 2002b). Le choix de cette période historique est à mettre en lien avec :

- L'identification d'un « minimum forestier », i.e. une plus faible superficie de forêts sur une grande partie du territoire de France métropolitaine, permettant de faire l'hypothèse d'une continuité beaucoup plus longue des forêts toujours en place à cette période.
- La disponibilité de cartes couvrant l'ensemble du territoire métropolitain, i.e. carte d'Etat-Major (Dupouey et al., 2007) et cadastre napoléonien, et jugées suffisamment fiables pour localiser de manière précise les boisements. Il peut être toutefois possible de définir l'ancienneté en référence à une date antérieure, dépendamment de la disponibilité en archives locales précises, comme c'est le cas par exemple avec la mappe Sarde pour les départements de la Savoie et de la Haute-Savoie.

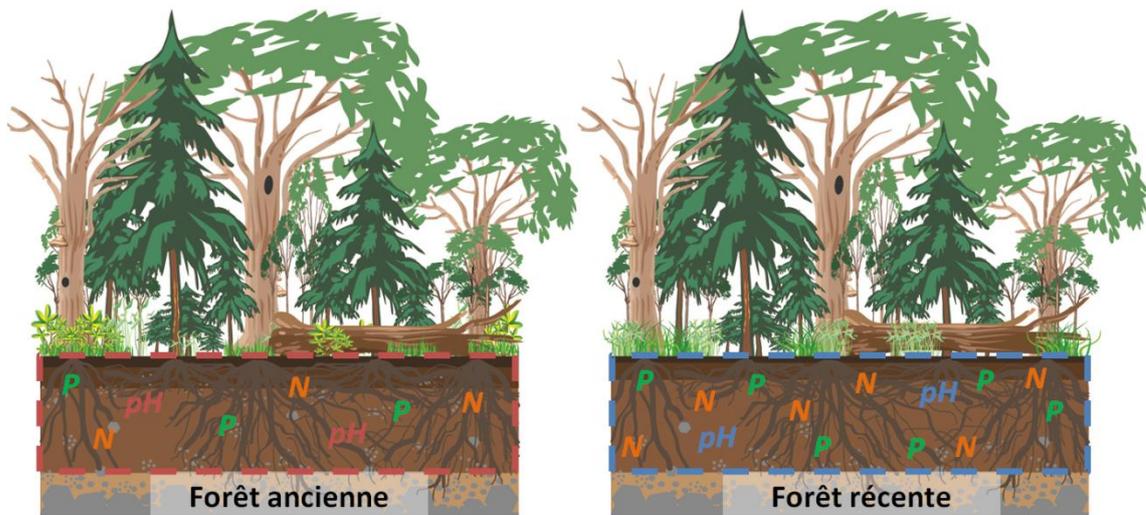


Figure 1. Effet de l'ancienneté sur les propriétés physico-chimiques des sols (pH, rouge = acide, bleu = basique).

Le caractère ancien ou récent d'une forêt est *a priori* difficilement qualifiable sur la base de l'observation directe de la structure et/ou de la composition des peuplements forestiers (Flinn et Marks, 2007). C'est principalement le compartiment sol, et plus spécifiquement ses propriétés physico-chimiques, qui vont être les révélateurs de l'intensité des usages passés (Figure 1). Ainsi, il a été montré que les forêts récentes, en comparaison aux forêts anciennes, présentaient généralement des valeurs de pH plus basiques, des teneurs en phosphore et en azote plus élevées ou bien encore des teneurs en matière organique plus faibles (Baeten et al., 2011; Flinn et Marks, 2007; Honnay et al., 1999; Koerner et al., 1997; Paul et al., 2002; Verheyen et al., 1999). Globalement, ces différences révèlent un effet d'héritage persistant en lien avec les pratiques passées, qui peut persister sur le très long terme (Compton et Boone, 2000; Dambrine et al., 2007; Dupouey et al.,

2002a) et dont l'intensité varie en fonction des usages, i.e. culture, pâture ou fauche (Koerner et al., 1997; Wulf, 2004) mais aussi des localités (Bellemare et al., 2002; Compton et Boone, 2000; Sciama et al., 2009; Verheyen et al., 1999).

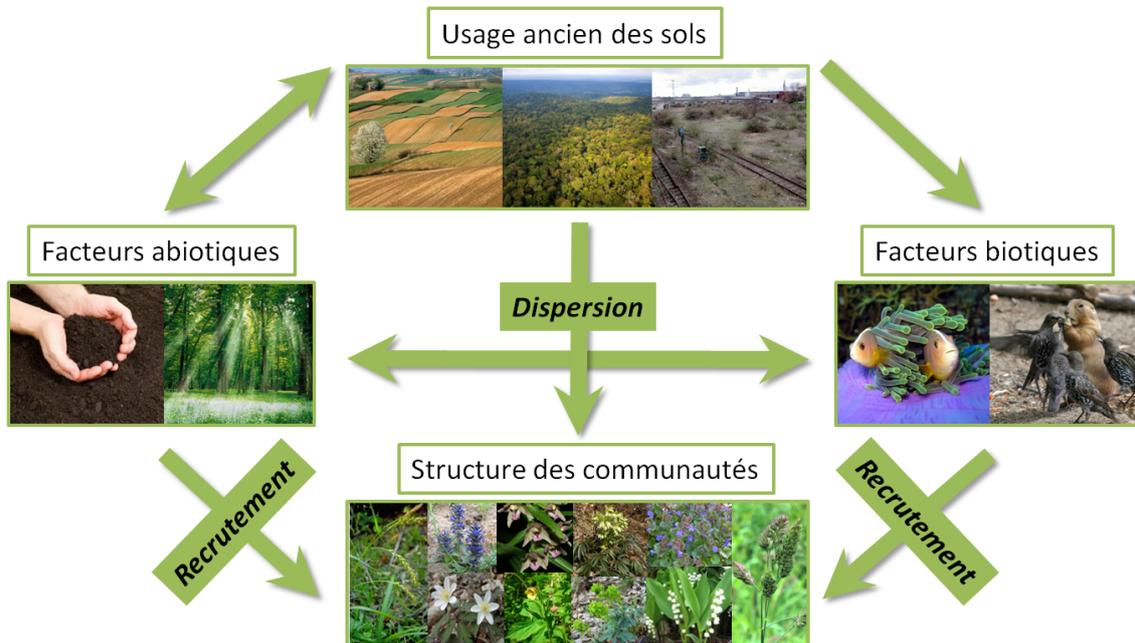


Figure 2. Influence de l'usage ancien des sols, via les limites de dispersion et de recrutement, sur la biodiversité (adapté de Flinn et Vellend, 2005).

Aussi, au-delà de l'influence des paramètres édaphiques, qui eux agissent sur la qualité de l'habitat entre forêts anciennes et récentes et sont donc directement mesurables sur le terrain, l'ancienneté est également révélatrice de processus biologiques sous-jacents. Ces processus peuvent se résumer en deux limites imbriquées (Figure 2, Hermy et Verheyen, 2007) :

- Une limite de dispersion en lien avec la difficulté pour les espèces des forêts anciennes de coloniser les forêts récentes. Cette limitation est liée à la faible capacité de dispersion de nombreuses espèces caractéristiques des forêts anciennes (Brunet et al., 2012; Naaf et Kolk, 2015; Verheyen et al., 2003b; Verheyen et Hermy, 2004), elle-même exacerbée par l'effet de la fragmentation (Honnay et al., 2002b; Jamoneau et al., 2012), i.e. de la distance entre les patches de forêts anciennes et récentes, et de la quantité d'habitat disponible à l'échelle du paysage (De Frenne et al., 2011).
- Une limite de recrutement en lien avec la difficulté pour les espèces de forêts anciennes ayant colonisé les forêts récentes de s'établir, de se reproduire et de persister. Cette limitation est liée d'une part aux modifications des conditions abiotiques, i.e. édaphiques, compromettant l'établissement des espèces de forêts anciennes (Baeten et al., 2009; Dambrine et al., 2007; Dupouey et al., 2002a; Honnay et al., 1999), d'autre part à des interactions biotiques antagonistes avec des espèces ayant colonisé plus rapidement les forêts récentes (Honnay et al., 2002a; Ness et Morin, 2008; Verheyen et al., 2003a).

Du point de vue de la biodiversité, les forêts anciennes offrent des conditions d'habitat plus stables dans le temps. Cette stabilité favorise l'installation et le développement d'espèces peu mobiles, et fait jouer aux forêts anciennes un rôle de « refuge » au sein duquel les conditions

intrinsèques de l'écosystème forestier n'ont *a priori* que peu ou pas été perturbées par l'homme et ses activités. Ainsi, de nombreuses études ont établi un lien entre ancienneté et structure des communautés végétales (Flinn et Vellend, 2005; Hermy et Verheyen, 2007), avec des cortèges d'espèces caractéristiques des forêts anciennes ou récentes (Bergès et al., 2016; Dupouey et al., 2002b; Hermy et al., 1999; Sciamia et al., 2009). D'autres études soulignent l'importance de l'ancienneté pour expliquer les patrons de diversité des champignons mycorrhiziens (Diedhiou et al., 2009), des lichens et bryophytes (e.g. Fritz et al., 2008a) et de certains insectes (Assmann, 1999; Gossner et al., 2008), notamment saproxyliques (Buse, 2012). Le chapitre 1 de cette thèse présente plus en détail l'effet de l'ancienneté sur la biodiversité de plusieurs groupes taxinomiques.

1.3.2. Maturité des peuplements

La maturité des peuplements renvoie à la vie de l'arbre, à son degré d'avancement biologique et plus généralement à l'âge du peuplement forestier. Cette qualité de l'écosystème forestier est en lien direct avec le cycle sylvigénétique, décrivant les étapes clés du processus de développement de l'arbre : germination, installation, grossissement, vieillissement, sénescence et mort (Cateau et al., 2015). La maturité renvoie également à l'âge d'exploitabilité des peuplements, à l'optimum économique du point de vue de la productivité et de la rentabilité des opérations sylvicoles. Dans ce cadre, il est important de bien distinguer la maturité sylvicole, qui correspond à l'âge ou plutôt au diamètre d'exploitabilité optimal des arbres, de la maturité biologique, qui correspond au cycle de vie naturel de l'arbre, incluant les phases de vieillissement, de sénescence et d'écroulement (Figure 3).

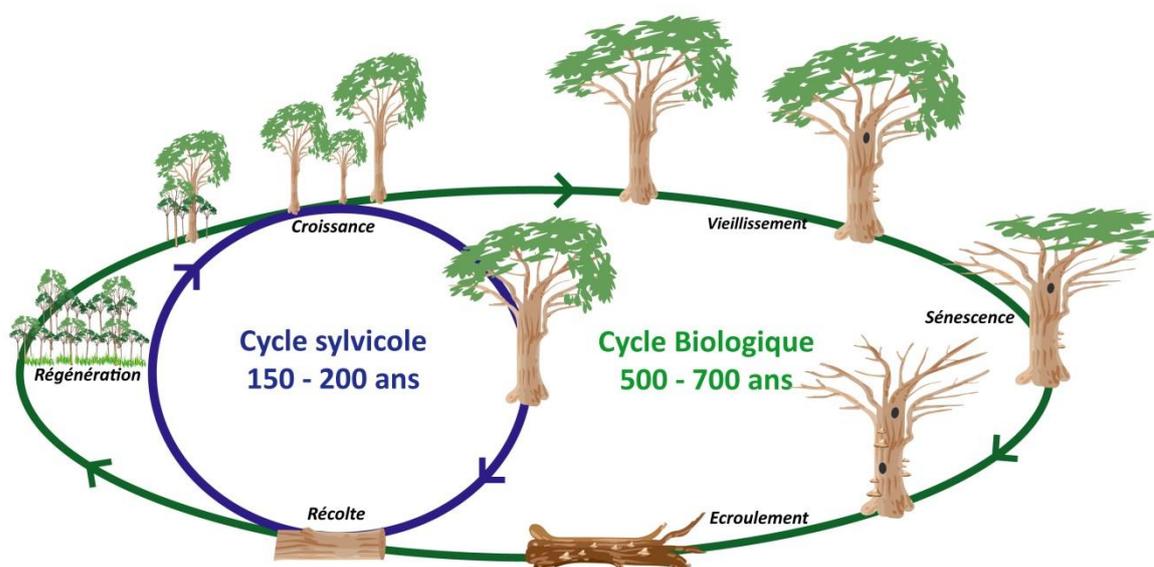


Figure 3. Représentation schématique du cycle sylvicole et du cycle biologique d'un arbre.

En l'absence de gestion ou dans le cas d'une gestion très extensive, e.g. sylviculture de rétention (Gustafsson et al., 2012), un peuplement forestier va continuer à évoluer vers des stades que nous qualifions de très matures dans le cadre de cette thèse (en opposition aux peuplements peu matures du milieu de cycle). Cette évolution implique une modification de ses attributs constitutifs, en particulier : l'étendue de la structure diamétrale des arbres, la représentativité du

compartiment bois mort et la disponibilité en dendro-microhabitats (Figure 4). Il est ainsi admis qu'un peuplement très mature sera caractérisé par :

- une plus grande hétérogénéité structurale, i.e. une plus large diversité des classes de diamètres qui composent le peuplement (Franklin et Van Pelt, 2004; Li et Reynolds, 1995) ;
- une plus grande proportion d'arbres de très gros diamètres (Burrascano et al., 2013; McGee et al., 1999; Spies et Franklin, 1998; Whitman et Hagan, 2007) ;
- un compartiment bois mort quantitativement plus important, i.e. augmentation du volume des arbres morts sur pied et au sol, et qualitativement plus diversifié, i.e. diversification des classes de diamètres, stades de décomposition, essences et positions (Burrascano et al., 2013; Meyer et Schmidt, 2011; Siitonen, 2001; Vandekerkhove et al., 2009) ;
- une plus forte occurrence des dendro-microhabitats ainsi que une plus grande diversité de ces mêmes dendro-microhabitats sur les arbres (Hjältén et al., 2012; Larrieu et al., 2012; Winter et Möller, 2008) ;
- un couvert végétal plus ouvert et/ou d'une augmentation de l'hétérogénéité de la lumière reçue au sol (Nicotra et al., 1999; Vieilledent et al., 2010).

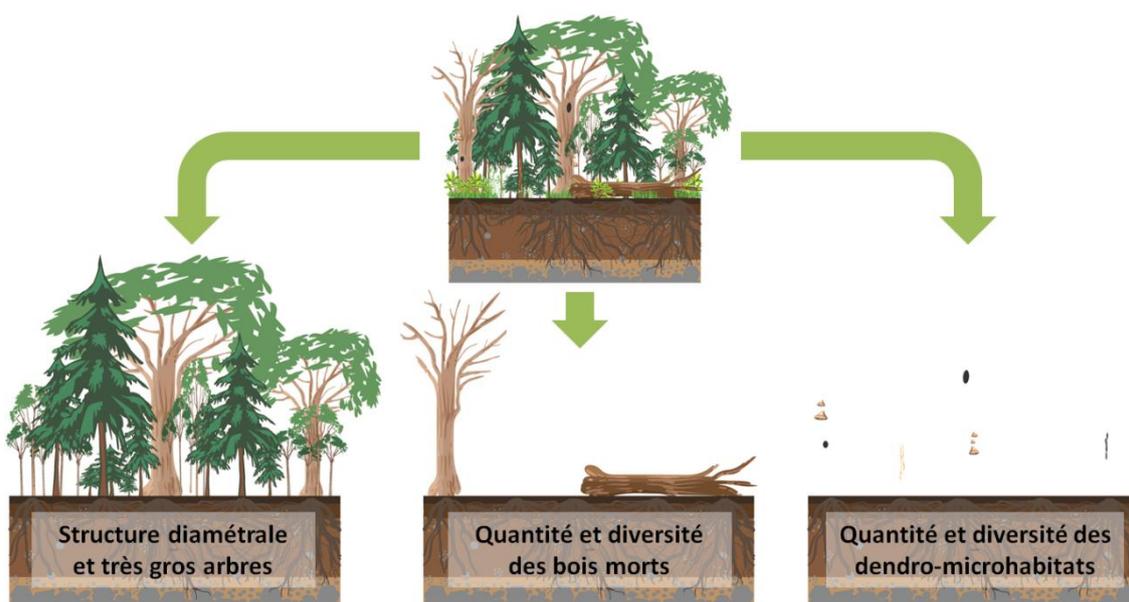


Figure 4. Effet de la maturité sur les attributs des peuplements.

Du point de vue de la biodiversité, les peuplements très matures représentent une source d'habitats bien souvent peu disponibles et/ou inégalement répartis dans les paysages en forêts gérées. Ces habitats, parfois uniques e.g. arbres à cavités, arbres de gros diamètres très décomposés, permettent le maintien d'espèces aux exigences strictes comme c'est le cas de certains insectes (Nilsson et Baranowski, 1997), lichens (Öckinger et al., 2005), bryophytes (Spitale et Mair, 2015), oiseaux (Bütler et al., 2004) et chauve-souris (Regnery et al., 2013). Plus généralement, des cortèges entiers d'espèces sont étroitement liés à la présence d'attributs de maturité, comme c'est le cas des saproxyliques, i.e. des espèces dépendant durant au moins une partie de leur cycle de vie de bois mort ou mourant (Speight, 1989). Ces cortèges représentent une part importante de la biodiversité forestière, puisqu'on estime que 20 à 25% des espèces en forêt sont saproxyliques (Siitonen, 2001;

Stokland et al., 2012). Ainsi, et en comparaison avec un peuplement peu mature, un peuplement très mature sera bien souvent plus diversifié en espèces. Le chapitre 1 de cette thèse présente plus en détail l'effet de la maturité sur la biodiversité de plusieurs groupes taxinomiques.

Nota : dans le cadre de cette thèse la notion de maturité renvoie explicitement à la disponibilité dans les peuplements d'attributs de maturité – bois mort, gros arbres, dendro-microhabitats – et non à la notion d'âge. Ce choix est à mettre en lien avec les spécificités écologiques des forêts de montagne, i.e. forêts irrégulières gérées par coupes sélectives, plus précisément à la difficulté d'établir un lien direct entre l'âge du peuplement et la présence d'attributs de maturité.

1.4. Conserver la biodiversité forestière

Un peu partout dans le monde les forêts régressent et voient leur capacité d'accueil pour la biodiversité diminuer (Hansen et al., 2010). Converties en cultures ou en pâturages, fragmentées par une densification toujours plus importante des infrastructures de transport, ou tout simplement gérées selon un modèle de production intensif et contrôlé, la biodiversité des forêts est menacée (FAO, 2014). Les exemples d'espèces forestières emblématiques à risque d'extinction ne manquent pas : orang-outan en Indonésie, panda en Chine, lémuriers à Madagascar, gorille des montagnes au Congo... En Europe, la couverture forestière a fortement fluctué au cours du temps, du moins depuis la dernière glaciation (- 80 000 à -10 000 ans). Couvrant une large proportion du continent, suite à la reconquête postglaciaire, la forêt européenne a rapidement été confrontée à l'expansion des sociétés humaines et aux défrichements associés. La sédentarisation a entraîné une accentuation des défrichements et une intensification de la gestion sur les surfaces forestières conservées. Aujourd'hui, la forêt occupe 33 % de la surface européenne mais seulement 4 % de cette surface est considérée comme non perturbée par l'homme (Forest Europe, 2015). Cette action de l'homme a conduit à une simplification parfois outrancière de l'écosystème forestier sur de larges superficies, compromettant la survie de nombreuses espèces forestières.

1.4.1. Vers l'émergence d'un impératif de conservation

Face au constat grandissant de la dégradation des écosystèmes forestiers, l'idée de conserver la biodiversité a émergé. Partant de la volonté première de maintenir le caractère esthétique et/ou sauvage de certains milieux naturels, comme avec la création en 1861 de la réserve artistique de Fontainebleau, l'impératif de conservation a évolué vers une prise de conscience plus générale du rôle primordial joué par la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes (Hooper et al., 2005). En effet, à travers le travail d'une myriade d'espèces, des plus petites aux plus grosses, la biodiversité assure quantité de services : décomposition et recyclage des matières organiques, régulation des ravageurs et lutte contre les pathogènes, pollinisation et dispersion des graines... Ces services garantissent la fonctionnalité des forêts ainsi qu'une résilience et une résistance des écosystèmes forestiers dans le temps (Bengtsson et al., 2000). Dans ce cadre, le rôle de la biodiversité est largement reconnu comme fondamental pour la fourniture, la régulation et le maintien des services écosystémiques (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Maintenir la biodiversité en forêt signifie donc maintenir le bon fonctionnement de l'écosystème, ainsi que ses services associés, sur le long terme.

Plus récemment, il a été mis en évidence que ce n'était pas seulement le bon fonctionnement de l'écosystème forestier qui était redevable à la biodiversité mais plus généralement l'homme et ses activités. Il a ainsi été démontré que la destruction ou la simplification en marche des écosystèmes forestiers, donc de la biodiversité associée, pourrait induire des coûts

difficilement supportables pour nos sociétés (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Les forêts assurent en effet de multiples fonctions – protection contre les aléas naturels, régulation du climat, protection des sols, puits de carbone – et rendent de nombreux services – ressource en bois, produits alimentaires, épuration de l’eau, dépollution de l’air, espace de détente et de loisir – aux sociétés et plus généralement à l’économie mondiale (TEEB, 2010; Wolf-Crowther et al., 2011). Ainsi, au-delà de la préservation de la biodiversité, l’enjeu de la conservation des forêts repose sur la pérennisation d’un système multifonctionnel soutenant l’économie locale dans de nombreuses régions et assurant protection et bien-être à de nombreuses sociétés humaines (FAO, 2014).

1.4.2. Cadre politique et réglementaire de la conservation de la biodiversité forestière

Bien qu’apparue tardivement, la nécessité de donner un cadre réglementaire à la conservation de la biodiversité a rapidement évolué et se traduit aujourd’hui par des démarches de plus en plus opérationnelles. En 1992, au Sommet de la Terre de Rio, une déclaration juridiquement non contraignante sur la nécessité d’un consensus global sur la gestion, la conservation et le développement durable de tous les types de forêts a été adoptée (aussi connue sous le nom de *Rio Forest Principles*). Cette déclaration a ensuite été incorporée à l’agenda des pays européens à l’occasion de la deuxième Conférence Ministérielle pour la protection des forêts en Europe qui s’est tenue à Helsinki en 1993, tenant lieu de premier engagement concret pour la gestion durable des forêts (résolution H1) et la conservation de la diversité biologique forestière (résolution H2). Ce premier effort international, donnant un contenu concret à une politique forestière de conservation de la biodiversité, s’est notamment traduit en France par la circulaire du 28 janvier 1993 (DERF/SDF/N93/n° 3002) impulsant les premiers éléments d’une politique nationale tenant compte de la biodiversité dans la gestion forestière (Barthod et Touzet, 1994).

La définition de la gestion durable des forêts retenue lors de la Conférence d’Helsinki et adoptée depuis par l’Organisation des Nations unies pour l’alimentation et l’agriculture précise : « *La gestion durable des forêts signifie la gestion et l’utilisation des forêts et des terrains boisés d’une manière et à une intensité telle qu’elles maintiennent leur diversité biologique, leur productivité, leur capacité de régénération, leur vitalité et leur capacité à satisfaire, actuellement et pour le futur, les fonctions écologiques, économiques et sociales pertinentes aux niveaux local, national et mondial, et qu’elles ne causent pas de préjudices à d’autres écosystèmes* ». L’enjeu est donc de concilier les différentes fonctions, i.e. maintenir de manière pérenne la multifonctionnalité de l’écosystème forestier. Cela passe par le développement de pratiques de gestion adaptées aux spécificités locales, i.e. au type forestier (tropical, boréal, tempéré) mais aussi au contexte physique (pente, altitude) et sociétal (zone péri-urbaine ou rurale) ou à la sensibilité écologique (bois tourbeux, ripisylve).

Du point de vue de la fonction écologique, cela implique le développement de principes de gestion, inspirés de la nature et visant la pérennisation des processus et des interactions écologiques, nécessaires pour conserver la structure et la dynamique de l’écosystème forestier (Principes de gestion adoptés lors de la 5^{ème} rencontre des Parties de la Convention sur la Diversité Biologique, 2000), comme le propose par exemple l’approche écosystémique. La pertinence de ces principes de gestion est évaluée via le développement de critères – définissant les enjeux essentiels et les conditions d’évaluation des pratiques de gestion – et d’indicateurs – permettant de mesurer concrètement les efforts réalisés pour la gestion durable des forêts.

1.4.3. Critères et indicateurs de gestion durable des forêts

La définition de ces critères et indicateurs pour la conservation et la gestion durable des forêts tempérées et boréales a été initiée lors du Processus de Montréal en 1994, afin de donner corps à la déclaration de Rio sur la nécessité d'un consensus global sur la gestion durable et la conservation des forêts. Au niveau européen, six critères de gestion durable des forêts, habituellement dénommés « *critères d'Helsinki* », ont été adoptés, puis améliorés à la suite des Conférences Ministérielles pour la protection des forêts en Europe de Lisbonne en 1998 et de Vienne en 2003. Parmi ces six critères figure le numéro quatre portant sur la diversité biologique des forêts, i.e. « *Maintien, conservation et amélioration appropriée de la diversité biologique dans les écosystèmes forestiers* ».

Ce critère se décline en 9 indicateurs, constituant autant d'outils de politiques publiques destinés à renforcer la gestion durable et multifonctionnelle des forêts en faveur de la biodiversité (MAAF et IGN, 2016). Il s'agit notamment de promouvoir les essences locales (4.1), de caractériser l'origine et le caractère naturel des forêts (4.3), de favoriser des stocks de bois mort importants ou bien encore de limiter la fragmentation des massifs forestiers (4.7). En France, la diffusion de ces indicateurs a permis une meilleure prise en compte de la biodiversité dans la gestion courante des forêts. Cela s'est notamment traduit, au niveau de l'Office National des forêts (ONF), par la rédaction d'une instruction et d'un guide explicitant les moyens à mettre en œuvre pour mieux prendre en compte la biodiversité dans les documents d'aménagement et la gestion courante (ONF, 1993) ainsi que par une incitation à laisser plus de bois morts dans les peuplements (ONF, 2010, 1998).

L'utilisation de ces indicateurs pour définir une politique de conservation de la biodiversité forestière efficace ou pour servir d'outil de suivi de la biodiversité est cependant limitée, car ils brossent un panorama trop incomplet et déstructuré (Lier et al., 2013). Ainsi, deux grandes limites à l'utilisation de ces indicateurs apparaissent :

- Les indicateurs directs, i.e. basés sur l'observation des espèces et des populations en forêt, sont limités aux essences ligneuses, négligeant ainsi de nombreux groupes taxinomiques d'importance et pour lesquels les connaissances sont encore très fragmentaires (insectes, champignons, lichens...);
- Les indicateurs indirects, i.e. basés sur des facteurs susceptibles d'influencer la biodiversité forestière, dominant et restent assez mal documentés pour certains aspects clés, e.g. les forêts non perturbées par l'homme ne sont pas quantifiées, les superficies des forêts très âgées ne sont que partiellement renseignées, la disponibilité du bois mort se limite au volume sans intégrer sa diversité.

Ainsi, malgré les résultats encourageants mis en avant lors des évaluations quinquennales de ces différents indicateurs – e.g. progression des surfaces forestières, large proportion de forêts semi-naturelles, augmentation du volume sur pied, augmentation des surfaces forestières protégées (MAAF et IGN, 2016) – globalement, la biodiversité forestière reste menacée en Europe. Environ 52 % des espèces forestières d'intérêt communautaire et 63 % des habitats forestiers d'intérêt communautaire, i.e. au sens des directives « *Habitats-Faune-Flore* » (92/43/CEE, du 21 mai 1992) et « *Oiseaux* » (79/409/CEE, du 2 avril 1979), ont des statuts de conservation défavorables (EEA, 2010a). Cette situation résulte d'une combinaison de différents facteurs non indépendants parmi lesquels figurent : une difficulté au niveau local pour adapter les directives européennes et pour se saisir des

outils de la conservation dans la gestion courante ; une déficience dans la stratégie de définition et de gestion des aires protégées ; des connaissances encore lacunaires sur les patrons de répartition des espèces et les facteurs structurant la biodiversité en forêt.

Enfin, il est à noter que ces critères et indicateurs ne tiennent pas compte de la continuité temporelle de l'état boisé, une qualité de l'écosystème forestier fondamentale, bien connue pour jouer un rôle fort dans la structuration des communautés forestières. L'importance de l'ancienneté des forêts a pourtant été reconnue lors du dernier congrès mondial de la nature - UICN (Hawaï'i, 2016) où une motion, portée notamment par la France (*048bis – Évaluer la mesure dans laquelle le concept de forêts anciennes tel qu'il est compris dans la politique européenne sur les forêts et leur gestion est universellement applicable*), encourage les pays d'Europe à :

- reconnaître les forêts anciennes comme des forêts de grande valeur écologique ;
- encourager la recherche pour mieux comprendre l'importance des forêts anciennes pour différents taxons ;
- intégrer les forêts anciennes comme critère dans les politiques de conservation de la biodiversité et de gestion des terres.

1.4.4. Stratégies de conservation de la biodiversité en forêt

Classiquement et comme pour bon nombre d'espaces naturels non forestiers (e.g. zones humides), deux visions se confrontent : la protection stricte d'un espace défini pour la qualité de son état de conservation et/ou pour les espèces d'intérêt patrimonial qu'il abrite, via des outils juridiques et contraignants ; l'adaptation de la gestion à travers la mise en œuvre de recommandations de gestion visant à valoriser les éléments les plus sensibles et/ou les plus intéressants pour la biodiversité, via des outils de contractualisation.

1.4.4.1. Approche ségrégative

Cette approche vise d'une part à protéger les derniers vestiges de forêts primaires ou du moins les vieilles forêts présentant des caractéristiques singulières, rares ou menacées comparativement aux peuplements gérés environnant, d'autre part à permettre l'expression de toutes les phases du cycle sylvigénétique via la création de réserves forestières. L'idée sous-jacente est de soustraire à l'action de l'homme une portion théoriquement significative de forêt, i.e. une large superficie, afin de préserver ou de restaurer des éléments forestiers dépendant de la dynamique naturelle, ne pouvant plus s'exprimer en forêts gérées. A terme, ces réserves au sens large doivent permettre de reconstituer les habitats liés aux stades tardifs et ainsi soutenir des populations d'espèces sensibles, qui pourront disperser et coloniser des habitats redevenus favorables dans les limites et en dehors de la réserve.

L'approche ségrégative passe par la protection réglementaire des forêts, théoriquement à large échelle, via l'utilisation d'outils juridiquement contraignants comme c'est le cas en France avec les Parcs Nationaux, les Réserves Naturelles ou les Réserves Forestières Intégrales. Cependant, le degré de protection des forêts varie fortement selon le statut de protection considéré et selon l'interprétation qu'en a chaque pays (e.g. sites Natura2000). Ainsi, en Europe, bien que la proportion de forêts concernées par un statut de protection soit de 12.2 %, seulement 1,5 % des forêts protégées excluent totalement les interventions de gestion (Forest Europe, 2015). En France, bien que 26 % des forêts soient considérées comme protégées par un statut réglementaire, selon les

catégories MCPFE (définies par le processus des conférences ministérielles pour la protection des forêts en Europe), dans les faits, aucune forêt n'appartient à la catégorie 1.1., i.e. dont le statut de protection se traduit par l'absence totale d'intervention humaine, et seulement 0,7 % des forêts appartiennent à la catégorie 1.2., i.e. avec des interventions limitées au minimum (régulation du gibier, contrôle des pathogènes, ouverture au public) (MAAF et IGN, 2016). L'approche ségrégative concerne donc dans les faits une fraction minimale des écosystèmes forestiers et ne peut à elle seule être considérée comme une stratégie efficace de conservation de la biodiversité sur le long terme. Par ailleurs, l'approche ségrégative conduit souvent à une zonation de l'espace, avec d'un côté une protection stricte et de l'autre côté une intensification de la gestion.

1.4.4.2. Approche intégrative

Cette approche vise à trouver un compromis entre les différentes fonctions habituellement jouées par les écosystèmes forestiers, plus spécifiquement entre les fonctions de production et de conservation. L'approche intégrative supporte donc le développement d'une politique de gestion forestière multifonctionnelle, telle que voulue en France par la loi du 9 juillet 2001 d'orientation sur la forêt (n° 2001-602). Dans les faits, l'approche intégrative correspond à une adaptation des pratiques, à une échelle locale, en fonction non seulement du contexte stationnel régional mais également des modes de gestion qui ont cours et des antécédents d'utilisation. En forêt de montagne ou en forêt de plaine, en forêt boréale ou en forêt méditerranéenne, les modalités de l'approche intégrative seront ainsi très différentes. Cependant et d'une manière générale, l'approche intégrative cherche à favoriser la rétention dans les peuplements d'attributs des vieux stades – arbres de gros diamètres, porteurs de dendro-microhabitats et bois morts (Bauhus et al., 2009) – et à rendre la composition et la structure des peuplements plus en adéquation avec les potentialités de la station et de l'environnement régional (Gustafsson et al., 2010, 2012).

L'approche intégrative résulte du constat qu'une très grande majorité des surfaces forestières (85 %) n'est ni formellement protégée, ni gérée dans une perspective de production intensive de bois (Lindenmayer et al., 2012). Il existe donc une marge de manœuvre pour adapter la gestion dans les forêts gérées permettant d'assurer le maintien d'une structure, d'une composition et d'une fonctionnalité des écosystèmes forestiers exploités sur le long terme (Lindenmayer et al., 2012). Cela passe par la rétention d'éléments structurels clés des habitats, à l'échelle de l'arbre individuel, mais aussi par la protection de bouquets d'arbres ou d'îlots de vieux peuplements (i.e. îlots de vieillissement ou de sénescence), dans les peuplements et les paysages. L'idée étant de former des habitats relais au sein de la matrice forestière exploitée permettant à la biodiversité de se maintenir et/ou de trouver les éléments lui permettant de disperser vers des zones plus propices. En Europe, bien que les degrés de rétention soient encore faibles, 1 à 10 % de la zone exploitée, comparativement à certaines régions du Canada ou des Etats-Unis, 10 à 20 % (Gustafsson et al., 2013), l'idée de l'approche intégrative progresse rapidement et de nombreux gestionnaires, y compris privés, choisissent de mettre en œuvre ces principes. Cette mise en œuvre est d'autant plus facilitée dans les territoires bénéficiant d'outils financiers incitatifs, comme c'est le cas des zones Natura2000 et de certains Parcs Naturels Régionaux. Enfin, les systèmes de certification FSC (*Forest Stewardship Council*) et PEFC (*Programme for the Endorsement of Forest Certification schemes*) cherchent à encourager des pratiques plus respectueuses de l'environnement, reposant notamment sur une approche intégrative. Des différences notables existent cependant entre ces deux certifications, e.g. alors que la certification PEFC recommande le maintien des bois morts en forêt, ce paramètre est un indicateur obligatoire pour une certification FSC.

1.4.4.3. Vers la mise en place d'une trame des vieux bois

Cette idée, plus récente, vise à combiner les approches intégrative et ségrégative, de manière à former un réseau connecté permettant de préserver la biodiversité forestière à différentes échelles spatiales, du massif à l'arbre individuel, en passant par le peuplement de quelques hectares. Cette notion de trame s'inscrit dans la logique de mise en œuvre d'une trame verte et bleue permettant d'assurer une continuité écologique optimum entre les habitats afin de former un réseau écologique fonctionnel (Grenelle de l'environnement). Au sein de cette trame verte (habitats terrestres), la trame des vieux bois vise plus spécifiquement à mettre en connexion les habitats favorables aux espèces dépendantes des stades tardifs, en particulier les organismes saproxyliques, et à organiser les différentes échelles d'intervention (réserves intégrales, îlots de sénescence et arbres individuels, Figure 5) au sein d'un réseau fonctionnel, i.e. connecté (e.g. Cateau et al., 2013). Cela doit permettre à une large gamme d'espèces, notamment celles ayant les plus faibles capacités de dispersion, de trouver au sein de la matrice forestière gérée, parfois fragmentée, des ressources adéquates, favorisant le maintien voir la restauration de leurs populations.

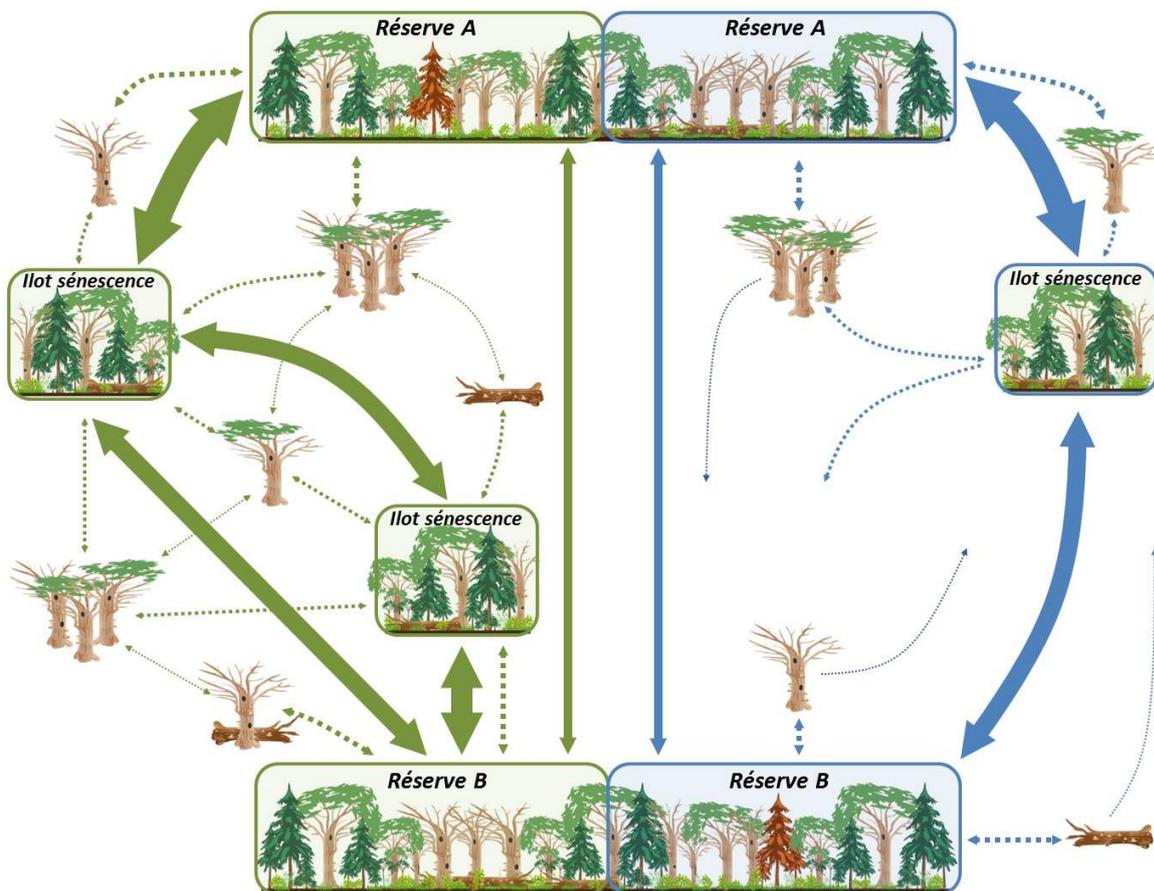


Figure 5. Trame des vieux bois entre deux réserves forestières (flèches pleines = espèces à forte capacité de dispersion ; flèches pointillées = espèces à faible capacité de dispersion ; taille flèche = intensité des flux).

En vert, configuration d'une trame des vieux bois fonctionnelle permettant à toutes les espèces de disperser, maintenant ainsi des échanges de flux constants entre les réserves A et B.

En bleu, configuration d'une trame des vieux bois non fonctionnelle permettant uniquement aux espèces à forte capacité de dispersion de disperser, limitant ainsi les échanges de flux entre les réserves A et B.

1.5. Objectif général de la thèse

Ces travaux de thèse visent à caractériser l'importance relative de l'ancienneté des forêts et de la maturité des peuplements pour la conservation de la biodiversité. Cette caractérisation se place dans le contexte d'une meilleure compréhension des liens existant entre patrons de biodiversité et attributs descriptifs des peuplements très matures et/ou anciens. Plus spécifiquement, les objectifs de la thèse sont de :

- déterminer la réponse de plusieurs groupes taxinomiques à l'ancienneté et/ou à la maturité;
- mettre en évidence les groupes d'espèces ou groupes écologiques caractéristiques des peuplements très matures, des forêts anciennes et des interactions entre peuplements très matures et forêts anciennes ;
- souligner les déterminants qui structurent la biodiversité des peuplements très matures, des forêts anciennes et des peuplements très matures en forêts anciennes.

1.5.1. Croiser l'ancienneté et la maturité ?

Depuis les années 1980, de nombreuses études ont été conduites afin de mieux comprendre les déterminants de biodiversité en forêt. Comparant des forêts exploitées à des forêts non-exploitées (Bouget et al., 2014b; Duguid et Ashton, 2013; e.g. Halpern et Spies, 1995; Hansen et al., 1995; Martikainen et al., 2000; Nascimbene et al., 2013b; Paillet et al., 2009; Toïgo et al., 2013) ou des jeunes forêts à des vieilles forêts (e.g. Dittrich et al., 2013a; Fritz et al., 2008b; Hilmo et Sâstad, 2001; Junninen et al., 2006; Kranabetter et al., 2005; Similä et al., 2002a), ces études ont mis en évidence l'importance d'attributs associés aux peuplements très matures – gros arbres, bois morts et arbres à cavités – pour de nombreux taxons. Les résultats de ces travaux ont permis d'initier un processus en faveur d'une meilleure reconnaissance de la fonction écologique des forêts (e.g. Conférence Ministérielle d'Helsinki pour la protection des forêts en Europe, 1993) et de leur rôle dans la préservation de la biodiversité (ONF, 2010, 1998, 1993).

Conduites majoritairement en forêt boréale (Paillet et al., 2009), i.e. dans un contexte paysager, bioclimatique et historique différent du domaine tempéré (Lassauce et al., 2011), ces études ne tiennent cependant pas compte de la continuité de l'état boisé. Cette notion apparaît pourtant comme pertinente pour expliquer certains patrons de biodiversité (Flinn et Vellend, 2005; Hermy et Verheyen, 2007). En ce sens et dépendamment du groupe taxinomique considéré, une forêt ancienne, même rajeunie par une perturbation majeure (exploitation, feu, avalanche...), pourrait jouer un rôle pour la conservation de la biodiversité tout aussi important qu'une forêt récente constituée de peuplements très matures (Figure 6). Cette importance des effets d'héritages (*legacy effect*) est notamment à relier aux concepts de dette d'extinction et de crédit de colonisation (voir 1.6.4.1) et montre qu'il est fondamental de tenir compte de l'ancienneté dans les études visant à mieux appréhender le rôle de la maturité dans la structuration des patrons de biodiversité en forêt.

Réciproquement, la plupart des études ayant questionné l'influence de la continuité de l'état boisé sur la biodiversité ont très peu contrôlé pour une éventuelle différence de maturité entre forêts anciennes et récentes. Pour des groupes d'espèces très dépendants d'attributs de maturité comme le bois mort, e.g. les saproxyliques, cela constitue un biais évident. Pour des groupes *a priori* moins clairement associés aux stades tardifs des peuplements, comme par exemple la flore vasculaire, cela a sans doute été jugé moins pertinent. Ainsi, la très grande majorité des études

portant sur l'effet de l'ancienneté sur la flore vasculaire n'a jusqu'à présent que très peu pris en compte les différences de structure mais aussi de composition en essences entre forêts anciennes et récentes (mais voir, Kelemen et al., 2014; Kolb et Diekmann, 2004). Des paramètres fortement structurants pour la flore sont pourtant directement et/ou indirectement liés à la composition et à la structure des peuplements : lumière, litière, disponibilité en eau et en nutriments (Barbier et al., 2008).

Cette relation *a priori* contrastée entre biodiversité et maturité d'une part et biodiversité et ancienneté d'autre part, soulève de nombreuses questions quant aux choix stratégiques à mettre en place pour une conservation optimale de la biodiversité forestière.

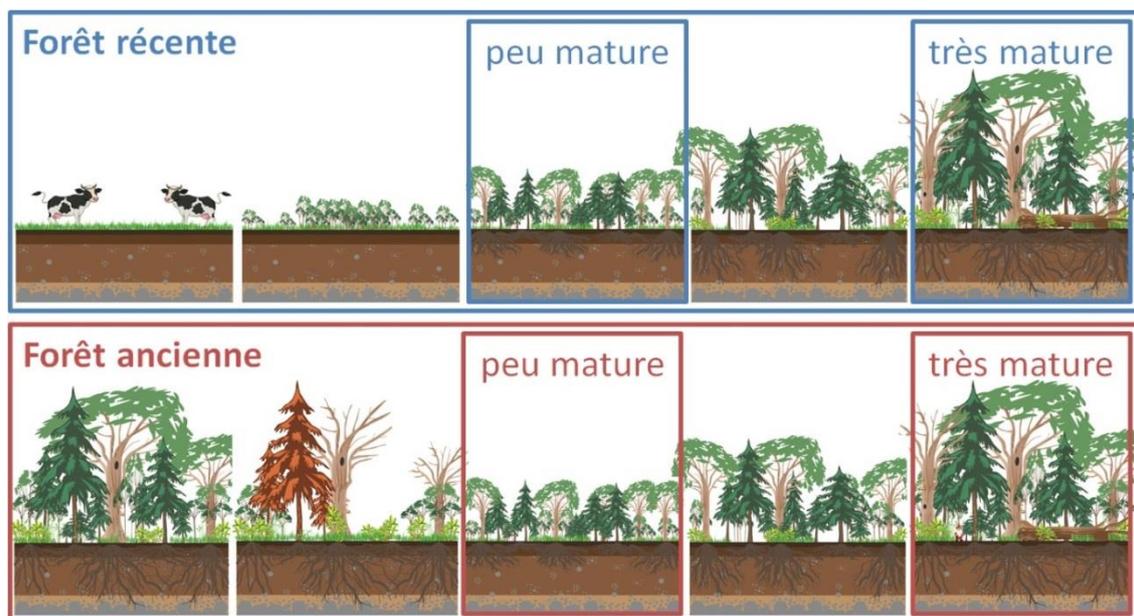


Figure 6. Croiser l'ancienneté des forêts et la maturité des peuplements.

1.5.2. Intérêt de l'approche multi-taxinomique

Alors que la plupart des études ayant documenté l'effet de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité se sont concentrées sur la réponse d'un seul groupe taxinomique, e.g. flore vasculaire pour l'ancienneté ou coléoptères saproxyliques pour la maturité, très peu d'études ont adopté une approche multi-taxinomique (mais voir, Dittrich et al., 2013b; Gossner et al., 2008; Moning et Müller, 2009). L'approche mono-taxinomique repose sur l'idée qu'un groupe d'espèces, si possible bien connu, facile à collecter et à identifier, est en mesure de refléter positivement les patrons et processus qui affectent plus globalement la biodiversité d'un écosystème donné. Dans cette perspective, toute une littérature visant à mettre en évidence des espèces indicatrices a été développée (« *indicators species* », « *surrogate taxa* »), reposant notamment sur l'hypothèse d'une co-variation entre groupes d'espèces (Lewandowski et al., 2010; Sauberer et al., 2004; Siddig et al., 2016). Bien que cette relation ait pu être démontrée dans certains cas, des travaux montrent que les espèces indicatrices ne sont pas toujours pertinentes (Nordén et al., 2007; Rolstad et al., 2002) et que les patrons de biodiversité varient fortement entre groupes taxinomiques, i.e. qu'il existe assez peu de congruence entre taxons (Westgate et al., 2014; Wolters et al., 2006). En ce sens, il a été pointé le fait que l'évaluation des mesures de conservation et des programmes de gestion de la

biodiversité ne devrait pas reposer sur des connaissances basées sur une approche monotaξinomique, car elle n'est pas en mesure de prédire ou de préserver la diversité des autres groupes d'espèces (Oliver et al., 1998; Westgate et al., 2014).

L'approche multi-taxinomique peut donc être vue comme une opportunité de mieux comprendre la réponse de la biodiversité à des changements environnementaux, en documentant la réponse de groupes d'espèces *a priori* contrastés dans leur utilisation des ressources et de l'espace ou dans leurs capacités de dispersion. Vis-à-vis de la problématique de cette thèse, l'approche multi-taxinomique, au-delà d'apporter une vision plus exhaustive de la réponse de la biodiversité aux gradients étudiés, présente donc l'avantage de couvrir un panel de réponses plus larges et complémentaires aux effets relatifs de l'ancienneté et de la maturité en forêt. Cela doit permettre une plus grande généralité des résultats et devrait donc aboutir à la formulation de recommandations de gestion plus généralisables pour la préservation de la biodiversité forestière. Le chapitre 1 de cette thèse présente plus en détails les choix opérés pour sélectionner les différents groupes taxinomiques, notamment vis-à-vis de la complémentarité de réponse attendue.

1.5.3. Hypothèse centrale

Au regard de l'usage passé des territoires (e.g. agricole, forestier, industriel), des modifications des propriétés des sols ont pu être apportées, ce qui devrait avoir une influence sur la qualité de l'habitat entre forêts anciennes et récentes, donc sur la biodiversité. Par ailleurs, du fait de la distance spatiale entre forêts anciennes et récentes, la colonisation des forêts récentes devrait fortement dépendre de la capacité de dispersion des espèces. Ainsi, les espèces à faible mobilité (flore vasculaire, faune du sol, champignons mycorhiziens, coléoptères aptères) devraient être plus diversifiées et abondantes dans les forêts anciennes que dans les forêts récentes. Parallèlement, les peuplements très matures, qu'ils soient en forêts anciennes ou récentes, en permettant le développement d'habitats spécifiques, devraient être favorables aux taxons des stades terminaux les plus mobiles (coéoptères saproxyliques volants, oiseaux, mammifères). L'hypothèse centrale de cette thèse repose donc sur l'existence d'une réponse contrastée entre les compartiments de la biodiversité forestière, influençant la représentativité et la composition des cortèges d'espèces des peuplements très matures et des forêts anciennes.

1.5.4. Questions de recherche

1.5.4.1. Quelle est l'influence de la maturité des peuplements sur la biodiversité?

La maturité induit la mise à disposition pour les espèces d'un ensemble d'attributs caractéristiques des stades terminaux du cycle sylvigénétique (Cf. 1.3.2). En ce sens, la maturité est maintenue et accentuée par des processus agissant dans le temps, comme c'est le cas des perturbations à petite échelle et des successions écologiques en forêts tempérées. Ces processus entraînent une augmentation de la quantité et de l'hétérogénéité des ressources, i.e. un mélange plus important des essences, une structure diamétrale des arbres plus étendue, une augmentation du volume de bois mort et du diamètre des arbres. Cette accumulation et cette diversification des ressources disponibles constitue une source d'opportunités pour la colonisation, la reproduction et la survie de nombreuses espèces (Kuuluvainen, 2002). En comparaison des peuplements peu matures, les peuplements très matures sont ainsi souvent plus diversifiés.

Cette relation est particulièrement vraie pour les coléoptères saproxyliques (e.g. Similä et al., 2002a), les champignons lignicoles (e.g. Junninen et al., 2006), les lichens (e.g. Nascimbene et al., 2010), les bryophytes (e.g. Dittrich et al., 2013a), les oiseaux (e.g. MacArthur et MacArthur, 1961) et les chauves-souris (e.g. Regnery et al., 2013). A contrario, la richesse spécifique de certains groupes taxinomiques semble ne pas augmenter avec la maturité du peuplement. C'est le cas par exemple de la flore (e.g. Bonet et Pausas, 2004), des champignons mycorrhiziens (e.g. Smith et al., 2002), des carabes (e.g. Magura et al., 2003) ou bien encore des nématodes (e.g. Panesar et al., 2001). Cette ambivalence pose question quant aux mécanismes sous-jacents et à l'influence réelle de la maturité des peuplements sur la biodiversité. En effet, peu d'études ont rigoureusement testé l'effet de la maturité sur différents groupes taxinomiques au sein d'un même dispositif, i.e. en contrôlant les facteurs confondants entre taxons. Aussi, l'étude de l'effet de la maturité sur la biodiversité a souvent été entreprise via la comparaison des deux extrémités d'un gradient d'intensité de gestion (Cf. 1.5.1) et relativement peu d'études ont investigué des gradients moins contrastés, plus en adéquation avec les impératifs de la sylviculture de rétention.

1.5.4.2. Quelle est l'influence de l'ancienneté des forêts sur la biodiversité?

L'ancienneté réfère à la continuité sur une longue période d'une ambiance forestière et induit une stabilité dans l'usage qui est fait de l'environnement (Cf. 1.1). Cette stabilité permet la maturation d'éléments nécessitant des temps longs, du moins supérieurs à la vie des arbres qui constituent les peuplements en place. Cela intéresse plus spécifiquement la formation des sols et des humus, conférant aux zones forestières anciennes des propriétés pédologiques qui les distinguent *a priori* des zones récemment boisées. Les forêts anciennes jouent par ailleurs un rôle de « refuge » pour des espèces plus spécialisées et/ou intrinsèquement liées aux conditions écologiques de l'écosystème forestier. En comparaison des forêts récentes, les forêts anciennes sont ainsi souvent constituées d'assemblages d'espèces différentes.

Cet effet de l'ancienneté a été particulièrement bien documenté pour ce qui est de la flore vasculaire, dans le contexte des forêts tempérées européennes (Hermy et Verheyen, 2007). D'autres groupes taxinomiques semblent également répondre à l'ancienneté, comme cela a été montré pour les champignons mycorrhiziens (e.g. Diedhiou et al., 2009), les lichens épiphytes (e.g. Fritz et al., 2008a), certains hémiptères (e.g. Gossner et al., 2008), coléoptères carabiques (e.g. Assmann, 1999) et saproxyliques (e.g. Buse, 2012). Malgré cela, l'effet de l'ancienneté reste encore très peu documenté pour ce qui est de la faune, notamment pour des groupes intrinsèquement liés au sol, comme c'est le cas de la pédofaune. Par ailleurs, l'effet de l'ancienneté sur la biodiversité a surtout été documenté dans des contextes écologiques similaires, i.e. forêts de plaine incluses dans un contexte paysager fragmenté. Cela pose question quant à l'influence réelle de l'ancienneté des forêts sur la biodiversité, particulièrement dans des contextes écologiques différents et pour d'autres groupes taxinomiques que la flore.

1.5.4.3. Quelle est l'influence de l'interaction entre ancienneté et maturité sur la biodiversité?

La maturité des peuplements, via l'hétérogénéité environnementale induite et l'occurrence de certains attributs clés, permet à une plus large biodiversité de coexister. L'ancienneté des forêts, en offrant une stabilité dans le temps des conditions environnementales, permet à des espèces peu mobiles et/ou liées à des conditions d'habitat strictes de se maintenir. L'effet additif relié d'une part à la mise à disposition d'habitats des stades terminaux et d'autre part à la continuité sur le long

terme d'une ambiance forestière devrait donc favoriser le développement d'habitats uniques dans les forêts anciennes très matures, comme par exemple le développement de cavités à terreau ou d'arbres morts de gros diamètres dans des stades de décomposition très avancés. Cela suggère un effet de la maturité différent selon qu'on se trouve dans une forêt ancienne ou récente.

Bien qu'il ait été montré que la composition des peuplements influençait la capacité d'établissement des espèces de plantes de forêts anciennes (Thomaes et al., 2014) et que des modifications dans la structure et la composition des peuplements pouvaient entraîner un changement dans les assemblages de plantes en forêt ancienne (Verheyen et al., 2012), très peu d'études ont jusqu'à présent contrôlé la maturité entre forêts anciennes et récentes (mais voir, Kelemen et al., 2014; Kolb et Diekmann, 2004). Aussi, au-delà de l'intérêt de mettre en lumière un potentiel effet additif sur la biodiversité, cela pose question quant à la validité des conclusions qui ont pu être tirées d'études ayant documenté un effet de l'ancienneté sans tenir compte des différences de maturité. La question de l'effet relatif de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité reste donc ouverte et constitue dans les faits l'originalité première de cette thèse.

1.5.5. Intérêt pour la gestion forestière

Du point de vue de la gestion, l'ancienneté renseigne sur l'impact de l'homme et de ses activités sur le long terme, i.e. à travers les changements d'usage des sols. L'étude de la réponse de la biodiversité à l'ancienneté des forêts permet donc de documenter la résilience des écosystèmes sur des pas de temps longs, en lien avec des perturbations majeures, affectant profondément les propriétés des écosystèmes. La maturité quant à elle, renseigne davantage sur l'impact de l'homme et de ses activités sur le court-moyen terme, i.e. à travers les pratiques sylvicoles. L'étude de la réponse de la biodiversité à la maturité des peuplements permet donc de documenter la résilience des écosystèmes sur des pas de temps plutôt courts, en lien avec des perturbations de faible ampleur, affectant modérément les propriétés des écosystèmes.

Ce travail de thèse, en pointant les paramètres clés pour la biodiversité en forêt, permettra de définir de manière plus précise les gammes d'interventions sylvicoles durables et les règles pratiques de gestion en fonction de la sensibilité écologique des peuplements. Aussi, dans la logique du « *produire plus tout en préservant mieux* » (ONF, 2012), l'intérêt de cette thèse réside dans la possibilité de mieux zoner les types de peuplements en fonction d'objectifs de production et de conservation. Ainsi, s'il est établi que les forêts récentes n'ont que peu d'intérêt pour la biodiversité comparativement aux forêts anciennes, il pourrait être envisageable de recommander une intensification de gestion ciblant préférentiellement ce type de boisements.

1.5.6. Enjeux pour la conservation de la biodiversité forestière

Alors que la notion de maturité renvoie à une échelle de temps de quelques dizaines à quelques centaines d'années maximum, la notion d'ancienneté renvoie pour sa part à une échelle de temps pouvant s'étaler sur plusieurs milliers d'années (e.g. fin de la dernière glaciation il y a 10 000 ans). Dans une logique conservatoire, la perte de surfaces forestières anciennes apparaît donc comme difficilement compensable. Dans cette perspective, il apparaît fondamental de préciser la contribution relative de ces deux qualités de l'écosystème forestier pour la conservation de la biodiversité. En effet, les stratégies de conservation (Cf. 1.4.4) s'appuient sur des connaissances encore fragmentaires, notamment dans la délimitation préférentielle des îlots et des réserves

forestières (faut-il privilégier les forêts anciennes ? les peuplements très matures en forêts récentes doivent-ils être intégrés à la trame des vieux bois ?). L'amélioration de cette connaissance devra permettre *in fine* d'orienter de manière plus appropriée les pratiques de gestion et de définir des mesures de conservation optimales pour assurer la préservation des espèces les plus fortement dépendantes des forêts anciennes et/ou très matures.

En pratique et vis-à-vis des enjeux de conservation, ce travail de thèse vise à :

- apporter un appui méthodologique et pratique pour la délimitation de zones dédiées à la conservation de la biodiversité, que ce soit par la délimitation d'aires protégées (RBI, RNN, APPB...) ou que ce soit par le renforcement des moyens contractuels (PNR, Natura2000...);
- permettre un affinement des connaissances sur les capacités de dispersion et les exigences écologiques en termes d'habitats des espèces forestières, et ainsi contribuer à une meilleure efficacité dans la définition des contours des dispositifs dédiés, i.e. trames des vieux bois, corridors biologiques ;
- préciser l'intérêt de la prise en compte de l'ancienneté des forêts comme nouvel indicateur de gestion durable, notamment dans le cadre de la mise à jour du jeu d'indicateurs pour 2020 proposé lors de la 7ème Conférence Ministérielle pour la protection des forêts en Europe (Madrid, 2015).

1.6. Cadre conceptuel : ancienneté, maturité et biodiversité

1.6.1. L'écologie comme support de la connaissance

L'écologie est généralement définie comme la science qui étudie les relations des organismes avec leur environnement (interactions entre organismes et milieu mais aussi entre organismes eux-mêmes). Cette science se fixe pour cadre la compréhension des mécanismes et processus qui expliquent les patrons de biodiversité observés dans les milieux naturels (variation de distribution et d'abondance). Cette compréhension repose sur l'idée que : (i) les patrons observés résultent de contraintes exercées par l'environnement et de compromis réalisés par les organismes et les populations pour y faire face ; (ii) l'étude de ces patrons peut permettre de dégager les processus écologiques qui déterminent l'organisation des communautés.

L'écologie vise donc à proposer un cadre aux convergences observées dans la nature, i.e. à déceler ordre et cohérence dans le désordre apparent, via la formulation de lois générales qui décrivent les processus en place et permettent de mieux appréhender l'agencement du vivant (Barbault, 1995). Les écologues s'intéressent donc à l'étude des mécanismes déterminant la dynamique de la biodiversité dans les milieux naturels, avec pour principales interrogations :

- Quels facteurs ou phénomènes influencent la composition des communautés et l'abondance des espèces (e.g. probabilité de colonisation, structure du milieu, diversité des ressources) ?
- Par le biais de quels processus ces facteurs influencent-ils la dynamique des communautés (e.g. physiologique, éthologique, démographique, génétique) ?

1.6.2. Ecologie des communautés

En écologie, la communauté désigne un ensemble d'organismes, appartenant à des populations d'espèces différentes, qui vivent dans un espace donné, à un temps donné, et qui

entretiennent un réseau d'interactions (Morin, 2011). Ces interactions, souvent sans effet secondaire sur les populations concernées, peuvent parfois jouer un rôle essentiel, et prises dans leur globalité, peuvent conditionner la présence ou l'absence de plusieurs espèces. En ce sens, pour un écosystème donné, la dynamique d'une population ne peut être considérée isolément et indépendamment de la communauté à laquelle elle appartient. De la même manière, la compréhension de la structure et du fonctionnement des écosystèmes implique une démarche préalable de connaissance de l'organisation des communautés, e.g. des facteurs qui déterminent la diversité et l'abondance des espèces.

La structure des communautés dépend d'une multitude de facteurs écologiques qui agissent sur les espèces, mais aussi de caractères propres à ces dernières. Bien que de nombreux processus écologiques – compétition, prédation, parasitisme – permettent d'expliquer la dynamique des populations, ces approches reposent bien souvent sur une simplification des systèmes écologiques, ne couvrant qu'une partie du champ du réel. Il paraît donc difficile de prétendre pouvoir expliquer de manière univoque la structure des communautés en privilégiant une théorie plutôt qu'une autre. L'enjeu de l'écologie des communautés est donc de proposer un cadre théorique pluraliste, ne visant pas à expliquer uniformément toutes situations, mais à définir en fonction d'un contexte écologique et d'un type d'organisme le processus le plus à même d'expliquer les structures observées, via des types de systèmes « peuplements-environnement » différents (Barbault, 1995).

L'écologie des communautés vise donc à expliquer les mécanismes d'assemblage et de fonctionnement des espèces et des populations d'espèces entre elles (i.e. mécanismes de coexistence) et dans les écosystèmes (i.e. patrons de distribution spatio-temporelle). Son objet est de comprendre l'influence relative des processus écologiques déterministes (e.g. exclusion compétitive, différenciation de niche), stochastiques (e.g. dispersion, spéciation) et historiques (e.g. biogéographie, évolution) sur la structure des communautés.

1.6.3. Règles d'assemblage des communautés

Une des questions centrale en écologie est de comprendre comment les assemblages, ou communautés, se sont construits dans le temps (Sutherland et al., 2013). Partant d'un pool d'espèces présentes à un niveau régional, l'idée est d'expliquer pourquoi, à un niveau local, il existe des communautés différentes (Keddy et Weiher, 1999; Weiher et al., 2011). Spécifiquement, il s'agit d'expliquer via des règles générales, i.e. des mécanismes explicites et quantitatifs pouvant intervenir à différentes échelles spatio-temporelles, les patrons de biodiversité observés. *In fine*, ces règles visent à prédire la composition des communautés écologiques à partir d'un groupe d'espèces et à mettre en évidence les processus sous-jacents.

Mis à part les mécanismes d'évolution historique du pool régional d'espèces, via des processus de spéciation, i.e. de diversification *in situ*, et d'immigration, permettant d'expliquer la provenance des espèces dans un environnement, trois grands mécanismes, hiérarchisés, sont généralement mis en avant pour expliquer les communautés locales (HilleRisLambers et al., 2012; Keddy, 1992; Kraft et al., 2014; Zobel, 1997) :

- La dispersion et le hasard, i.e. la capacité pour une espèce donnée d'arriver dans un milieu déterminé, sous forme de propagules, de graines ou d'individus, à une échelle de temps déterminée. Ce premier filtre est en lien direct avec les capacités de dispersion des espèces et dérive de la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967).

- Les conditions environnementales, i.e. la capacité pour une espèce donnée et une fois arrivée dans un milieu déterminé de s'établir, de croître et de se reproduire ; cela sans considérer les interactions possibles avec les autres espèces. Ce second filtre, abiotique, est en lien direct avec les exigences écologiques des espèces en termes d'habitat et dérive de la théorie de la niche écologique (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957).
- Les interactions biotiques, i.e. la capacité pour une espèce donnée une fois arrivée et établie dans un milieu déterminé de persister en présence d'autres espèces interagissant avec elle. Ce troisième filtre est en lien direct avec les processus de compétition mais aussi de facilitation, et dérive du principe d'exclusion compétitive (Gause, 1934) formulé dans le cadre de la théorie de la niche écologique (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1957).

Vis-à-vis de la conservation de la biodiversité et de la gestion des milieux naturels, la compréhension de ces règles d'assemblage constitue un préalable évident. Ainsi, dans le cadre de cette thèse, ce sont principalement les deux premiers filtres qui seront étudiés. Ces deux filtres, dispersion et habitat, sont en lien avec un filtrage environnemental *sensu stricto* fort (Kraft et al., 2014) et renseignent sur deux paramètres fondamentaux de la structuration des communautés locales. Aussi, avant d'exposer le lien entre ces deux filtres et les concepts d'ancienneté et de maturité, une mise au point théorique est proposée.

1.6.3.1. Théorie de la niche écologique

Définie par Grinnell (1917) comme l'ensemble des conditions abiotiques qui permettent la survie d'une espèce, le terme de niche a été popularisé par Hutchinson (1957) qui la définit comme « *l'ensemble des conditions dans lesquelles vit et se maintient la population* ». En y intégrant les interactions biotiques, Hutchinson (1957) souligne l'effet des relations interspécifiques comme contrainte supplémentaire sur la niche d'une espèce. Pour Odum, la niche écologique est la profession de l'espèce alors que l'habitat en est l'adresse. Le concept de niche écologique réfère donc à la place et à la spécialisation fonctionnelle d'une espèce à l'intérieur d'un peuplement (Ramade, 2003). A chaque espèce correspond une niche écologique dimensionnée, ce qui permet aux espèces de coexister sans entrer en compétition. Aussi, même si l'environnement détermine l'étendue de la niche d'une espèce, l'espèce, par son action, peut elle-même modifier l'environnement et ainsi avoir une influence sur la niche d'autres espèces.

On distingue classiquement plusieurs dimensions au concept de niche écologique, e.g. en fonction de la nature du régime et de la spécialisation alimentaire de l'espèce (niche trophique) ; de l'espace occupé au sein même de l'habitat entre les différentes espèces (niche spatiale) ; de la période et du rythme d'activité au sein d'une même communauté, nocturne vs diurne, vernal vs estivale... (niche temporelle). Ces dimensions sont classiquement représentées dans un espace des paramètres environnementaux (abiotiques), e.g. par un hypervolume à n dimensions (Hutchinson, 1957). Cet hypervolume correspond à la niche fondamentale de l'espèce ou espace de présence potentielle, et représente l'ensemble des conditions abiotiques favorables à sa survie. Sous l'effet des contraintes du milieu (disponibilité de la ressource) ou des interactions avec les autres espèces (compétition, prédation...), la niche fondamentale se réduit à un sous-ensemble, correspondant aux localités réellement occupées par l'espèce : la niche réalisée. En théorie, la niche réalisée d'une espèce est exclusive. Dans un écosystème stable, deux espèces ne peuvent donc pas occuper la même niche (Hutchinson, 1957).

Cette différence entre niche fondamentale et niche réalisée se réfère à l'amplitude de la niche et témoigne de la valeur sélective (fitness) des espèces le long des gradients environnementaux (Hutchinson, 1957). Aussi, pour des espèces aux traits proches et/ou pour des espèces exploitant la même ressource (alimentation, gîte, microhabitat...), il existe dans les systèmes naturels un certain degré de chevauchement entre les niches écologiques. Ce chevauchement, s'il se limite à une des dimensions de la niche, n'impliquera pas nécessairement un chevauchement dans les autres dimensions. La coexistence des espèces pourra alors se poursuivre sans que la compétition interspécifique n'interfère. De la même manière, si le chevauchement des niches écologiques concerne une ressource abondante, il n'y aura pas de compétition entre les espèces pour l'exploiter, cela même si le degré de chevauchement est important. En revanche, pour une ressource limitée, le chevauchement de niches, selon son recouvrement, peut avoir deux conséquences :

- Principe d'exclusion compétitive (Gause, 1934) : en cas de chevauchement de niche important, la compétition que se livrent deux espèces pour une ressource limitée affecte de manière négative le taux de croissance de l'espèce la moins compétitive. Cela a pour conséquence d'entraîner son exclusion et donc de limiter la coexistence des espèces de manière stable dans le temps.
- Différenciation de la niche : en cas de chevauchement de niche partiel, la compétition que se livrent deux espèces pour une ressource limitée entraîne une différenciation de la niche dans une de ses dimensions. Cette différenciation joue sur la valeur sélective des espèces et a pour conséquence d'entraîner un repositionnement de la niche réalisée au sein de la niche fondamentale, permettant un chevauchement acceptable des niches, donc la coexistence des espèces de manière stable dans le temps.

La différenciation de la niche constitue donc un mécanisme d'importance pour expliquer la coexistence d'espèces aux exigences parfois très proches dans les milieux naturels. Par ailleurs, la coexistence des espèces est favorisée par l'hétérogénéité environnementale. Cela d'une part, parce que l'hétérogénéité offre une plus grande étendue de microsites et de conditions de ressources, ce qui se traduit par une plus grande diversité de niches écologiques et d'autre part, parce que l'hétérogénéité permet un chevauchement des niches plus tolérable (Levins, 1979; Tilman, 1982). L'hétérogénéité autorise donc un partage de l'espace, permettant à plus grande diversité d'espèces de coexister. Cela est particulièrement vrai pour des espèces sténoèces qui, du fait de leur spécialisation, ont une niche écologique souvent étroite ce qui, dans le cadre de la théorie des niches se traduit par : l'existence de différences permet la coexistence (Barbault, 1995).

1.6.3.2. Théorie de la biogéographie insulaire

Initialement proposée par MacArthur et Wilson (MacArthur et Wilson, 1963, 1967), la théorie de la biogéographie insulaire, aussi connue sous le nom de théorie d'équilibre dynamique, vient compléter la théorie de la niche écologique en apportant une explication spatiale à la répartition des espèces. Cette théorie stipule que les communautés insulaires, à un instant t , sont des assemblages d'espèces régis par un équilibre dynamique entre taux d'immigration des nouvelles espèces et taux d'extinction des espèces présentes (MacArthur et Wilson, 1967). Elle donne un cadre pour expliquer pourquoi certaines îles sont plus peuplées que d'autres, cela en fonction de deux principaux paramètres : la taille de l'île et la distance au continent.

Partant de milieux insulaires à l'origine « vides » d'espèces, la théorie de la biogéographie insulaire prédit que les espèces colonisent peu à peu ces espaces en provenance du continent. Cette

probabilité de colonisation est essentiellement fonction de la distance à la source, dans le sens où plus une île est éloignée du continent, plus il est difficile pour un nombre élevé d'espèces de découvrir cette île et de s'y implanter. Par ailleurs, la taille de l'île conditionne la probabilité d'extinction des espèces, dans le sens où plus une île est petite plus les populations établies sont restreintes, donc difficilement viables sur le long terme. Aussi, la taille de l'île détermine la diversité des habitats représentés, dans le sens où plus une île est grande plus les conditions environnementales pourront y être diversifiées, augmentant ainsi la coexistence des espèces. Le croisement de ces deux paramètres entraîne un équilibre entre fréquence des arrivées et fréquence des extinctions, qui détermine la richesse spécifique de chaque île, i.e. le nombre d'espèces autorisées à coexister dans un même espace.

Cette théorie s'applique à de nombreuses situations, non limitées aux milieux insulaires, où une discontinuité spatiale existe entre taches d'habitats *a priori* favorables, e.g. du fait de la fragmentation des habitats en « îles continentales » de plus en plus petites (entre les massifs montagneux, les massifs forestiers, les espaces protégés...). Une extension bien connue de cette théorie suppose qu'il n'existe pas une population source à partir de laquelle les migrations se font, mais en ensemble de sous-population distinctes, pouvant localement s'éteindre et se ré-établir par le jeu des migrations entre patchs d'habitat favorables. Cette théorie des métapopulations (Hanski, 1999), est aujourd'hui bien admise pour résouder la gestion conservatoire de milieux naturels et notamment pour créer des réseaux fonctionnels entre différents patchs d'habitats favorables. En forêt cela concerne notamment la mise en réseau des réserves forestières, via la création d'îlots de sénescence et la maintien d'arbres-habitat (Vandekerckhove et al., 2013). Ainsi, dans le cadre de cette thèse, les forêts récentes peuvent être vues comme autant d'îles continentales originellement vides d'espèces forestières et dont la colonisation se fait à partir des forêts anciennes environnantes.

1.6.4. Applicabilité aux concepts d'ancienneté et de maturité

L'ancienneté et la maturité peuvent être vues comme deux qualités de l'écosystème forestier agissant sur la biodiversité selon le modèle des filtres environnementaux précédemment présenté. Ainsi, comme pour les règles d'assemblages des communautés, ancienneté et maturité agissent à des échelles spatio-temporelles différentes. L'ancienneté se mesure à l'échelle d'un massif ou du moins d'un secteur boisé, alors que la maturité se mesure à l'échelle de la parcelle. Les peuplements peu et très matures sont donc nécessairement imbriqués dans des forêts anciennes ou récentes. Par ailleurs, l'ancienneté est en lien avec des processus de maturation de l'écosystème sur le long terme alors que la maturité concerne le développement d'attributs du peuplement pouvant intervenir sur le court-moyen terme. Il apparaît donc évident qu'ancienneté et maturité n'agissent pas de la même manière sur les assemblages locaux d'espèces, i.e. qu'ils mobilisent des mécanismes différents.

1.6.4.1. Dette d'extinction et crédit de colonisation

L'ancienneté est très étroitement liée aux concepts de dette d'extinction et de crédit de colonisation ou crédit d'immigration (Jackson et Sax, 2010). Ces deux concepts sont issus de la théorie de la biogéographie insulaire et sont à mettre en lien avec l'existence d'un délai entre l'arrivée d'un événement potentiellement impactant et la réponse de la biodiversité. En biologie de la conservation, ces concepts ont une importance fondamentale car ils peuvent conduire à un diagnostic erroné de l'état écologique d'un habitat ; la dette d'extinction suggérant un état faussement bon de l'habitat, le crédit de colonisation un état faussement dégradé.

Le concept de dette d'extinction – « *extinction debt* » – a été défini par Tilman et al. (1994) pour décrire l'extinction déterministe des espèces, même les plus compétitives, à la suite de la destruction de leur habitat. Ce concept a été par la suite généralisé pour correspondre aujourd'hui au temps nécessaire pour observer l'extinction d'une espèce suite à la destruction et/ou la fragmentation de son habitat (Hanski et Ovaskainen, 2002; Loehle et Li, 1996; Vellend et al., 2006). Ce délai d'extinction peut avoir une double conséquence vis-à-vis de l'ancienneté des forêts :

- des espèces caractéristiques des forêts anciennes, notion de « *ancient forest species* » (Bergès et al., 2016; Dupouey et al., 2002b; Hermy et al., 1999; Peterken et Game, 1984), i.e. possédant une longue durée de vie mais de faibles capacités de dispersion, peuvent arriver à se maintenir pendant un temps long dans des fragments de forêts anciennes. Cette persistance peut donner l'impression d'une différence encore accrue entre forêts anciennes et récentes, alors même que le contexte paysager est fortement fragmenté ;
- des espèces caractéristiques de l'usage pré-forestier (prairie, culture) peuvent arriver à se maintenir en forêts récentes (notion de « *recent forest species* »; Bergès et al., 2016; Dupouey et al., 2002b; Peterken et Game, 1984) (Figure 7). Cette persistance peut accentuer les différences dans la composition des assemblages entre forêts anciennes et récentes, alors même que le contexte paysager est peu fragmenté.

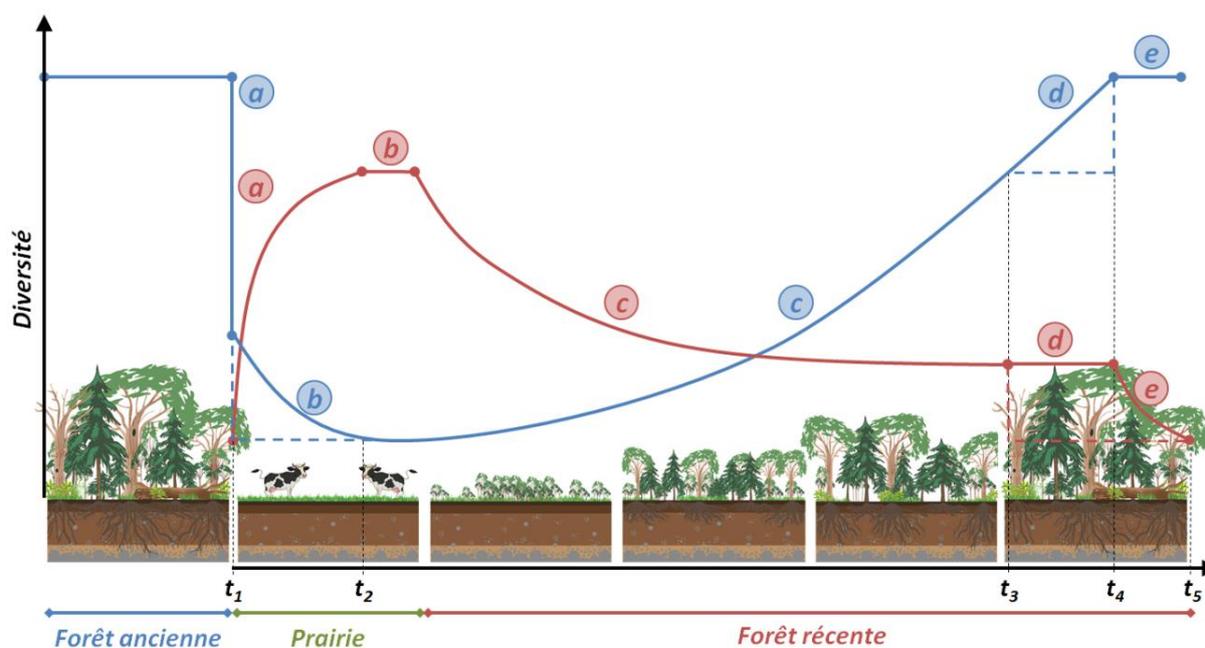


Figure 7. Dette d'extinction et crédit de colonisation, liens avec l'ancienneté des forêts.

Pour les espèces forestières (bleu), (a) le changement d'usage entraîne une diminution drastique de la diversité ; (b) quelques espèces arrivent à se maintenir dans les prairies = dette d'extinction (t_1-t_2) ; (c) le retour de la forêt favorise la recolonisation progressive ; (d) malgré le retour à un stade proche de l'état initial (t_3) quelques espèces n'ont pas encore recolonisé la forêt = crédit de colonisation ; (e) retour à l'équilibre (t_4).

Pour les espèces prairiales (rouge), (a) le défrichement favorise une augmentation rapide de la diversité (t_1-t_2) ; (b) la diversité est à l'équilibre ; (c) le retour de la forêt entraîne une diminution progressive de la diversité ; (d) malgré le retour à un stade proche de l'état initial (t_3) quelques espèces arrivent à se maintenir en forêt = dette d'extinction ; (e) les dernières espèces prairiales disparaissent (t_4-t_5).

La dette d'extinction peut donc entraîner une surévaluation de l'effet de l'ancienneté des forêts sur la structuration des communautés locales. Cela est plus spécifiquement problématique dans les contextes forestiers très fragmentés, i.e. là où la théorie de la biogéographie insulaire prédit une extinction prioritaire des espèces dans les fragments anciens les plus petits et les plus éloignés des massifs anciens préservés.

Le concept de crédit de colonisation ou de crédit d'immigration – « *immigration credit* » – a été proposé par Jackson & Sax (2010) pour décrire les espèces nouvelles pouvant potentiellement coloniser un habitat à la suite d'un changement dans les conditions environnementales (Figure 7). Pour un site *a priori* favorable à une espèce, le crédit de colonisation sera fonction d'une part du succès dans la dispersion de l'espèce, d'autre part du succès dans l'établissement de cette même espèce (Jackson et Sax, 2010). Dans les forêts récentes, ce délai parfois très long dépend donc fortement de la capacité de dispersion des espèces de forêts anciennes et du contexte paysager, i.e. de la taille et de l'isolement des fragments forestiers (Naaf et Kolk, 2015). Non pris en compte, le crédit de colonisation peut conduire à des conclusions hâtives sur la persistance de différences entre forêt anciennes et récentes, notamment pour des forêts établies depuis seulement quelques décennies.

Le crédit de colonisation et la dette d'extinction offrent un cadre conceptuel pertinent pour expliquer l'effet de l'ancienneté des forêts sur la biodiversité. Ces notions permettent de faire le lien entre le pool d'espèces régionales et les communautés locales observées, via des mécanismes de colonisation-extinction, i.e. en cohérence avec les postulats de la théorie de la biogéographie insulaire.

1.6.4.2. Hétérogénéité de l'habitat

La maturité est très étroitement liée au concept d'hétérogénéité de l'habitat – « *habitat heterogeneity hypothesis* » (MacArthur et MacArthur, 1961) – qui stipule qu'une augmentation de la diversité des habitats peut mener à une augmentation de la diversité spécifique, comme cela a déjà été vérifié dans de nombreux écosystèmes (Tews et al., 2004). On entendra par habitat, l'ensemble des ressources et des conditions présentes au sein d'une aire et qui permettent à une espèce d'occuper l'espace (Hall et al., 1997). L'hétérogénéité intègre quant à elle l'ensemble des formes de variations des composantes environnementales, intervenant dans le temps et l'espace (Pickett et al., 1997). Ce concept représente une pierre angulaire en écologie et constitue probablement le concept fondamental le plus important du paradigme contemporain pour la gestion des écosystèmes et la biologie de la conservation (Dutilleul et Legendre, 1993; Kolasa et Pickett, 1991; Pickett et al., 1997).

En forêt, l'hétérogénéité est créée, maintenue et accentuée par des processus agissant dans le temps, comme c'est le cas avec les phénomènes de perturbations et de successions (Franklin et Van Pelt, 2004; Kuuluvainen, 2002; Li et Reynolds, 1995). Ces phénomènes sont très étroitement liés à l'âge des peuplements et agissent fortement sur la disponibilité d'attributs de maturité, comme par exemple le compartiment bois mort (e.g. Siitonen, 2001; Vandekerkhove et al., 2009) (Figure 8). En ce sens, la maturité, compte tenu de l'hétérogénéité induite à l'échelle du peuplement, agit sur la diversité des ressources présentes. La maturité facilite ainsi la coexistence des espèces en augmentant les opportunités de partition de la niche comme prédit par la théorie de la niche. La maturité peut donc être vue comme une limite d'habitat forte agissant sur la biodiversité de manière déterministe à travers la différenciation de la niche.

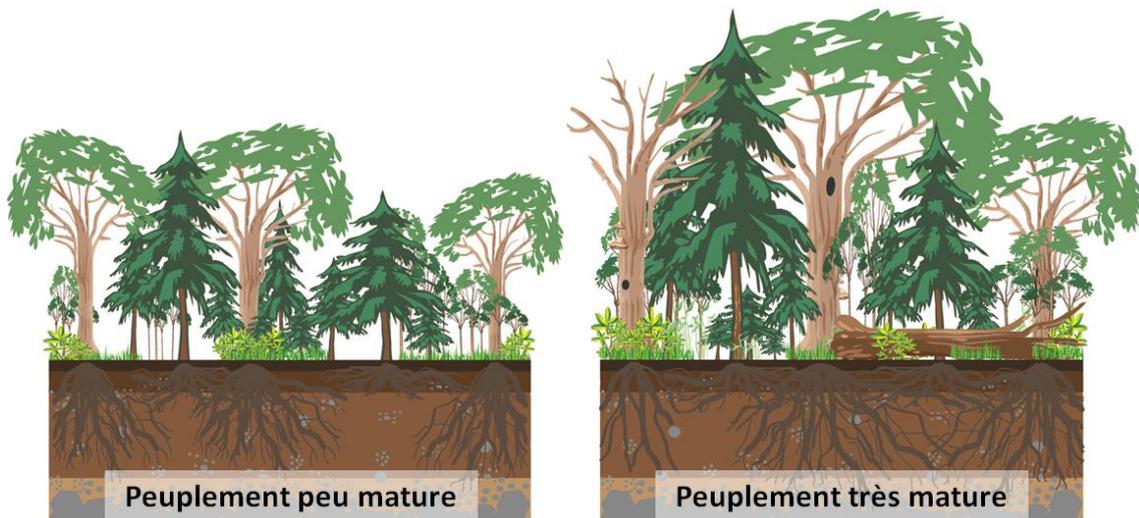


Figure 8. Illustration de l'hétérogénéité environnementale induite par la maturité des peuplements : diversification de la structure diamétrale des arbres, apparition des bois morts et des dendro-microhabitats.

L'hétérogénéité offre un cadre conceptuel pertinent pour expliquer l'effet de la maturité des peuplements sur la biodiversité. Il permet de faire le lien entre la diversité effective des communautés locales et la diversité potentielle régionale, via des mécanismes de coexistence des espèces, i.e. en cohérence avec les postulats de la théorie de la niche écologique.

1.6.4.3. Quantité de ressource

Au-delà d'une augmentation de l'hétérogénéité des ressources, la maturité induit généralement une augmentation de la quantité des ressources, e.g. en lien avec les attributs des stades tardifs. Cette augmentation en quantité de la ressource a été pointée comme un paramètre fondamental pouvant expliquer les patrons de répartition des espèces. Cette disponibilité de la ressource est plus spécifiquement liée au concept de quantité d'énergie disponible pour les espèces – « *species-energy hypothesis* » (Wright, 1983). Cette hypothèse suggère que la quantité d'énergie disponible dans un système donné fixe les limites en terme de richesse spécifique que ce système est capable de supporter. Plus un système reçoit d'énergie sur une surface déterminée, plus il est productif, plus il peut supporter d'individus et plus il peut bénéficier à une large diversité d'espèces. En ce sens, le concept de quantité d'énergie disponible constitue une extension du concept de la taille de l'habitat, i.e. de la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1963, 1967). Récemment ce concept a été amendé en pointant l'importance de ne pas considérer uniquement la quantité totale d'énergie disponible mais aussi sa variabilité temporelle (Carrara et Vázquez, 2010). Aussi, cette relation positive entre le nombre d'individus et le nombre d'espèces a donné naissance à une hypothèse complémentaire, étroitement liée au concept de quantité d'énergie disponible, celle de la quantité des individus – « *more individuals hypothesis* » (Wright, 1983). Cette relation abondance-richesse est pourtant controversée et de nombreuses études soulignent le fait qu'une augmentation du nombre des individus n'est pas nécessairement associée à une augmentation de la richesse spécifique (Evans et al., 2005; McGlynn et al., 2010). Ainsi, afin de préciser et de mieux définir les contours du concept de quantité d'énergie disponible, des hypothèses complémentaires ont été formulées comme c'est le cas de l'hypothèse de la tolérance physiologique – « *physiological tolerance hypothesis* » ou de l'hypothèse du taux de spéciation – « *speciation rate hypothesis* » (Currie et al., 2004).

Initialement proposé pour expliquer des patrons de diversité le long de gradients latitudinaux, i.e. en lien avec les variations d'énergie chimique disponible depuis les tropiques vers les pôles, le concept de quantité d'énergie disponible a été extrapolé à d'autres ressources énergétiques, comme c'est le cas du bois mort en forêt (Seibold et al., 2015a; Stokland et al., 2012). En effet, la maturité induit généralement des modifications au niveau de plusieurs attributs constitutifs des peuplements, e.g. augmentation du diamètre des arbres, accumulation de bois mort et des litières au sol (e.g. Meyer et Schmidt, 2011; Spies et Franklin, 1998; Whitman et Hagan, 2007), pouvant être assimilées à des augmentations de quantité de ressources disponibles pour les espèces. Cependant, il a été montré que la quantité et l'hétérogénéité de la ressource se confondaient souvent (Whittaker, 1998) et qu'il était fondamental de démêler les effets respectifs de ces deux processus (Bartels et Chen, 2010; Honkanen et al., 2010; Seibold et al., 2016). En forêt, en se basant sur des approches expérimentales dédiées, contrôlant autant que faire se peut la quantité et l'hétérogénéité de la ressource étudiée, i.e. le bois mort, il a ainsi été montré que c'était davantage l'hétérogénéité qui permettait d'expliquer les patrons de diversité des coléoptères saproxyliques (Gossner et al., 2016; Seibold et al., 2016). Cela s'explique par des variations intrinsèques et cryptiques de la ressource, i.e. qu'il existe au sein d'une même pièce de bois mort d'apparence homogène des différences de température, de densité de bois, d'humidité... favorisant une plus grande hétérogénéité et donc une plus forte richesse spécifique (Seibold et al., 2016).

L'évaluation de la pertinence de ce concept implique donc des dispositifs dédiés contrôlant au mieux les facteurs confondants et se focalisant sur une ressource bien identifiée et *a priori* peu hétérogène, comme c'est le cas par exemple de la lumière, de la température ou bien encore de la teneur en éléments nutritifs. Pour les raisons évoquées, il paraît donc difficile de mobiliser ce concept et de le mettre en lien avec des attributs descriptifs du peuplement, donc des attributs de maturité. En revanche, en lien avec des modifications des propriétés physico-chimiques du sol liées à un usage ancien non forestier, ce concept pourrait être mobilisé pour expliquer des différences de richesses entre des forêts anciennes et récentes présentant par exemple des teneurs en azote ou en phosphore différentes.

1.6.5. Limite de dispersion, limite d'habitat

Suivant le cadre conceptuel précédemment présenté, i.e. de déletion d'espèces au travers de filtres environnementaux, il apparaît logique de considérer que (i) l'ancienneté induit, à l'échelle du paysage, une limite de dispersion en agissant sur le pool régional d'espèces comme un filtre stochastique conditionnant la colonisation des habitats disponibles, i.e. des forêts récentes ; (ii) la maturité induit, à l'échelle du peuplement, une limite d'habitat en agissant sur les communautés locales comme un filtre déterministe soutenant la coexistence des espèces au sein d'un même habitat (Figure 9). L'ancienneté devrait donc influencer les patrons de biodiversité en amont, en structurant les communautés entre espèces de forêts anciennes et espèces de forêts récentes, alors que la maturité devrait agir sur les communautés structurées en aval, en permettant à une plus large diversité de coexister.

Ce schéma, un peu simpliste, est cependant à relativiser en fonction de la perception qu'a chaque groupe d'espèces de son environnement. Ainsi pour une chauve-souris, l'ancienneté n'aura *a priori* que peu d'influence sur la qualité de son habitat alors que, pour un collembole, cet effet pourra être potentiellement fort, eu égard aux modifications induites dans les propriétés du sol. De la même manière, la maturité via l'augmentation des stocks de bois mort influencera positivement

les cortèges d'espèces saproxyliques alors que ce même paramètre n'aura *a priori* que peu d'effet sur la flore vasculaire. Ainsi, en lien avec notre hypothèse centrale, il est donc prédit un effet contrasté de l'ancienneté, de la maturité et de l'interaction entre ces deux qualités sur la biodiversité. L'originalité de cette thèse repose donc sur l'analyse conjointe de la réponse de plusieurs groupes taxinomiques, définis et justifiés dans le chapitre 1, au croisement de ces deux qualités de l'écosystème forestier.

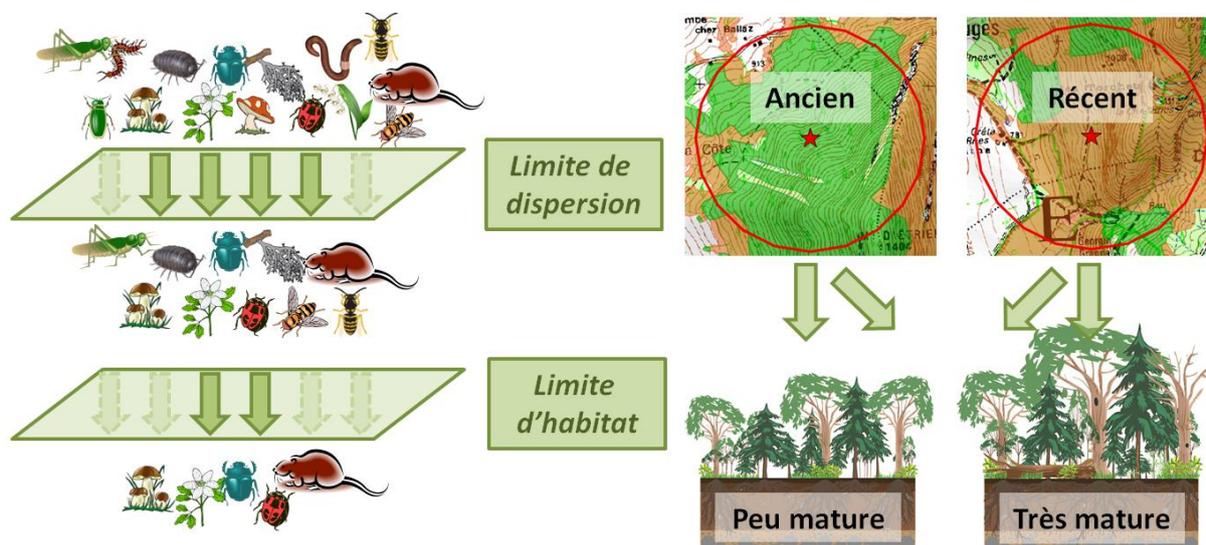


Figure 9. Partant d'un pool régional d'espèces, l'ancienneté induit une limite de dispersion en lien avec la capacité des espèces à coloniser les forêts récentes; la maturité induit une limite d'habitat en lien avec la capacité des espèces à s'établir dans les peuplements, déterminant au final les assemblages locaux d'espèces.

1.7. Organisation de la thèse et hypothèses de recherche

Ce travail de thèse vise à mieux comprendre l'influence relative de l'ancienneté des forêts et de la maturité des peuplements sur la biodiversité, plus spécifiquement sur les diversités alpha (α) et beta (β) ainsi que sur la réponse individuelle des espèces. Globalement, ce travail se situe dans la perspective d'une meilleure compréhension des facteurs structurant les patrons de biodiversité en forêt. Il a pour ambition d'affiner les connaissances en écologie en documentant l'effet de deux processus écologiques déterminant la structuration des communautés : les limites de dispersion et d'habitat. La finalité de ce travail est de fournir les outils nécessaires aux gestionnaires pour une meilleure conservation de la biodiversité, soit dans le cadre de la gestion courante, soit dans le cadre de la définition de mesures de protection.

Cette thèse est structurée autour de trois chapitres principaux. Le **chapitre 1** est consacré à un état de l'art aussi complet que possible sur l'influence de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité. Il s'agit d'un prolongement logique de l'introduction générale permettant au lecteur d'approfondir la question de l'effet absolu de l'ancienneté des forêts ou de la maturité des peuplements sur une plus large diversité de groupes taxinomiques. Ce chapitre vise également à mieux comprendre les hypothèses de recherche formulées et le choix qui a été opéré pour la sélection des quatre groupes taxinomiques retenus dans le cadre de la thèse.

Le **chapitre 2** est consacré aux aspects méthodologiques pour la définition de la zone d'étude et le choix des sites d'étude. De manière à assurer une bonne reproductibilité de cette étude et une transparence dans les choix opérés, un descriptif détaillé des différentes étapes depuis la sélection

des peuplements potentiels jusqu'à la sélection définitive des sites est présenté. Aussi, les différents paramètres mesurés *in situ* sont détaillés ainsi que la méthodologie utilisée pour classer les sites entre peuplements peu matures et très matures.

Le **chapitre 3** constitue le véritable corps de cette thèse et regroupe quatre articles scientifiques rédigés en anglais. Ces articles présentent les résultats détaillés des différentes analyses conduites sur les quatre groupes taxinomiques étudiés, ainsi que des éléments de discussion permettant de contextualiser ces résultats au regard de la connaissance actuelle. Globalement ces quatre articles reposent sur deux d'hypothèses et un socle de prédictions communes :

- La première hypothèse (H1) stipule que l'ancienneté, indépendamment de la maturité, induit une limite de dispersion contraignant la colonisation des forêts récentes depuis les forêts anciennes. Si tel est le cas, pour les groupes taxinomiques ayant de faibles capacités de dispersion, on s'attend à ce que (P1.1) la fréquence d'occurrence et (P1.2) l'abondance des espèces peu dispersives augmentent en forêt anciennes et que (P1.3) des assemblages différents d'espèces soient mis en évidence entre les forêts anciennes et récentes.
- La seconde hypothèse (H2) stipule que la maturité, indépendamment de l'ancienneté, induit une limite d'habitat contraignant l'établissement des espèces forestières spécialistes dans les peuplements peu matures. Si tel est le cas, pour les groupes taxinomiques ayant des exigences strictes en termes de qualité de l'habitat, on s'attend à ce que (P2.1) la fréquence d'occurrence et (P2.2) l'abondance des espèces forestières spécialistes augmentent dans les peuplements très matures et que (P2.3) des assemblages différents d'espèces soient mis en évidence entre les peuplements peu et très matures.

Par ailleurs, au-delà de ces deux hypothèses, il est attendu un effet additif de l'ancienneté sur la maturité. La troisième hypothèse (H₃) stipule donc que l'effet de l'ancienneté combiné à celui de la maturité induit une stabilité des conditions environnementales permettant la mise à disposition d'habitats uniques, bénéficiant à une plus large diversité. Si tel est le cas, pour tous les groupes taxinomiques, on s'attend à ce que l'effet de la maturité soit plus prononcé en forêts anciennes et donc que (P_{3.1}) la fréquence d'occurrence et (P_{3.2}) l'abondance de nombreuses espèces soient plus importantes dans les forêts anciennes très matures comparativement aux forêts récentes très matures. Par ailleurs, (P_{3.3}) des assemblages différents d'espèces devraient être mis en évidence entre les forêts récentes peu matures, les forêts récentes très matures, les forêts anciennes peu matures et les forêts anciennes très matures, reliés à un effet d'emboîtement avec l'augmentation de la maturité et un effet de turnover avec l'augmentation de l'ancienneté.

D'une manière générale, ces hypothèses se déclinent en sous-hypothèses, plus précises, au niveau de chacun des articles, cela en lien avec les capacités de dispersion et les exigences d'habitat des différents groupes taxinomiques étudiés. Aussi, de manière à permettre une organisation logique des articles entre-eux, le **chapitre 3** se décline en trois parties.

Dans une première partie, une approche de comparaison entre groupes biologiques *a priori* plutôt limités par la dispersion et groupes biologiques *a priori* plutôt limités par l'habitat permet de documenter l'effet propre de l'ancienneté et de la maturité. Cette partie permet de discuter l'importance relative des limites de dispersion et d'habitat dans la structuration des communautés. L'**article 1** se focalise sur deux groupes d'espèces *a priori* peu dispersives, la flore vasculaire et les collemboles. Dans cet article, l'idée d'une convergence dans la réponse des diversités alpha et beta de ces deux groupes à l'ancienneté et à la maturité a été testée. Plus spécifiquement, l'hypothèse

d'un effet supérieur de l'ancienneté sur la maturité ($H_1 > H_2$) a été posé. Aussi, différents paramètres du sol ont été testés, avec là aussi l'hypothèse d'un effet structurant plus fort que celui de la maturité. L'**article 2** se focalise sur un groupe d'espèces très dépendant du compartiment bois mort, donc de la maturité *a priori* : les coléoptères saproxyliques. L'effet relatif de l'ancienneté et de la maturité sur la richesse et l'abondance des coléoptères saproxyliques y est testé, cela en contrastant la réponse de deux groupes ayant des capacités de dispersion distinctes : les espèces aptères et brachyptères *versus* les espèces macroptères. Il y est fait l'hypothèse d'un effet fort de l'ancienneté sur les espèces aptères ($H_1 > H_2$) et d'un effet fort de la maturité, indépendamment de l'ancienneté, sur les espèces macroptères ($H_2 > H_1$).

Dans une deuxième partie, une approche basée sur les traits fonctionnels, plus spécifiquement les traits de niche, est testée pour un groupe taxinomique encore peu étudié sous cet angle : les coléoptères saproxyliques. L'**article 3** permet ainsi de pousser les analyses plus en avant en dépassant la notion d'espèces et en documentant la réponse fonctionnelle de ce groupe à l'ancienneté (H_1) et à la maturité (H_2), mais aussi à l'effet additif de l'ancienneté sur la maturité (H_3). Cet article explore la réponse des assemblages, des espèces individuelles, de la diversité fonctionnelle et de la composition fonctionnelle des coléoptères saproxyliques au croisement de l'ancienneté et de la maturité. Il y est fait l'hypothèse d'un effet global fort de la maturité sur les assemblages et la composition fonctionnelle ($H_2 > H_3 > H_1$) et d'un effet additif fort de l'ancienneté et de la maturité sur la réponse individuelle des espèces et la diversité fonctionnelle ($H_3 > H_2 > H_1$).

Dans une troisième partie, un élargissement de l'étude intégrant d'autres facteurs environnementaux potentiellement structurants pour la biodiversité est proposé. Par ailleurs, en adoptant une approche multi-taxinomique, cette partie permet de contraster la réponse des différents groupes d'espèces entre eux, à l'ancienneté et à la maturité mais aussi à d'autres gradients environnementaux. L'**article 4** met ainsi en relation la réponse individuelle de la flore, des lichens épiphytes, des coléoptères saproxyliques et des collemboles avec quatre paramètres clés, i.e. climatiques, pédologiques, du peuplement et paysagers. L'effet additif de la prise en compte de la maturité et de l'ancienneté pour une meilleure caractérisation de la distribution des espèces y est testé et la pertinence de la prise en compte de ces deux qualités y est discutée. Une mise en perspective plus globale, intégrant l'ensemble des facteurs environnementaux influençant la biodiversité en forêt, est finalement proposée.

Enfin, la **discussion générale** offre une synthèse des principaux résultats et une mise en perspective au regard des connaissances actuelles. Les principales hypothèses et prédictions testées dans le cadre de cette thèse sont notamment reprises, critiquées et complétées. Plus globalement une analyse critique de la méthode, des perspectives d'études complémentaires et des recommandations pour la gestion et la préservation de la biodiversité forestière sont proposées.

CHAPITRE 1 :

Effet de l'ancienneté et de la maturité

sur la biodiversité,

revue de littérature et choix des modèles d'étude

En forêt, un grand nombre d'espèces se côtoient et interagissent. Des bactéries du sol aux grands cervidés, en passant par les algues unicellulaires et les arbres dominants, la forêt est l'un des écosystèmes terrestres les plus diversifiés de la planète (FAO, 2015a). Cette biodiversité évolue à tous les niveaux des peuplements, depuis le sol jusqu'à la cime des arbres, et peut être ainsi plus ou moins directement influencée par la maturité des peuplements et/ou à l'ancienneté des forêts.

Afin de comprendre de manière fine l'effet relatif de ces deux qualités de l'écosystème forestier sur la biodiversité, une synthèse bibliographique aussi exhaustive que possible a été réalisée. L'objectif étant d'une part de mieux cerner l'influence de la maturité des peuplements et de l'ancienneté des forêts sur la diversité alpha et/ou bêta de différents groupes taxinomiques ; d'autre part d'orienter les choix pour la sélection des groupes taxinomiques entrant dans le cadre de la thèse. Cette synthèse a été conduite en se focalisant sur les groupes d'espèces susceptibles de réagir de manière privilégiée à l'échelle du peuplement. En ce sens, ont été volontairement écartés les groupes d'espèces *a priori* très dispersifs, i.e. les vertébrés au sens large : mammifères (incluant les chiroptères), oiseaux, batraciens et reptiles. Aussi, certains groupes d'espèces ne sont pas traités ici car encore trop peu documentés, c'est le cas par exemple de la malacofaune, des syrphides pour l'entomofaune ou des bactéries pour la pédofaune.

1.1. Flore vasculaire

Appartenant au groupe fonctionnel des producteurs primaires, la flore vasculaire structure fortement les écosystèmes terrestres en offrant abris, nourriture et gîte à une large gamme d'espèces. En forêt, elle est représentée par les ligneux hauts et bas ainsi que par l'ensemble des espèces herbacées colonisant le sous-bois. Groupe taxinomique fondamental dans les écosystèmes forestiers, la composition et la structure de la flore vasculaire jouent un rôle clé pour expliquer les patrons de biodiversité.

Concernant la réponse de la flore vasculaire à la maturité des peuplements, les résultats sont globalement concordants. Ainsi, un gradient de successions, allant des stades pionniers vers les stades matures puis sénescents, est généralement suivi par la flore (McCook, 1994). Ce gradient induit un changement de composition spécifique, notamment lié à la fermeture progressive du milieu (Sabatini et al., 2014; Scheller et Mladernoff, 2002), et se traduit par une diminution des espèces héliophiles et une augmentation des espèces sciaphiles (Amici et al., 2013; Harmer et al., 2001). Ce processus de successions végétales n'est cependant pas nécessairement associé à une augmentation constante de la diversité floristique avec l'âge du peuplement (Bonet et Pausas, 2004; Duguid et Ashton, 2013; Vetaas, 1997). Aussi, pour des forêts déjà bien établies, l'effet du vieillissement, i.e. des processus de perturbation, sur la flore herbacée n'implique pas toujours un changement de composition ou de diversité floristique (Dittrich et al., 2013a). Cela s'explique par une forte résilience de la flore vasculaire forestière face aux perturbations naturelles (Jonášová et Prach, 2008; Uotila et Kouki, 2005).

Pour ce qui est de l'ancienneté, de nombreuses études ont établi un lien direct entre la composition floristique et la continuité de l'état boisé (De Frenne et al., 2011; Flinn et Vellend, 2005; Hermy et Verheyen, 2007). Cette relation est la résultante de deux mécanismes non exclusifs : une limite de dispersion et une limite de recrutement. La première est à mettre en lien avec la faible capacité de dispersion de nombreuses espèces de forêts anciennes (Naaf et Wulf, 2011; Verheyen et al., 2003b; Verheyen et Hermy, 2004), elle-même accentuée par le contexte paysager, en particulier

la fragmentation de leur habitat (Graae, 2000; Honnay et al., 2002b; Jamoneau et al., 2012; Naaf et Kolk, 2015) ; la seconde est à mettre en lien avec une modification persistante des propriétés des sols entraînant une différence de qualité d'habitat entre forêts anciennes et récentes et une augmentation des interactions biotiques avec des espèces plus compétitives (Baeten et al., 2009; Bellemare et al., 2002; Dambrine et al., 2007; Dupouey et al., 2007; Honnay et al., 2002a; Koerner et al., 1997). Aussi, la réponse des communautés végétales semble être fonction de l'intensité des usages passés, i.e. des effets à plus ou moins long terme sur les propriétés chimiques et structurales des sols. En ce sens, plus les usages passés sont impactants, e.g. fertilisations répétées, rejets fréquents..., plus la composition floristique locale reflète cet usage en se distinguant des peuplements adjacents non impactés (Honnay et al., 1999; Koerner et al., 1997), cela même 2000 ans après l'arrêt des usages (Dupouey et al. 2002).

Bien qu'ayant déjà fait l'objet de nombreuses publications, la prise en compte de ce groupe taxinomique semble un incontournable vis-à-vis de notre problématique. Par ailleurs la prise en compte de ce groupe vise à permettre une validation du travail cartographique préalable de zonage des forêts anciennes, via une réponse biologique observable sur le terrain, et à fournir des éléments de discussion pour expliquer les patrons de répartition d'autres groupes taxinomiques.

1.2. Bryoflore et lichenoflore

Espèces euryèces, présentant une forte valence écologique et donc représentées dans une grande diversité d'environnements, les cryptogames appartiennent au groupe fonctionnel des producteurs primaires. Capables de coloniser une roche mère mise à nue, ces espèces pionnières initient les processus de pédogénèse et permettent l'installation d'espèces pionnières secondaires. Organismes à croissance lente, pouvant survivre des années sans apport d'eau et/ou de nutriments, les lichens jouent un rôle structurant important dans les écosystèmes forestiers (e.g. vis-à-vis du renne en forêt boréale). Préférant les conditions fraîches à humides et les situations ombragées, les bryophytes sont particulièrement abondantes en forêt où elles jouent un rôle de support, d'abri et d'alimentation pour de nombreuses espèces (e.g. en retenant puis en restituant l'humidité ambiante). De par leur biologie et leur physiologie, les cryptogames sont enfin considérés comme de bons indicateurs de la nature du sol et des conditions atmosphériques.

Concernant la réponse des mousses et lichens à la maturité des peuplements, un lien évident existe entre la présence de vieux arbres présentant des très gros diamètres et la présence d'espèces aux exigences écologique plus strictes, e.g. espèces des listes rouges (Dittrich et al., 2013b; Fritz et al., 2008b; Kuusinen, 1996; Ódor et al., 2013; Peterson et McCune, 2001). Aussi, la diversité des lichens et des bryophytes répond plus généralement à des paramètres du peuplement pouvant être directement influencés par la gestion, e.g. lumière, structure du peuplement, proportion de feuillus et sous-étage arbustif, occurrence des gros arbres et du bois mort, diversité des dendro-microhabitats (Boudreault et al., 2002; Ildikó et Ódor, 2010; Moning et al., 2009; Nascimbene et al., 2009a, 2009b, 2013b; Ódor et al., 2013; Ranius et al., 2008; Spribille et al., 2008). Bien que des résultats contradictoires aient parfois été mis en évidence (Humphrey et al., 2002; Nascimbene et al., 2007, 2013a), globalement les peuplements très matures présentent une plus large diversité spécifique de lichens et de mousses que les peuplements peu matures (Dittrich et al., 2013a; Hauck et al., 2013; Király et al., 2013; Nascimbene et al., 2010, 2013b).

Pour ce qui est de l'ancienneté, les résultats ne sont pas toujours concordants. Pour les lichens, une première liste d'espèces indicatrices de l'ancienneté des forêts a été proposée dans les années 70 en Grande-Bretagne (Rose, 1976). Par la suite, plusieurs études ont confirmé la sensibilité des lichens épiphytes, en établissant un lien direct entre la richesse en espèces et la continuité de l'état boisé (Fritz et al., 2008a; Marmor et al., 2011; Moning et Müller, 2009). Cette relation s'explique d'une part par la présence dans les forêts anciennes d'une plus grande quantité de substrat de bonne qualité et d'autre part par la disponibilité de ce même substrat pour la colonisation sur une plus longue période (Bricaud, 2010; Fritz et al., 2008a; Ranius et al., 2008). A cela s'ajoute la faible capacité de dispersion des lichens, d'autant plus accentuée dans des paysages présentant des habitats de faible qualité (Öckinger et al., 2005; Rose, 1976; Sillett et al., 2003). Pour les bryophytes, bien que l'effet de la continuité de l'état boisé sur la diversité des cryptogames épiphytes ait été mis en évidence (Fritz et Brunet, 2010; Mölder et al., 2015), cet effet apparaît moins marqué que pour les lichens (Fritz et al., 2008a). Ainsi, en forêt boréale, c'est surtout la disponibilité en habitats qui permet d'expliquer les patrons de diversité des bryophytes (Fenton et Bergeron, 2008). Cela pourrait s'expliquer par des contraintes à la colonisation et à l'installation plus forte pour les lichens (i.e. organisme à croissance lente nécessitant la présence d'un partenaire symbiotique en cas de dispersion par spores). Ainsi, et même si la faible résilience de certaines espèces de bryophytes vivant au sol suggère un effet critique de la continuité forestière (Frego, 2007), l'utilisation de ce groupe taxinomique comme indicateur de forêts anciennes doit se faire avec prudence (Fenton et Bergeron, 2008; Nordén et Appelqvist, 2001).

Bien que de nombreux inventaires naturalistes aient déjà été réalisés, en forêts décidues tempérées d'Europe, les lichens restent un groupe encore peu étudié (Nascimbene et al., 2013b). Un besoin en connaissances complémentaires a notamment été identifié en ce qui concerne, i) l'influence de l'historique forestier et de la continuité de l'état boisé et ii) le rôle des différents types de bois morts sur les communautés de lichens associées (Nascimbene et al., 2013b). Concernant les bryophytes, l'influence contrastée de l'ancienneté des peuplements et le manque de connaissances sur les facteurs contrôlant la distribution des espèces (Frego, 2007), suggère une moindre pertinence de ce groupe taxinomique même si, vis-à-vis de notre problématique, des besoins en connaissances complémentaires ont été soulignés (Nordén et Appelqvist, 2001).

1.3. Champignons ectomycorhiziens

Parmi la diversité des micro-organismes du sol, les champignons représentent un groupe très diversifié. Avec plus de 100 000 espèces actuellement décrites, la diversité totale des champignons est estimée entre 1,5 et 5,1 millions d'espèces (Hibbett et al., 2011). Dans les écosystèmes, ces organismes jouent un rôle essentiel : comme parasites et symbiotes, ils influencent la composition et la dynamique des communautés (Kernaghan, 2005; Muller-Landau, 2014) ; comme saprophytes, ils participent au recyclage des nutriments et à la séquestration du carbone (Moore et al., 2004; Setälä et McLean, 2004) ; comme mycorhiziens ils favorisent la croissance des plantes en facilitant l'accès à l'eau et aux éléments nutritifs (Ponge et al., 1998) et contribuent au recyclage des nutriments dans le sol. En forêt boréale, tempérée et méditerranéenne, les champignons ectomycorhiziens (ECM) constituent ainsi des partenaires indispensables à la croissance des arbres. Estimés entre 6 000 et 25 000 espèces (Rinaldi et al., 2008; Tedersoo et al., 2010), les champignons ectomycorhiziens appartiennent préférentiellement à la division des basidiomycètes et des ascomycètes, dans une moindre mesure à celle des zygomycètes. Ils peuvent être soit exclusifs, i.e. associés à un genre ou

une espèce végétale, soit généralistes, i.e. associés avec une multitude d'espèces végétales. Ainsi, il n'est pas rare de voir une espèce d'arbre former des associations avec plusieurs centaines d'espèces de champignons (Courty et al., 2010).

Concernant la réponse de ce groupe taxinomique vis-à-vis de la maturité des peuplements, plusieurs études ont établi un lien direct entre la richesse des communautés fongiques, notamment des mycorhiziens, et le vieillissement des peuplements (Fernández-Toirán et al., 2006; Kranabetter et al., 2005; Palfner et al., 2005; Wu et al., 2013) même si les différences entre les stades matures et très matures sont souvent minimales (Smith et al., 2002; Twieg et al., 2007; Waters et al., 1997). Ces patrons s'expliquent par une modification de la composition spécifique des peuplements avec l'âge (DeBellis et al., 2006; Johnson et al., 2005; Spake et al., 2016; Wu et al., 2013), ce qui induit des modifications dans les propriétés des sols et la disponibilité de la lumière (Clark et St. Clair, 2011; Kranabetter et al., 2005).

Pour ce qui est de l'influence de la continuité de l'état boisée sur les mycorhiziens, les connaissances sont encore très fragmentaires. Diedhiou et al. (2009) ont montré que les communautés de mycorhiziens étaient fortement influencées par l'usage passé des terres et que cette influence s'observait encore pour des boisements développés il y a presque 2000 ans sur d'anciens sites romains. Cette différence serait due à une modification des propriétés du sol (i.e. apports massifs d'éléments nutritifs) qui, une fois initiée, entraînerait des modifications durables des communautés microbiennes du sol, ce qui entretiendrait à plus long terme des niveaux hauts de nutriments dans le sol et donc influencerait les mycorhiziens (Diedhiou et al., 2009). Cependant, comparant des forêts anciennes à des forêts récentes très matures, il a récemment été mis en évidence que ces derniers peuplements pouvaient jouer un rôle tout aussi important pour la conservation des champignons ectomycorhiziens (Spake et al., 2016).

Compte tenu des relations étroites liant flore vasculaire et champignons ectomycorhiziens, l'étude de ce groupe taxinomique apparaît pertinente vis-à-vis de notre problématique ; d'autant plus qu'elle n'a encore été que très peu traitée.

1.4. Entomofaune

En forêt, les insectes représentent le groupe d'organismes le plus diversifié et le plus abondant (Dajoz, 1998). Parmi cette diversité, les coléoptères constituent l'ordre d'insectes le plus diversifié. Vivant dans une large gamme de milieux, les coléoptères sont très présents en forêt puisqu'environ 50 % des espèces recensées en France sont forestières. Couvrant une diversité fonctionnelle très importante et jouant des rôles à tous les niveaux dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers, deux groupes spécifiques semblent pertinents vis-à-vis de notre problématique : les coléoptères saproxyliques et les coléoptères carabiques.

1.4.1. Coléoptères saproxyliques

Liées à la phase hétérotrophe de la forêt, les espèces saproxyliques sont généralement définies comme réunissant l'ensemble des organismes (ici limités aux coléoptères) dépendant pendant une partie au moins de leur cycle de vie du bois mort ou mourant et/ou des organismes associés (e.g. prédateurs) (Speight, 1989). En forêt, ce sont environ 20 à 25 % des espèces qui sont saproxyliques (Siitonen, 2001; Stokland et al., 2012). Parmi cette large diversité, le groupe le mieux représenté après les mycètes est celui des coléoptères, avec près de 20 % des espèces appartenant

au cortège des saproxyliques (Berg et al., 1994; Stokland et al., 2012), soit environ 2 500 espèces en France métropolitaine (Bouget et al., 2008b). En forêt, les coléoptères saproxyliques jouent un rôle primordial dans les processus de dégradation et de restitution des éléments nutritifs. Ils sont considérés comme un modèle d'étude pertinent et ont déjà été largement utilisés pour comprendre l'influence d'attributs spécifiques (e.g. compartiment bois mort) sur les patrons de biodiversité.

Concernant la pertinence de ce groupe taxinomique vis-à-vis de notre problématique, de nombreuses études ont établi un lien direct entre la diversité des coléoptères saproxyliques et la maturité des peuplements (Lassauce et al., 2012a; Martikainen et al., 2000; Similä et al., 2002b; Stenbacka et al., 2010). Cette relation s'explique notamment par la mise à disposition, avec le temps, d'un compartiment bois mort quantitativement plus important et qualitativement plus diversifié (Lassauce et al., 2012b; Meyer et Schmidt, 2011; Vandekerkhove et al., 2009) ainsi que par une plus forte occurrence des dendro-microhabitats (Hjältén et al., 2012; Larrieu et al., 2012; Winter et Möller, 2008). En effet, il a été montré que la diversité des coléoptères saproxyliques était étroitement liée à la quantité de bois mort disponible (Bouget et al., 2014a; Lachat et al., 2012; Lassauce et al., 2011) et que de nombreuses espèces avaient des besoins spécifiques en termes de qualité de bois mort, i.e. diamètre, stade de décomposition, position de l'arbre, essence, et/ou de disponibilité en dendro-microhabitats (Bouget et al., 2013; Brin et al., 2011; Jonsell et al., 2007; Økland et al., 1996; Similä et al., 2003).

Pour ce qui est de l'ancienneté, les études sont rares. L'importance de la continuité de l'état boisé a cependant été soulignée pour certaines espèces comme les *Curculionidae* aptères (Buse, 2012) ou *Pytho kolwensis* (Siitonen et Saaristo, 2000). Ces résultats sont mis en relation avec la capacité de dispersion souvent limitée des espèces concernées. Plus globalement, il a été souligné que les forêts anciennes étaient plus riches en espèces que les forêts récentes (Brin et al., 2016; Gossner et al., 2008; Irmiler et al., 2010), notamment du fait de la présence d'espèces moins mobiles venant s'ajouter au pool d'espèces mobiles présentes dans « tous » les types de peuplements.

Bien que de nombreuses études aient déjà été conduites sur les coléoptères saproxyliques, ces dernières ont souvent, en contexte boréal, comparé des forêts exploitées à des forêts non-exploitées (e.g. Martikainen et al 2000) ou des jeunes forêts à des vieilles forêts (e.g. Similä et al. 2002). L'approche proposée dans le cadre de cette thèse est donc innovante pour ce groupe taxinomique. Aussi, bien que la réponse des coléoptères saproxyliques à la maturité des peuplements soit plus ou moins prévisible, en ce qui concerne la continuité de l'état boisé, des patrons plus discrets, associant des sous-groupes d'espèces, pourraient être mis en évidence. Enfin, la récente mise à disposition de bases de traits de vie (Bouget et al., 2008b; Gossner et al., 2013) autorise des analyses plus complètes, portant notamment sur la réponse fonctionnelle de ce groupe à des modifications environnementales.

1.4.2. Coléoptères carabiques

Les coléoptères carabiques sont représentés par l'ensemble des membres de la famille des *Carabidae*. Généralement rattachés au groupe fonctionnel des prédateurs du sol, en raison de leur régime alimentaire majoritairement carnivore, les carabes sont considérés comme actifs dans la régulation des phytophages et des xylophages (Nageleisen and Bouget, 2009). Bien souvent dépourvus de la capacité de voler (élytres fusionnées), les carabes se déplacent majoritairement au sol en marchant. Cette faible capacité de dispersion « supposée » a fait de ce groupe taxinomique un

modèle d'étude couramment utilisé pour répondre à une échelle locale. Certaines espèces, notamment de petite taille, sont cependant capables de voler et de se déplacer sur de plus grandes distances. Globalement, les carabes sont considérés comme de bons indicateurs de la qualité des milieux, notamment forestiers et agricoles (Rainio et Niemelä, 2003).

Concernant la réponse des coléoptères carabiques à la maturité des peuplements, malgré de nombreuses études déjà publiées, aucun patron de réponse clair n'a été mis en évidence. La diversité des carabes semble ainsi suivre un patron en « U » : riche en espèces dans les stades pionniers, pauvre dans les stades intermédiaires et montrant une tendance à la hausse dans les stades tardifs (Magura et al., 2003; Paquin, 2008; Taboada et al., 2008). Ce patron s'explique par une succession d'assemblages de carabes avec l'âge des peuplements : très attractif pour les espèces des milieux ouverts dans les premiers stades, s'appauvrissant avec la fermeture du milieu et incluant une succession d'espèces généralistes, augmentant à nouveau dans les vieux stades avec l'arrivée des espèces forestières (Koivula et al., 2002; Niemelä et al., 1996).

Pour ce qui est de l'ancienneté, la question a encore été très peu traitée. Assmann (1999) a montré qu'en Allemagne, les carabes forestiers étaient en moyenne plus abondants dans les forêts anciennes que dans les forêts récentes et que certaines espèces « reliques » étaient strictement associées aux forêts de plus de 200 ans. En Belgique, la diversité des carabes était plus forte en forêt récente qu'en forêt ancienne, bien que certaines espèces forestières étaient plus fortement associées aux forêts anciennes (Desender et al., 1999). D'une manière générale, les paramètres liés au rajeunissement des peuplements (Niemelä et al., 2007; Spence et al., 1996; Taboada et al., 2008; Toïgo et al., 2013), à la nature du sol (pH, formes d'humus) et à la luminosité (Magura et al., 2003; Sroka et Finch, 2006; Taboada et al., 2008; Toïgo et al., 2013) semblent plus pertinents pour expliquer la répartition des carabes d'affinité strictement forestière.

Bien que de nombreuses études aient déjà été conduites sur les coléoptères carabiques, ces études ont surtout évalué l'impact de la fragmentation et des pratiques sylvicoles sur la diversité des carabes (Niemelä et al., 2007; Rainio et Niemelä, 2003). L'approche visant à croiser maturité et ancienneté est donc innovante mais pose question quant à la pertinence de l'utilisation de ce groupe taxinomique. En effet, les carabes comptent de nombreuses espèces généralistes. Ainsi, seules les espèces à affinité forestière et à capacité de dispersion limitée sont en mesure de répondre à notre dispositif, ce qui devrait limiter grandement leur nombre (Rainio et Niemelä, 2003).

1.5. Pédofaune

Extrêmement diversifiée et abondante, la faune de sol ou pédofaune rassemble une multitude de groupes taxinomiques bien souvent négligés dans les études de biodiversité. Représentant environ 25 % de la totalité des espèces animales et végétales décrites (Decaëns et al., 2006), cette large diversité occupe des fonctions multiples (prédation, parasitisme, recyclage...) qui ont un impact sur la composition et la structure du sol et, plus généralement, sur le fonctionnement de l'écosystème (drainage de l'eau, dispersion des éléments nutritifs, lutte contre les parasites...). La pédofaune est généralement répartie en quatre compartiments, en fonction de la taille des individus:

- Microfaune, i.e. organismes inférieurs à 0,2 mm, représentée principalement par une diversité de protozoaires (eucaryotes unicellulaires hétérotrophes), de nématodes (vers non segmentés) et de bactéries.

- Mésofaune, i.e. organismes compris entre 0,2 et 4 mm, représentée principalement par les microarthropodes : acariens (arachnides) et collemboles.
- Macrofaune, i.e. organismes compris entre 4 et 80 mm, représentée principalement par les vers de terre (Lumbricidae et Enchytraeidae), les insectes (larves ou adultes), les cloportes, les myriapodes, les arachnides et certains gastéropodes (limaces et escargots).
- Mégafaune, i.e. organismes de plus de 10 cm, représentée par quelques espèces de vertébrés (mammifères, reptiles et amphibiens).

1.5.1. Nématodes

Avec l'établissement des peuplements forestiers, les assemblages de nématodes changent le long du gradient des successions, de la même manière que la végétation et les ressources disponibles évoluent (Armendáriz et Arpin, 1996; Háněl, 1996, 2001; Yeates et al., 2000). Cependant, au niveau des peuplements bien établis, les modifications liées à la gestion et/ou à des perturbations naturelles n'influencent que peu la diversité des nématodes (Armendáriz et al., 1996; Háněl, 2001; Panesar et al., 2001; Sohlenius, 2002). Cela traduit une forte résilience de ce groupe taxinomique aux perturbations de faible ampleur. En revanche, pour ce qui est des plus fortes perturbations, e.g. changement d'usage des sols, un impact significatif sur les nématodes semble avoir lieu, entraînant une réduction de leur abondance et de leur diversité (Yeates, 2007). D'une manière générale, les patrons de répartition des nématodes apparaissent davantage liés à leur régime alimentaire, notamment à la présence de champignons et de bactéries (Háněl, 2001; Scheu et al., 2003; Sohlenius, 2002), ainsi qu'aux propriétés du sol et plus particulièrement au pH et à la teneur en matière organique (Háněl, 2001; Yeates et al., 2000), qu'à la maturité des peuplements et/ou aux attributs associés (bois mort, arbres de gros diamètre...).

Concernant la réponse de ce groupe taxinomique à l'ancienneté de l'état boisé, aucune étude n'a semble-t-il encore été conduite.

1.5.2. Acariens

Concernant l'effet de la maturité des peuplements sur ce groupe taxinomique, plusieurs études suggèrent une forte modification des assemblages d'acariens entre les premiers stades et les stades intermédiaires (Hasegawa et al., 2013; Zaitsev et al., 2002). Entre les stades intermédiaires et matures, les résultats divergent entre stabilité (Migge et al., 1998) et augmentation de la densité des acariens (Salmon et al., 2006, 2008). D'une manière générale, ces espèces présentent une forte résilience et les assemblages d'acariens ne sont que peu affectés par les perturbations de faible ampleur (chablis, coupe sélective) (Déchéne et Buddle, 2009; Peck et Niwa, 2005). Les plus fortes perturbations, e.g. le feu ou les coupes à blanc, en altérant la structure du sol et en modifiant les conditions microclimatiques influencent en revanche davantage les assemblages d'acariens (Déchéne et Buddle, 2009; Lindo et Visser, 2004; Zaitsev et al., 2002). Cet effet est pourtant limité dans le temps et les populations retrouvent en quelques décennies leur niveau antérieur (Heneghan et al., 2004; Zaitsev et al., 2002). Les acariens semblent donc faiblement réactifs aux variations environnementales locales, e.g. vis-à-vis de la composition des peuplements (Erdmann et al., 2012; Migge et al., 1998) et de la diversité de la litière (Kaneko et al., 2005), ce qui limite leur utilisation comme indicateurs biologiques (Lindo et Visser, 2004).

Concernant la réponse des acariens à l'ancienneté de l'état boisé, aucune étude n'a semblé-t-il encore été conduite. Plusieurs auteurs soulignent pourtant l'importance de facteurs régionaux pour une meilleure compréhension des assemblages d'acariens (Erdmann et al., 2012; Zaitsev et al., 2002). Ainsi, Zaitsev et al. (2002) estiment que les communautés d'acariens sont plus à même de répondre à des changements à long terme qu'à des modifications ponctuelles de leur environnement. De même Lebrun & Straalen (1995) soulignent qu'en raison du long stade larvaire, de la faible fécondité et du développement lent des acariens, ces espèces peuvent aider pour indiquer des changements à long terme.

1.5.3. Collemboles

De la même manière que pour les nématodes et les acariens, la réponse des assemblages de collemboles à la maturité des peuplements semble se manifester préférentiellement dans les premiers stades (Chauvat et al., 2003; Perez et al., 2013). Entre les stades intermédiaires et matures, les résultats divergent entre stabilité des assemblages (Chauvat et al., 2009; Salamon et al., 2008a), augmentation (Addison et al., 2003; Chauvat et al., 2011b) ou diminution des abondances de collemboles (Salamon et al., 2006). Ces résultats suggèrent que les patrons de répartition des collemboles sont plus fortement dépendants de paramètres liés à la quantité et à la qualité de la ressource alimentaire disponible, i.e. champignons et plantes herbacées (Salamon et al., 2008a; Salamon et Alpehi, 2009), et aux propriétés du sol, i.e. pH, teneur en eau et en matière organique du sol (Salamon et al., 2008a; Salmon et al., 2006), plutôt qu'à la maturité des peuplements et aux attributs associés. Ce groupe taxinomique semble ainsi faiblement réactif aux variations environnementales locales, e.g. vis-à-vis de la composition des peuplements (Korboulewsky et al., 2016; Salamon et al., 2008a; Salamon et Alpehi, 2009; Scheu et al., 2003). Aussi, les assemblages de collemboles paraissent faiblement impactés par de petites perturbations (Siira-Pietikäinen et Haimi, 2009) alors qu'ils le sont plus fortement par de grandes perturbations (Čuchta et al., 2012; Malmström, 2012). Ces espèces possèdent ainsi une certaine résilience vis-à-vis des modifications environnementales.

Concernant la réponse des collemboles à l'ancienneté de l'état boisé, très peu de données existent. Ponge et al. (2006) ont mis en évidence l'importance des forêts stables dans le temps pour la diversité des collemboles, comparativement à d'anciennes zones agricoles reboisées. Ces forêts abriteraient davantage d'espèces de collemboles à faible capacité de dispersion car ces espèces seraient dépendantes d'un environnement forestier pour se protéger de la dessiccation (Ponge et al., 2006). De même, Heiniger et al. (2014) ont montré que des forêts anciennes étaient plus riches en espèces que des forêts récentes. En contexte herbacé, il a été montré que les assemblages de collemboles étaient fortement influencés par le changement d'usage des sols et que la composition des communautés tendait à se stabiliser le long du gradient des successions (Chauvat et al., 2007). Les collemboles seraient ainsi des organismes qui réagiraient sur le long terme à des fortes perturbations non-cycliques, i.e. jusqu'à ce que de nouvelles communautés, mieux adaptées, se développent, principalement par immigration (Ponge et al., 2003). Ce délai, de quelques décennies à plusieurs siècles, est notamment lié à la capacité de dispersion des espèces, à la proximité d'une source favorisant l'immigration d'espèces mieux adaptées et à l'absence de nouvelles perturbations durant cette période de transition (Ponge et al., 2003).

1.5.4. Vers de terre

Concernant l'effet de la maturité des peuplements forestiers sur ce groupe taxinomique, les résultats divergent. Alors que plusieurs études suggèrent une modification des assemblages de vers de terre le long de la chronoséquence, avec notamment une augmentation de la diversité (Arpin et al., 1998; Bernier et Ponge, 1994; Sagot et al., 1999; Sanchez-De Leon et al., 2003), d'autres mettent en évidence une stabilité des assemblages (Deleporte, 2001; Hedde et al., 2007; Ponge et Delhayé, 1995; Szilávecz et Csuzdi, 2007). Les assemblages de vers de terre étant principalement influencés par l'évolution des formes d'humus (Nowak, 2001; Sagot et al., 1999), passant schématiquement d'un moder à un mull avec l'âge des peuplements (Bernier et Ponge, 1994), cette divergence dans les résultats peut être liée à l'intervalle de temps étudié, cycle complet (depuis des stades herbacés) *versus* cycle tronqué (depuis des stades intermédiaires) mais aussi à la dynamique des peuplements qui peut naturellement aller vers des stades riches en conifères et ainsi entraîner une acidification des sols et une réduction de la biodiversité (e.g. Paquin et Coderre, 1997). Aussi, pour des peuplements bien en place, la diminution des apports en litière via des perturbations de type chablis, épidémies d'insectes, feux ou coupes à blanc, a un impact négatif sur les assemblages de vers de terre (Arpin et al., 1998; Ponge et Delhayé, 1995; Sagot et al., 1999), de même que la modification de la composition spécifique des peuplements (Cesarz et al., 2007; Salamon et al., 2008b; Scheu et al., 2003).

Concernant la réponse des vers de terre à l'ancienneté de l'état boisé, peu de données existent. En Islande, Sigurdsson & Gudleifsson (2013) ont récemment mis en évidence un faible impact du changement d'usage des sols sur les vers de terre. Ainsi, 50 ans après reforestation, les assemblages de vers de terre des landes originelles présentaient une forte similarité avec les assemblages des plantations de conifères sur landes (Sigurdsson et Gudleifsson, 2013). En Finlande, 30 ans après reforestation par le bouleau d'anciennes terres arables et d'anciennes plantations d'épicéa, les assemblages de vers de terre différaient encore fortement entre eux (Räty et Huhta, 2004a, 2004b). A l'opposé, en Estonie, les assemblages de vers de terre des prairies et pâturages boisés abandonnés il y a 60 ans n'ont pas pu être distingués de ceux des forêts anciennes présentes dans les environs (Palo et al., 2013).

1.5.5. Synthèse pour la pédofaune

D'une manière générale, la réponse de la pédofaune à la maturité des peuplements forestiers semble davantage résulter de paramètres liés à la disponibilité de la ressource alimentaire (champignons, bactéries, herbacées) et aux propriétés du sol (pH, teneur en eau et en matière organique), qu'à des attributs du peuplement. Ainsi, ces groupes taxinomiques sont globalement peu sensibles aux perturbations, aux modifications dans la composition spécifique des peuplements (sauf vers de terre) et aux processus de successions associés au vieillissement des peuplements. Pour ce qui est de l'influence de la continuité de l'état boisé sur la pédofaune, encore trop peu d'études ont été conduites. Cependant, les études existantes indiquent un effet important du changement d'usage du sol sur les assemblages d'espèces associées. Ainsi, bien que faiblement impactée par les perturbations de faible ampleur, la pédofaune apparaît bien plus réactive aux grandes perturbations et conserve sur le moyen à long terme une « trace » de cette perturbation dans ses assemblages. L'utilisation d'un des groupes de la pédofaune pourrait donc constituer un marqueur pertinent de l'ancienneté de l'état boisé tout en nous permettant d'explorer un compartiment bien souvent négligé dans les études de biodiversité.

1.6. Choix des modèles d'étude et méthodes d'échantillonnage

Sur la base de l'analyse des éléments bibliographiques précédemment présentés, les différents groupes taxinomiques ont été ordonnés le long d'un diagramme schématique croisant deux axes (Figure 10) :

- Un axe de mobilité des espèces vis-à-vis de la capacité de colonisation i.e. représentant la sensibilité a priori de ces groupes à l'ancienneté des forêts ;
- Un axe d'exigence écologique des espèces vis-à-vis des stades terminaux, i.e. représentant la sensibilité a priori de ces groupes à la maturité des peuplements.

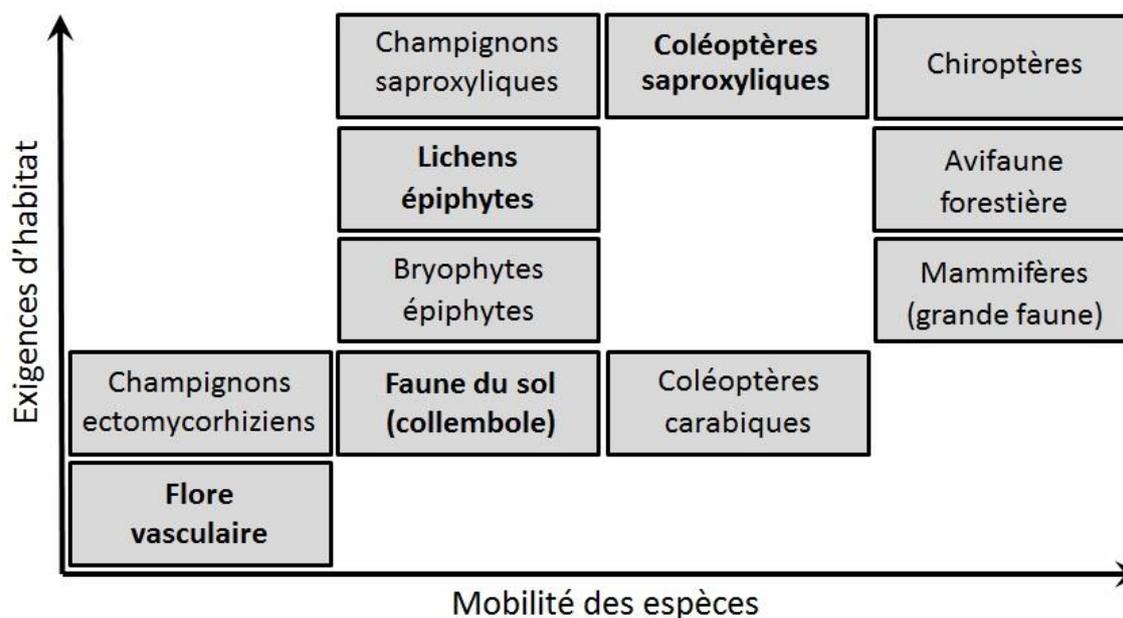


Figure 10. Diagramme schématique positionnant différents groupes taxinomiques en fonction de leur mobilité et de leur exigence écologique (en gras les groupes retenus dans le cadre de cette thèse).

Ainsi, la sélection des groupes taxinomiques a été réalisée de manière à i) tenir compte de leur sensibilité *a priori* à la maturité des peuplements et/ou à l'ancienneté des forêts; ii) apporter une information complémentaire sur les processus écologiques en place, i.e. dans la mesure du possible provenir de groupes fonctionnels distincts; iii) minimiser les contraintes liées à la collecte, au traitement et à l'identification des taxons, i.e. en faisant appel à des groupes déjà bien maîtrisés par des compétences internes ou associées. Au final, ce sont quatre groupes taxinomiques qui ont été retenus et inventoriés dans le cadre de cette thèse : flore vasculaire, macro-lichens épiphytes, coléoptères saproxyliques et collemboles.

1.6.1. Flore vasculaire

Au niveau des Préalpes du nord, la flore vasculaire est bien connue et de nombreux relevés ont déjà été effectués (notamment par le Conservatoire Botanique National Alpin (CBNA) et/ou les Parcs Naturels Régionaux concernés). Par ailleurs, l'étude de ce groupe est bien documentée, les ouvrages de références sont facilement disponibles et les critères d'identification reposent sur des caractéristiques morphologiques relativement faciles à observer sur le terrain.

Dans le cadre de cette thèse, la flore vasculaire a été relevée via deux inventaires exhaustifs – en mai-juin et en juillet-août 2014 – réalisés au niveau d'une placette circulaire de 20 m de rayon. En plus de relever de manière exhaustive les espèces vasculaires présentes par strate – herbacée, arbustive et arborescente – les coefficients d'abondance-dominance ont été relevés pour chaque espèce et une estimation du recouvrement de chaque strate a été notée (Cf. fiche de terrain en Annexe 1). Ce travail a été réalisé en direct sur le terrain, même si quelques identifications ont parfois été validées sous binoculaire. L'ensemble des déterminations a été réalisé par Philippe JANSSEN.

1.6.2. Macro-lichens épiphytes

Assez bien documentée dans le contexte des Préalpes du nord, l'étude des lichens et des bryophytes fait appel à des compétences spécifiques pour être conduite directement sur le terrain. Leur détermination précise est assez délicate et nécessite souvent loupe, microscope et ouvrages spécialisés (avec pour les lichens, l'emploi de réactions colorées : potasse, eau de javel, iode, acide chlorhydrique et paraphénylène diamine). Aussi, afin d'avoir un aperçu exhaustif de leur diversité, il est nécessaire de procéder à des inventaires ciblés par groupements : terricoles, humicoles, psammophiles, saxicoles, lignicoles, corticoles et épiphytes. Ces inventaires sont réalisés de manière similaire aux relevés floristiques, i.e. en dressant la liste des espèces contactées et en notant le recouvrement relatif de chaque espèce, mais sur des surfaces plus restreintes (de l'ordre de quelques m²). Compte tenu de la difficulté d'approche de ce groupe et des compétences mobilisables localement, il a été décidé de focaliser l'approche uniquement sur les lichens. Aussi, il a été montré que les patrons de distribution des macro-lichens, i.e. lichens foliacés, squamuleux, fruticuleux et complexes, sont très similaires à ceux des lichens crustacés. L'utilisation des macro-lichens comme indicateur des conditions plus globales de la communauté des lichens présente donc un fort potentiel (Bergamini et al., 2005), d'autant plus que ces espèces de plus ou moins grande taille sont plus faciles à identifier et à échantillonner pour des non-spécialistes. En milieux forestiers, ce sont principalement les lichens épiphytes (corticoles et lignicoles) et au sol (saxicoles, terricoles et humicoles) qui sont représentés (Bricaud, 2010). L'évolution – installation, développement, successions – des espèces épiphytes étant directement liée à l'évolution du peuplement qui les abrite, ces groupements sont souvent privilégiés car plus faciles à mettre en parallèle avec la dynamique du peuplement (Bricaud, 2010).

Dans le cadre de cette thèse, les macro-lichens épiphytes ont été inventoriés. Au niveau de chaque site d'étude, un protocole de relevés inspiré de Fritz et al. (2008a) a été mis en place. Il consistait à collecter de manière exhaustive l'ensemble des macro-lichens épiphytes présents sur les six plus gros arbres debout et vivants – dans la mesure du possible trois hêtres (*Fagus sylvatica*) et trois sapins (*Abies alba*) – depuis la base du tronc jusqu'à une hauteur de 2 m, dans toutes les orientations. La base du tronc est entendue comme commençant à 0,2 m, cela afin d'éviter les espèces terricoles colonisant les racines et les contreforts de l'empatement de l'arbre. Pour chaque arbre inventorié, l'espèce et le diamètre ont été notés et pour chaque espèce de lichen identifiée, le recouvrement en pourcentage est estimé (par intervalles de classes de 10 %). Ce travail de collecte des lichens a été réalisé en juillet-août 2014 et les identifications au laboratoire ont été réalisées à l'automne 2014 par Philippe JANSSEN.

1.6.3. Collemboles

Pour les espèces de la mesofaune, comme c'est le cas des collemboles, les inventaires se font traditionnellement par prélèvement d'échantillons de sol (via une bague en métal ou une sonde pédologique calibrée). Les échantillons sont ensuite ramenés au laboratoire pour extraction des organismes, généralement en appliquant une source de chaleur via e.g. l'appareil de Berlese-Tullgren (McSorley et Walter, 1991) afin de faire migrer les individus et de les collecter. Les individus sont ensuite manuellement dénombrés puis identifiés sous loupe binoculaire. André et al. (2002) estiment cependant à 40 % l'efficacité des méthodes traditionnelles d'extraction et considèrent qu'au final, seulement 10 % des microarthropodes du sol ont déjà été étudiés. Aussi, la détermination au genre ou à l'espèce de ces groupes taxinomiques nécessite des compétences très fines, avec parfois un examen des organes internes, et des ouvrages de référence actualisés. Récemment, avec le développement des outils de la biologie moléculaire et la démocratisation des techniques basées sur l'étude de l'ADN environnemental (Taberlet et al., 2012a), des perspectives nouvelles sont apparues. Ces outils permettent en effet de générer de grands jeux de données, i.e. en identifiant un grand nombre d'espèces appartenant à des communautés complexes (espèces cryptiques, juvéniles), en peu de temps, de façon reproductible et à faible coût (Chen et al., 2010; Decaëns et al., 2013; Taberlet et al., 2012b; Thomsen et Willerslev, 2015).

Dans le cadre de cette thèse, une approche par ADN environnemental a été développée (eDNA sensu Taberlet et al., 2012a). Profitant du développement récent d'un marqueur « collembole » au Laboratoire d'Ecologie Alpine (LECA-CNRS : S. BEC, P. CHOLER et P. TABERLET), un échantillonnage des 70 sites par prélèvement de carottes de sol (2 x 25 carottes de 10 cm de profondeur par site) a été opéré en septembre 2015. Après déshydratation des échantillons, l'extraction puis l'amplification de l'ADN ont été effectuées dans les laboratoires du LECA en suivant un protocole standard (Taberlet et al., 2012b). Le séquençage a été sous-traité à Fasteris (Genève, Suisse) et les traitements bio-informatiques ont été réalisés au LECA en mobilisant les outils dédiés, i.e. OBITools (Boyer et al., 2016) et Sumacust (Mercier et al., 2013). Ce travail a été rendu possible grâce à la collaboration de différents membres du LECA : Stéphane BEC, Frédéric BOYER, Delphine RIOUX, Amélie SAILLARD et Pierre TABERLET.

Nota : l'étude des collemboles a été conduite dans le cadre d'une collaboration avec le LECA faisant suite au dépôt d'un projet, « *Metabarcoding des collemboles dans les Alpes* » auprès de la Zone Atelier Alpes. Ce projet visait notamment à créer des convergences entre la présente thèse et celle de Stéphane BEC portant sur la « *Biogéographie fonctionnelle et évolutive des communautés de collemboles dans le système alpin européen* » (LECA, 2^{ème} année).

1.6.4. Coléoptères saproxyliques

De mieux en mieux documentée, car de plus en plus considérée dans les études de biodiversité, l'étude des coléoptères saproxyliques nécessite un travail en deux temps : une phase de terrain visant l'échantillonnage par capture des individus, généralement via l'utilisation de pièges dédiés et une phase de laboratoire visant le tri et l'identification des individus collectés (Nageleisen et Bouget, 2009). Bien que ce travail soit aujourd'hui de plus en plus facilité par l'augmentation du nombre d'experts, d'ouvrages dédiés et de collections de référence, il nécessite beaucoup de temps car il repose bien souvent sur le traitement de plusieurs milliers d'individus (différentes étapes de tri, de validation des identifications, de montage et d'étiquetage des individus). Les coléoptères saproxyliques constituent donc un modèle d'étude facile à collecter sur le terrain mais chronophage pour l'obtention des données finalisées.

Dans le cadre de cette thèse, l'échantillonnage des coléoptères saproxyliques a été réalisé via l'utilisation de deux dispositifs de piégeage complémentaires, sur un sous-échantillonnage de 40 sites parfaitement balancés entre les deux facteurs étudiés (ancienneté et maturité) :

- Trois pièges d'interception multidirectionnelle type Polytrap™ (EIP, Toulouse, France, Brustel 2004) par site, pour un total de 120 pièges déployés. Ce type de piège est considéré comme une méthode d'échantillonnage standardisée, efficace pour la capture des coléoptères, notamment des espèces saproxyliques (Bouget et al., 2008a; Økland, 1996). Il est constitué de quatre panneaux plastifiés transparents de 40 x 60 cm (i.e. d'une surface totale d'interception de 1 m²) montés en croix sous lesquels vient se positionner un entonnoir dirigeant les insectes piégés vers un contenant de 1 L. Ce contenant est rempli pour moitié d'une solution alcoolisée (50 % MonoPropyleneGlycol + 49 % eau + 1 % détergent) permettant la conservation des individus piégés et donc un relevé des contenants sur un pas de temps mensuel. Chaque piège a été placé à une hauteur d'environ 1 m au-dessus du sol et à une distance de 30 m des deux autres pièges. Ce dispositif a été mis en place de la mi-mai à la fin août 2014, correspondant à trois séquences de relevés des insectes piégés (fin juin, fin juillet et fin août). Lors du relevé des pièges, les individus capturés ont été transférés dans des pots remplis d'une solution alcoolisée et ont été transférés au centre IRSTEA de Nogent-sur-Vernisson pour tri et identification.
- Tamisage de litière et extraction de la faune au berlèse. Le tamisage a été conduit *in situ*, selon une maille de 0,5 cm et avec pour objectif de collecter un total de six litres de tamisat au pied des six plus gros arbres de la placette – idéalement deux hêtres (*Fagus sylvatica*), deux sapins (*Abies alba*) et deux épicéas (*Picea abies*) – soit 1 litre par arbre. Le tamisage a été réalisé en octobre 2014, une période idéale pour échantillonner les coléoptères aptères de la litière (Cateau et al., 2016), et les extractions au berlèse ont été réalisées au laboratoire pendant 1 mois.

L'ensemble des individus collectés, exceptés les *Staphylinidae* non *Pselaphinae* et non *Dasycerinae*, a été identifié à l'espèce ou au genre, dépendamment des informations disponibles dans la littérature, par les entomologistes de l'UR EFNO (IRSTEA Nogent-sur-Vernisson) Benoit NUSILLARD et Christophe BOUGET, ainsi que par des experts indépendants : Hervé BRUSTEL (Purpan-Toulouse), Thierry NOBLECOURT (Scolytinae) et Olivier ROSE (Ciidae) de l'ONF, Olivier COURTIN, Julien HARAN (Curculionidae) et Julien DELNATTE (Elateridae).

Nota : l'étude des coléoptères saproxyliques aptères a été conduite dans le cadre d'une collaboration avec l'école d'ingénieur de Purpan (Toulouse), plus spécifiquement en lien avec les travaux de thèse d'Eugénie CATEAU (INRA Dynafor – Purpan) portant sur la « Réponse des coléoptères saproxyliques aptères de litière aux perturbations anthropiques des forêts et des paysage » (Thèse soutenue le 01/04/2016 sous la direction d'Hervé BRUSTEL).

CHAPITRE 2 :

Ancienneté et maturité

de la hêtraie-sapinière montagnarde,

implications pour le choix et la caractérisation

des sites d'étude

Le territoire d'étude se situe dans les Préalpes françaises et cible plus spécifiquement les hêtraies-sapinières de l'étage montagnard. Afin d'assurer une bonne cohérence dans le choix des sites à échantillonner et d'éviter l'étirement du dispositif le long d'un axe nord-sud trop important, qui impliquerait donc un effet potentiel du climat, trois massifs contigus ont été sélectionnés : massif des Bauges, massif de la Chartreuse et nord du massif du Vercors (i.e. territoire des quatre-montagnes). Chacun de ces trois massifs est par ailleurs intégralement inclus dans un Parc Naturel Régional (PNR).

1.1. Les Préalpes françaises

1.1.1. Contexte géographique et topographique

S'étendant du lac Léman à la mer Méditerranée, les Préalpes françaises constituent un ensemble de massifs montagneux de moyenne altitude (Figure 11). Dans les Alpes du Nord, ces massifs sont délimités par des vallées profondes, formant ainsi des entités bien individualisées et séparées des Alpes internes par un sillon subalpin bien marqué. On distingue du nord vers le sud : le Chablais-Haut Griffe, les Bornes-Aravis, les Bauges, la Chartreuse et le Vercors. Intégralement localisés dans la région Auvergne - Rhône-Alpes, ces massifs se trouvent à cheval sur les départements de la Haute-Savoie et de la Savoie pour les Bauges, de la Savoie et de l'Isère pour la Chartreuse et, de l'Isère et de la Drôme pour le Vercors.

Avec des sommets dépassant à peine les 2 200 m – Grand Veymont (2 341 m) dans le Vercors, pointe de l'Arcalod (2 217 m) dans les Bauges et Chamechaude (2 082 m) en Chartreuse – ces trois massifs des Préalpes appartiennent au domaine de la moyenne montagne. Le relief y est pourtant contrasté : hauts plateaux perchés alternant avec des gorges profondes dans le Vercors, plateaux inclinés et sommets acérés dans les Bauges, lignes de crêtes plus ou moins parallèles séparées par des dépressions et une alternance de cols en Chartreuse. Cette diversité des reliefs permet de trouver au sein de ces massifs des conditions environnementales homogènes et comparables tant du point de vue de l'exposition, que de la pente et de l'altitude.



Figure 1. Localisation des Préalpes française et des massifs des Bauges, de la Chartreuse et du Vercors (source : Wikimedia Commons).

1.1.2. Contexte climatique

Les Préalpes du Nord se caractérisent par un climat océanique montagnard : hiver froid et abondant en précipitations notamment neigeuses, été doux accompagné d'orages en soirée. De par leur position, ces massifs constituent les premiers contreforts que rencontrent les perturbations arrivant de l'ouest, i.e. de l'océan Atlantique. La température moyenne annuelle y est de 8,8°C et les précipitations moyennes annuelles y sont de 1417 mm (Bigot et Rome, 2010). Aussi, compte tenu des variations d'altitude, de pente et d'expositions au soleil et/ou aux vents dominants, d'importants contrastes existent au sein même des massifs. Par exemple, les hauts plateaux de Chartreuse interceptent jusqu'à 3 000 mm de précipitations, sous forme de pluie et de neige, par an.

1.1.3. Contexte géologique

Géologiquement parlant, les Préalpes forment la partie occidentale de la chaîne des Alpes et constituent, avec les massifs cristallins externes, les Alpes externes, également appelées massifs subalpins. Résultant de l'accumulation et de la sédimentation de débris calcaires dans le fond de ce qui était une mer durant le secondaire (-250 à -65 millions d'années), le point commun à l'ensemble de ces massifs préalpins est la présence d'un sous-bassement sédimentaire, constitué majoritairement de calcaires (Figure 12). Au tertiaire (-65 à -1.6 millions d'années), lors de la formation des Alpes, la mer se retire et ce sous-bassement émerge peu à peu, révélant des strates caractéristiques, constituées d'une alternance de calcaires durs, formant des barres rocheuses bien visibles dans les paysages (notamment de l'Urgonien), et de roches plus tendres (marnes, molasses). Les plissements et contraintes exercées par le rapprochement des plaques africaines et européennes entraînent l'apparition d'une succession d'anticlinaux et de synclinaux caractéristiques, entrecoupés de profondes failles. Cette importance du calcaire a favorisé la formation d'un relief karstique par endroit (Vercors, hauts plateaux de Chartreuse), avec notamment la présence de lapiaz et de doline ainsi que d'un important réseau de galeries souterraines, entraînant un drainage rapide des eaux.

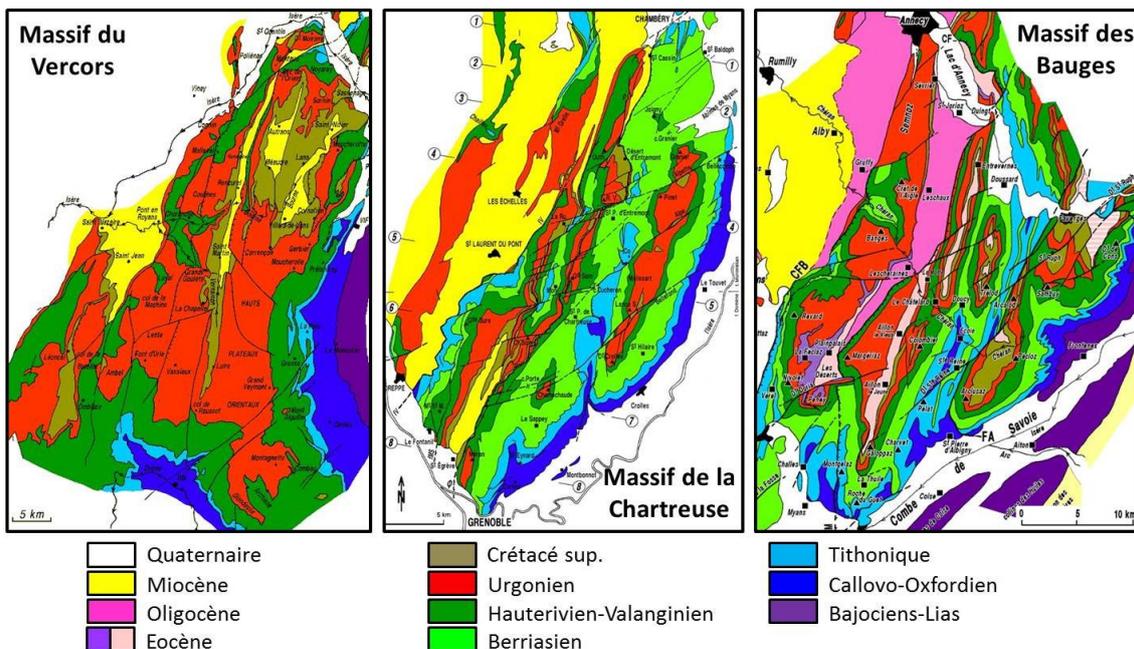


Figure 12. Géologie simplifiée des Préalpes calcaires : Vercors, Chartreuse et Bauges (source : geol-alp.com).

1.2. Dynamique des paysages forestiers dans les Préalpes

Actuellement, la forêt occupe environ 60 % de la superficie des trois massifs étudiés (Vercors, 65 % ; Chartreuse, 61 % ; Bauges, 58 %). Cependant, comme au niveau national où un quasi-doublement de la surface forestière est reporté (Mather et al., 1999), le couvert boisé a fortement varié au cours des derniers siècles dans les Préalpes et augmente constamment. Cela est à mettre en lien avec des facteurs historiques, humains mais aussi physiques.

1.2.1. Contexte historique

Dans les trois massifs, la forêt tient depuis des siècles une place fondamentale dans la vie des communautés, liée par une relation de dépendance. Cette « forêt nourricière » a pendant longtemps été gérée de manière multifonctionnelle, mêlant économie, environnement et société. Ce n'est qu'à partir du XVI^{ème} siècle, impulsé par les fondations monastiques (Chartreuse d'Aillon, Prieuré bénédictin de Bellevaux, Monastère de la Grande Chartreuse), que les fonderies et les forges se développent. Etroitement liées à l'industrie métallurgique (e.g. clouterie des Bauges), ces fonderies et forges nécessitent de grandes quantités de charbon qui finissent par épuiser les forêts. A cela s'ajoute un essor des pratiques de défrichement et d'essartage, liées à l'accroissement démographique de la population, entraînant un net recul des surfaces forestières. L'exploitation des forêts passe alors d'un modèle à usage domestique (bois énergie et bois de construction), à un usage artisanal (outils agricoles et objets domestiques), puis industriel (charbonnage, bois de marine en Chartreuse, papier). S'ensuit une longue période de régression forestière et d'exploitation intensive de la ressource, jusqu'à l'atteinte d'un minimum forestier au milieu du XIX^{ème} siècle. La substitution de la houille et de l'électricité au bois comme source d'énergie (industrielle puis domestique) inverse cette longue tendance au déboisement. Une reconquête de l'espace par la forêt s'observe alors, avec une augmentation de la surface libérée par l'agriculture qui se concentre de plus en plus dans les vallées et dans les plaines. Ces reboisements issus de plantations, notamment en lien avec des travaux de restauration des terrains en montagne à la fin de XIX^{ème} siècle, et de colonisations spontanées ont entraîné une augmentation continue de la surface forestière dans les Alpes.

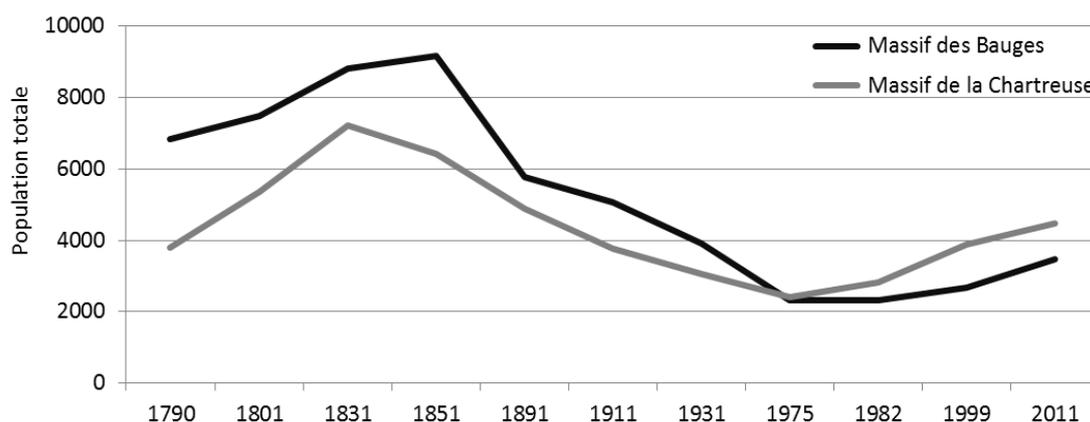


Figure 13. Evolution de la population dans les « cœurs » des massifs des Bauges et de la Chartreuse depuis 1790.

Cœur du massif des Bauges = communes de Aillon-le-Vieux, Bellecombe, Cléry, Ecole, La Compôte-en-Bauges, La Motte-en-Bauges, Le Châtelard, Sainte-Reine, Saint-Eustache.

Cœur du massif de la Chartreuse = communes de Corbel, Le Sappey-en-Chartreuse, Pommiers-la-Placette, Proveysieux, Saint-Pierre-de-Chartreuse, Saint-Pierre-d'Entremont, Sarcenas

Le cadre réglementaire régissant l'utilisation des forêts en France et dans ce qui était jusqu'en 1860 les Etats de Savoie accompagne ces changements d'utilisation (Figure 14). En 1669, l'Ordonnance de Colbert constitue pour la première fois en France l'ébauche d'un code forestier et fixe les bases d'une gestion forestière planifiée. L'Ordonnance prévoit notamment la mise en défens des forêts ruinées, un grand inventaire, la réglementation et la réduction des droits d'usage, la mise en réserve du quart des forêts, la généralisation du traitement en futaie, des âges d'exploitabilité élevés pour les futaies, l'interdiction de faire paître chèvres et moutons en forêt... Cette Ordonnance s'applique alors aux forêts royales, ecclésiastiques, seigneuriales et communales mais avec difficulté aux forêts privées. Pour autant, la forêt ne cesse de décroître de façon alarmante et à la mort de Colbert (1683) puis de Louis XIV (1715), un retour en arrière et une surexploitation des ressources s'observent. Ce n'est qu'au XVIII^{ème} qu'apparait le terme « aménagement » dans son sens actuel et que d'importants progrès en matière de théorie sylvicole ont lieu sous l'influence de Buffon, Duhamel du Monceau et Varenne de Fenille. En 1824, l'Ecole royale forestière de Nancy est créée et en 1827 le Code forestier est promulgué. Largement inspiré de l'Ordonnance de 1669, il soumet les bois communaux au régime forestier, restreint les droits d'usage dans les forêts domaniales, réglemente les coupes et défrichements, interdit le pâturage, oblige l'aménagement des forêts soumises... Enfin, le 28 juin 1859 est promulguée une loi réglementant les défrichements des forêts des particuliers.

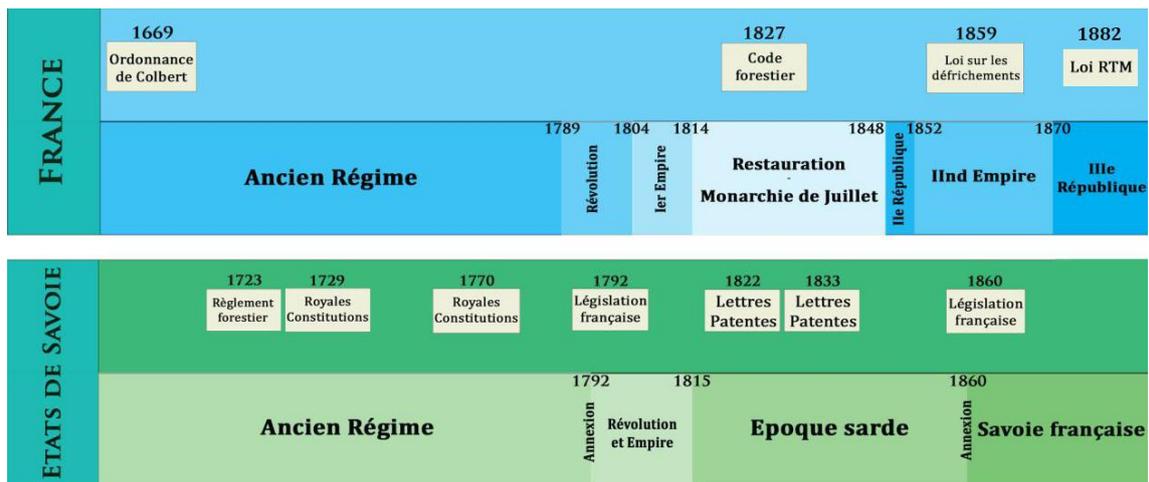


Figure 14. Evolution du cadre réglementaire en lien avec la gestion des forêts en France et dans les Etats de Savoie (Bérard, 2015)

En Savoie, un certain retard par rapport à la France dans l'élaboration d'une doctrine et d'un code forestier s'observe. Ce n'est qu'en 1723 que les prémices d'une réglementation forestière apparaissent : défense d'incendier, de défricher les forêts, de charbonner sans autorisation. La première législation cohérente provient des Royales constitutions (*Regie Costituzioni*) ou Code Victorin, de 1729, puis de 1770. Celles-ci reprennent les diverses interdictions antérieures et donnent aux intendants le titre de « juges et conservateurs des bois ». En 1792, la Savoie devient française, et la nouvelle autorité politique balaie l'ensemble des anciennes lois pour établir les siennes. Parmi les nouveautés, les Savoyards voient arriver les forestiers et les règlements forestiers qu'ils souhaitent imposer. Avec la Restauration sarde (1815-1860), les Royales Constitutions de 1770 s'appliquent de nouveau, mais aucune politique nouvelle n'est à noter dans le domaine forestier. Ainsi, malgré les Lettres Patentes de 1822 et de 1833, veillant aux coupes affouagères et aux pâtures abusives, la forêt savoyarde est très malmenée à cette époque. Les communautés

gardent une large autonomie et le mauvais état des finances communales entraîne un pillage systématique du patrimoine forestier. Avec l'Annexion, les lois françaises s'appliquent de nouveau dans la région. Le 17 octobre 1860, les décrets appliquant le régime forestier français à la Savoie sont édités, dans la suite logique de son rattachement au IInd Empire. Un immense effort de réorganisation et de mise en valeur de la forêt savoyarde débute alors, se poursuivant longtemps (les habitudes de laisser-aller sont enracinées dans les mentalités), d'autant qu'il faut ménager les populations. Après une réorganisation du personnel de direction (conservateurs et inspecteurs) venu de l'extérieur, on s'attaque aux bornages et délimitations des forêts, aux coupes et voies de vidange, et au reboisement. Cette politique est accompagnée par la création (loi du 4 avril 1882) du service de Restauration des Terrains de Montagne (RTM).

Nota : les éléments présentés dans cette partie sont extraits du rapport de stage 2015 de Chloé BERARD, « Géohistoire d'un patrimoine forestier de montagne : usages et pratiques en Chartreuse, Vercors et Bauges » (Master 2 d'Histoire, spécialité Patrimoines, Université Savoie Mont-Blanc), co-encadré dans le cadre de cette thèse.

1.2.2. Evolution de l'occupation du sol

En 1850, la majeure partie des terrains des Préalpes est constituée de milieux ouverts, prairies, pâtures, cultures et alpages (55 % dans le Vercors, 56 % en Chartreuse et 50 % dans les Bauges, Figure 15). Cependant, comparativement au contexte national de l'époque (environ 12 %), la forêt occupe déjà une place importante dans les paysages, puisqu'elle représente en moyenne 41 % de la superficie des trois massifs. L'occupation du sol est organisée en fonction du relief : dominance des zones agricoles (cultures, vergers et vignes) à des altitudes inférieures à 600 m, ceinture boisée entre 600 et 1 500 m, puis dominance des pâturages et des zones d'estives au-dessus de 1 500 m. La pente structure également fortement la répartition des occupations du sol, avec des espaces agricoles se situant préférentiellement sur des terrains peu accidentés et des espaces forestiers se situant préférentiellement sur les zones plus pentues.

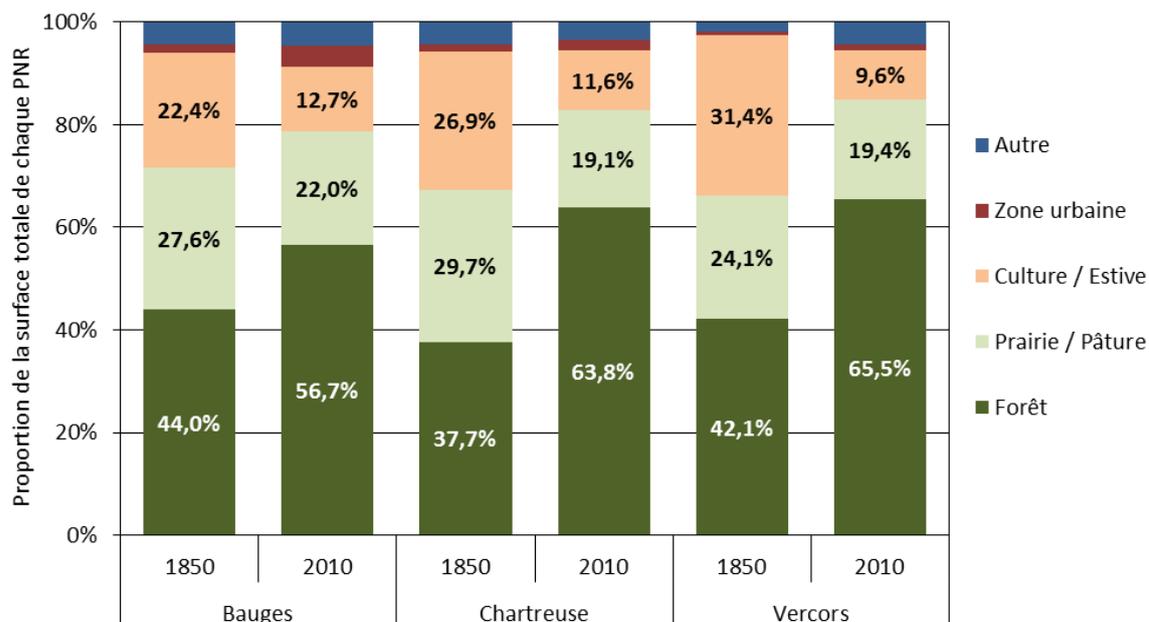


Figure 15. Evolution de l'occupation du sol, entre le milieu du XIX^{ème} siècle et aujourd'hui, dans les massifs des Bauges, de la Chartreuse et du Vercors (source 1850 = Carte d'Etat-Major, 2010 = Corine Land Cover)

La progression de la forêt (+ 22 % en moyenne) s'est principalement faite au détriment des milieux ouverts : espaces cultivés aux basses altitudes et dans les fonds des vallées, estives aux hautes altitudes (- 16 % en moyenne), et prairies et pâtures aux altitudes intermédiaires (- 7 % en moyenne) (Figure 15). Parallèlement et comme attendu, les zones urbaines ont également bien progressé. Bien que l'évolution de la couverture forestière se soit faite sur toute la gamme des altitudes et des pentes, un accroissement préférentiel s'observe au niveau des zones les moins pentues et aux plus basses altitudes (Figure 16). D'une manière générale, une diminution de l'altitude moyenne (1850 = 1079 m ; 2010 = 1040 m) et de la pente moyenne (1850 = 46 % ; 2010 = 45 %) des forêts est constatée dans les trois PNR. Cette progression de la forêt s'est surtout concentrée sur le pourtour des villages, liée à la déprise agricole, entraînant une fermeture progressive du paysage et un avancement de la forêt vers le centre de chaque village. En moyenne, pour l'ensemble des communes des trois PNR, la distance à la lisière la plus proche est passée de 512 m à 450 m.

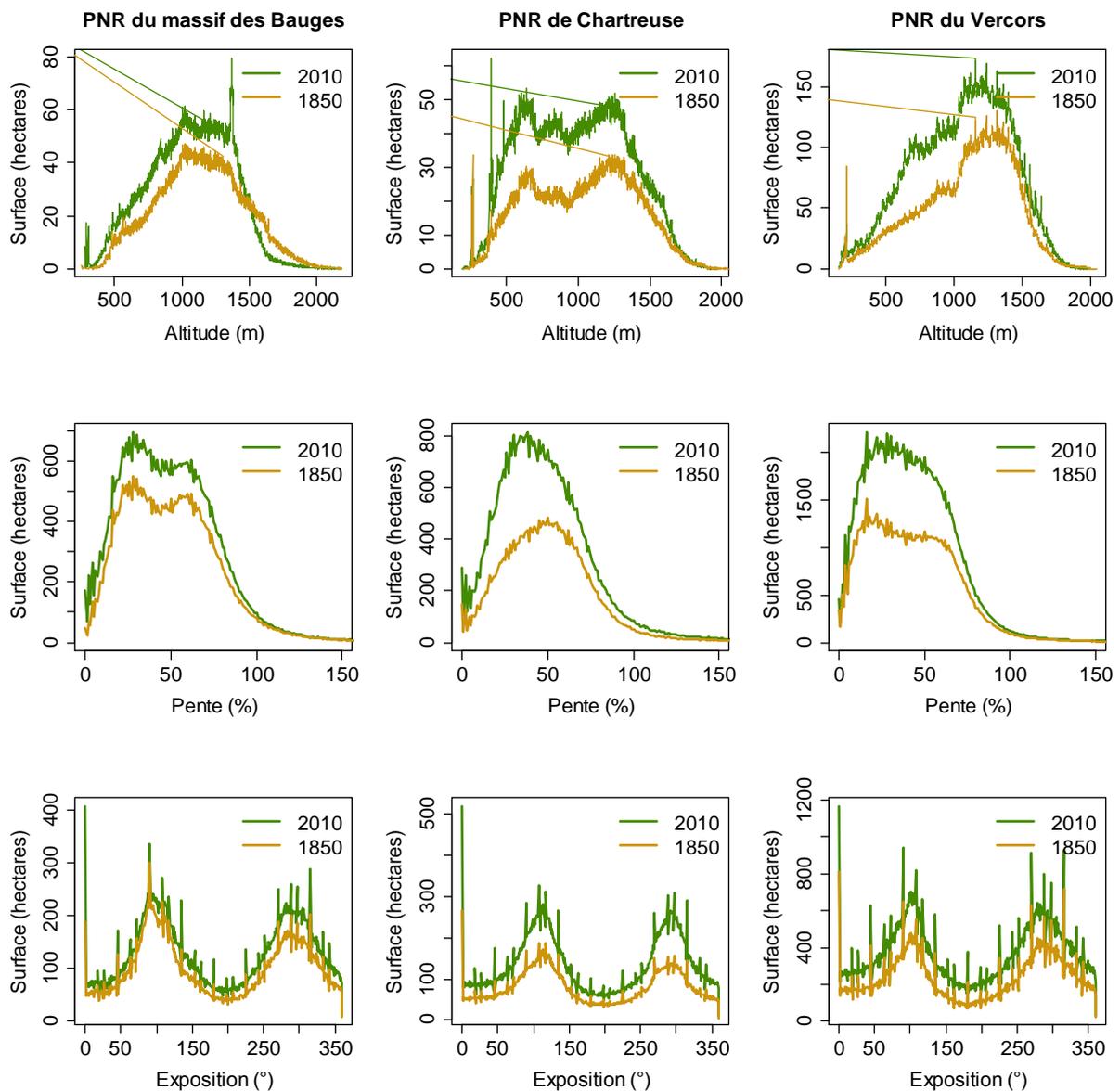


Figure 16. Répartition des forêts dans les massifs du Vercors, de la Chartreuse et des Bauges, en 1850 et en 2010, en fonction de l'altitude, de la pente et de l'exposition.

1.2.3. Déterminants de la dynamique forestière

Afin de préciser la dynamique d'installation des forêts récentes dans les Préalpes, la probabilité de présence actuelle de ces forêts a été analysée en relation avec les variations d'altitude, de pente et d'exposition (modèles logistiques). Les résultats sont concordants entre les massifs du Vercors, de la Chartreuse et des Bauges et soulignent l'importance de la pente, avec une dynamique d'installation préférentielle dans les zones les plus pentues (pseudo- $R^2 = 14,5 \%$), confirmant ainsi que les espaces libérés par l'agriculture étaient les plus contraignants. L'altitude expliquait une partie de la variation (pseudo- $R^2 = 5 \%$), avec une dynamique de colonisation en cloche, augmentant depuis les basses altitudes pour atteindre un pic vers 1200 m avant de redescendre (avec une présence préférentielle des forêts récentes entre 900 et 1500 m). L'effet de l'altitude était en revanche très inférieur à celui de la pente pour expliquer la probabilité de présence des forêts récentes. La prise en compte de l'exposition ne permettait pas d'expliquer la dynamique d'installation des forêts récentes.

Pour préciser l'effet relatif de ces trois paramètres et mettre en évidence de possibles interactions, des modèles plus complets ont été mis en compétition. Les résultats confirment l'importance de la pente et de l'altitude, plus spécifiquement d'un effet d'interaction entre ces deux paramètres. Le modèle « altitude*pente » surpasse ainsi très largement les autres modèles en compétition et explique 19,8 % de la probabilité de présence des forêts récentes dans les Préalpes (pseudo- R^2). Précisément, ce modèle indique que la dynamique d'installation des forêts récentes dans les Préalpes augmente particulièrement entre 900 et 1500 m d'altitude au niveau des zones les plus pentues (Figure 17). L'effet de la pente étant moins marqué aux étages collinéen et subalpin.

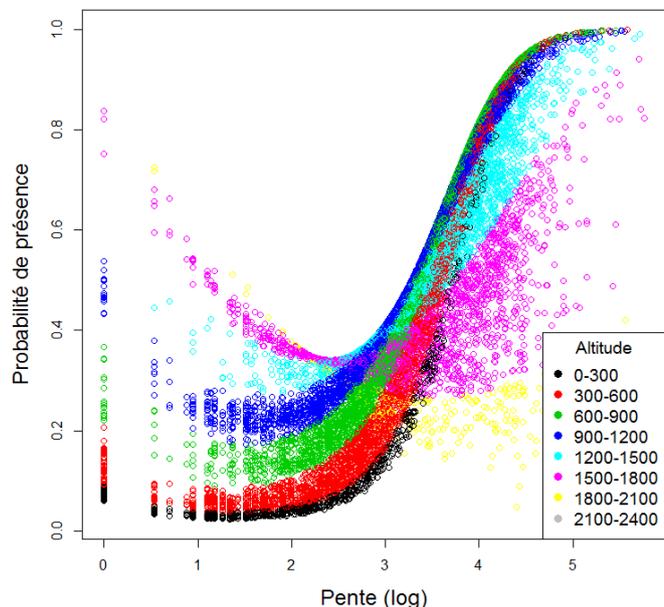


Figure 2. Probabilité de présence des forêts récentes dans les Préalpes en fonction de la pente et de l'altitude.

Parallèlement, l'effet de la distance aux hameaux présents sur les cartes d'Etat-Major, de la distance aux routes et de la distance au centre de chaque commune sur la probabilité de présence des forêts récentes a été testée. L'hypothèse d'un abandon privilégié des espaces agricoles les plus éloignés et/ou les moins accessibles a été formulée. Les résultats montrent effectivement un effet de la distance en général, avec une dynamique de colonisation qui augmente avec la distance aux hameaux, aux routes et aux centres des communes. Cela confirme que ce sont bien les terres agricoles les plus éloignées qui ont été abandonnées de manière préférentielle. Aussi, entre ces trois distances testées, la comparaison des modèles montre que c'est plus spécifiquement la distance aux hameaux en 1850 qui explique le mieux la répartition des forêts récentes (pseudo- $R^2 = 6,4 \%$). Globalement, cette dynamique d'installation des forêts récentes était la même entre les trois massifs étudiés.

Enfin, des modèles combinant les déterminants physiques et humains les plus pertinents, i.e. la pente, l'altitude et la distance aux hameaux en 1850, ainsi que les interactions possibles (altitude*pente, altitude*distance et pente*distance), ont été construits et mis en compétition. Le modèle additif complet est le plus parcimonieux et explique 22,3 % de la probabilité de présence des forêts récentes (pseudo-R²) (Figure 18). Ces résultats indiquent d'une part, que les dynamiques d'abandon des terres agricoles sont multifactorielles, d'autre part que les dynamiques sont assez mal expliquées par les variables sélectionnées. Il doit donc nécessairement exister d'autres déterminants, comme par exemple la valeur des terres, les opportunités de défrichement ou la nature du parcellaire, devant permettre d'expliquer de façon complémentaire les dynamiques en place dans les Préalpes. La quantification de ces paramètres est cependant *a priori* difficile et dépasse les objectifs fixés dans le cadre de cette thèse.

Finalement, les mêmes modèles ayant permis de caractériser la dynamique de colonisation des forêts récentes ont été mobilisés pour caractériser la présence préférentielle des forêts anciennes dans les paysages des Préalpes. Les résultats montrent que se sont exactement les mêmes déterminants qui expliquent la présence des forêts anciennes et récentes, avec le même sens de variations des effets et le même meilleur modèle (Figure 18). Aussi, la présence des forêts anciennes dans les paysages est globalement mieux expliquée que celle des forêts récentes par les déterminants sélectionnés. Ainsi, le meilleur modèle (altitude + pente + distance) expliqué 36 % de la probabilité de présence des forêts anciennes (pseudo-R²). Globalement, ces résultats permettent de conclure que, dans le contexte des forêts de montagne, les forêts récentes sont dans des conditions environnementales et paysagères *a priori* comparables à celles des forêts anciennes.

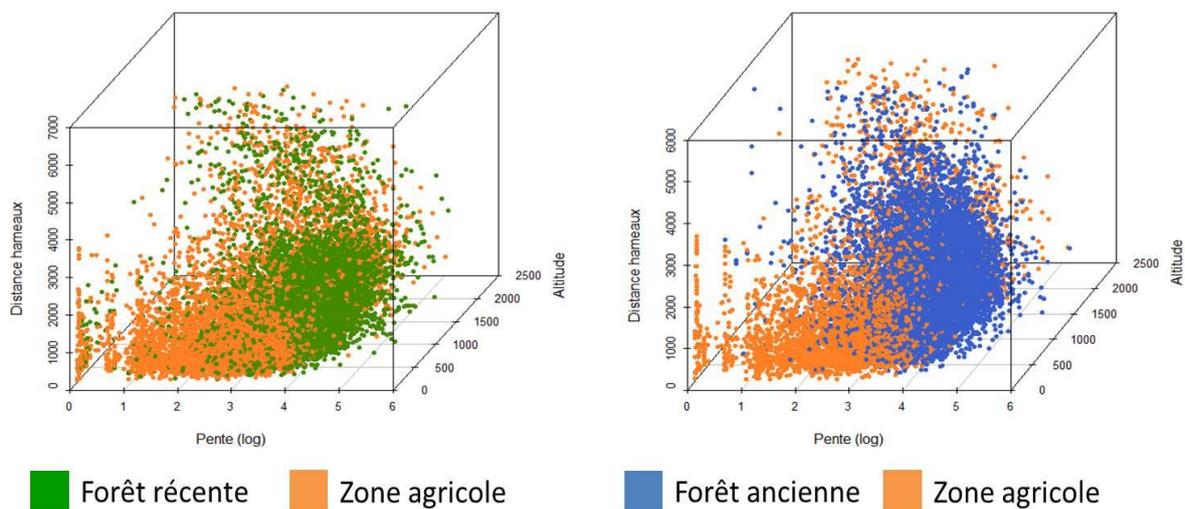


Figure 18. Probabilité de présence des forêts récentes et des forêts anciennes dans les Préalpes en fonction de la pente, de l'altitude et de la distance aux hameaux présents en 1850.

Nota : les éléments présentés aux sections 1.2.2 & 1.2.3 de ce chapitre 2 sont partiellement extraits du rapport de stage 2016 de Simon GARCIN, « Déterminants de l'évolution du paysage forestier dans les massifs de la Chartreuse, du Vercors et des Bauges du XVIII^{ème} au début du XX^{ème} siècles » (Master 2 STADE, Université Savoie Mont-Blanc), encadré dans le cadre de cette thèse.

1.3. Enjeux de conservation des forêts de montagne

La forêt alpine s'organise en successions végétales qui s'étagent le long d'un gradient altitudinal, en raison d'une augmentation des contraintes climatiques avec l'altitude. On y distingue principalement les chênaies collinéennes, les hêtraies-sapinières montagnardes puis les pessières subalpines. Ces forêts sont reconnues pour leur multifonctionnalité et sont gérées de manière à garantir le maintien de leur diverses fonctions (économique, écologique, sociale, protection).

En Europe, les hêtraies montagnardes, incluant les hêtraies mixtes, sont présentes dans la plupart des massifs montagneux et représentent 6,1 % de la surface totale forestière (Forest Europe, UNECE et FAO, 2011). Dans les Préalpes, les peuplements en hêtraies pures ou mélangées dominent les paysages – 66 % des forêts dans les Bauges et en Chartreuse, 35 % dans le Vercors – et concentrent de nombreux enjeux de gestion et de conservation. On distingue généralement les hêtraies plus ou moins pures sur les versants sud, souvent traitées en taillis, des hêtraies-sapinières sur les versants nord, souvent traitées en futaies irrégulières. Ces forêts mixtes de l'étagé montagnard sont bien représentées dans les Préalpes du Nord puisque 30 % des forêts dans les Bauges, 46 % en Chartreuse et 21 % dans le Vercors sont des hêtraies-sapinières.

Reconnues d'importance communautaire (Directive 92/43/CEE, Code Habitat 9130-12), les hêtraies-sapinières montagnardes abritent une importante biodiversité, incluant de nombreuses espèces d'intérêt patrimonial (Figure 19). Dans les Alpes, ces hêtraies-sapinières sont dans leur ensemble plutôt gérées de manière extensive, via des coupes sélectives visant à retirer les arbres arrivés à maturité du point de vue sylvicole (Cf. Figure 3). Aussi, compte tenu des difficultés d'exploitation et d'accès, des secteurs entiers ne sont actuellement plus gérés. Comparativement aux forêts de plaine, les forêts de montagne présentent ainsi une meilleure représentativité des attributs de maturité (Paillet et al., 2015). Cet état de fait ne doit cependant pas masquer le fait que, du point de vue du cycle biologique de l'arbre, la très grande majorité de ces forêts reste encore peu mature. En effet, en forêts aménagées, seulement 10 à 40 % du potentiel de développement des arbres peut s'exprimer (Bauhus et al., 2009). Dans ce sens et comparativement aux références disponibles pour les stades tardifs des forêts en libre évolution (notion de « *old-growth forests* ») d'Europe centrale et de l'est (Burrascano et al., 2013; Christensen et al., 2005), les hêtraies-sapinières des Alpes présentent des volumes de bois mort et des tailles d'arbres vivants sur pied encore modestes. Il existe ainsi une marge de manœuvre importante dans ces forêts pour permettre une meilleure représentativité des attributs des stades tardifs et par là même une meilleure conservation de la biodiversité.



Figure 19. Espèces patrimoniales des hêtraies-sapinières européennes : rosalie des Alpes (*Rosalia alpina*), lichen pulmonaire (*Lobaria pulmonaria*), chevêchette d'Europe (*Glaucidium passerinum*, © De Danieli) et sabot de Vénus (*Cypripedium calceolus*).

1.4. Zone d'étude : la hêtraie-sapinière montagnarde mésophile et neutrophile

Compte tenu de la superficie importante du territoire d'étude (3 700 km²), il a été choisi de cantonner l'étude à une zone plus restreinte : la hêtraie-sapinière montagnarde. Afin de délimiter de manière rigoureuse et reproductible cette zone d'étude, une succession de filtres ont été appliqués (Figure 20). Ce travail a été réalisé via l'utilisation d'un Systèmes d'Information Géographique (SIG, QGIS Development Team, 2015) en considérant trois principaux jeux de données :

- Cartes des habitats : réalisées par le CBNA pour les territoires des PNR du Vercors et de la Chartreuse, et par le PNR du massif des Bauges pour son territoire ;
- Modèle Numérique de Terrain (MNT) : disponible à une résolution de 25 m pour les territoires des trois massifs ;
- Cartes d'Etat-Major : vectorisées par l'INRA de Nancy pour le Vercors, par le PNR du massif des Bauges pour son territoire et par IRSTEA pour la Chartreuse, en suivant la méthodologie développée par l'INRA (Favre et al., 2011).

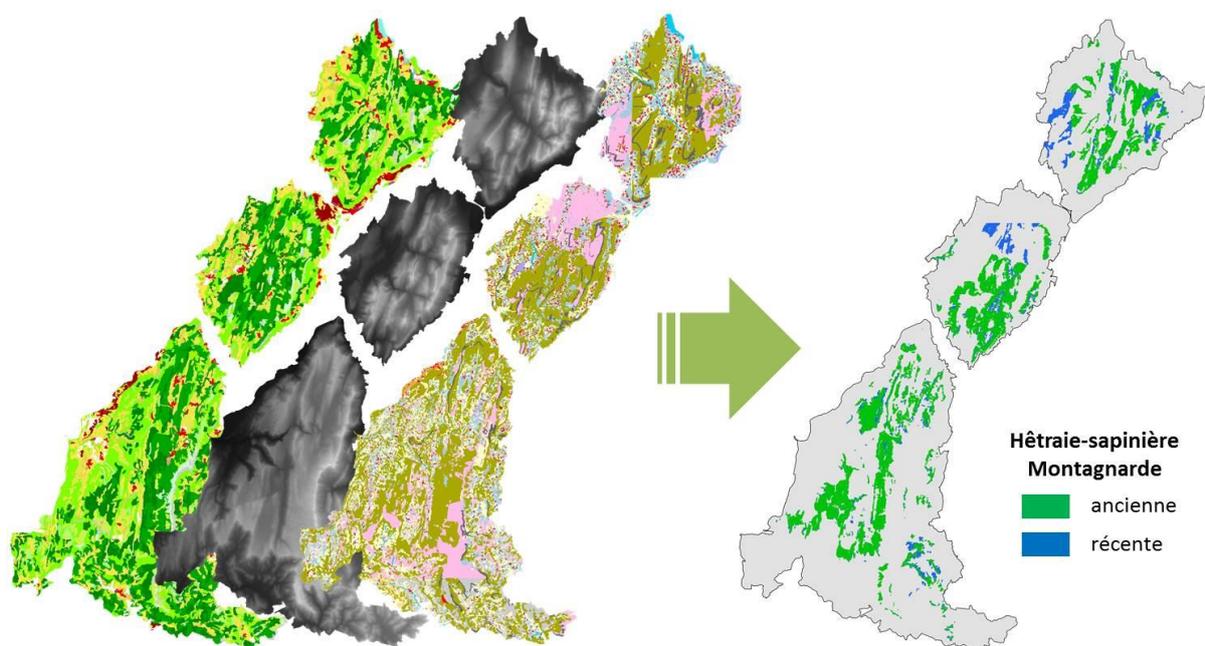


Figure 20. Diagramme de l'approche séquentielle multi-filtres utilisée au niveau de la zone d'étude.

1.4.1. Filtre habitat

Selon la typologie CORINE Biotope (Bissardon et al., 1997), la hêtraie-sapinière est codée en 43.11 pour les faciès acidiphiles et en 43.13 pour les faciès neutrophiles. Ces codes peuvent se décliner en sous-unités et/ou se croiser avec d'autres codes, en fonction de la précision voulue par l'observateur. Sur la zone d'étude, un premier filtre a été appliqué afin de ne sélectionner que les hêtraies-sapinières, i.e. en écartant les hêtraies sèches et les hêtraies subalpines. Ce travail visait à ne sélectionner que les faciès de végétation codés en 43.11 ou en 43.13. Cependant, pour des raisons d'interprétation de l'observateur, des codes ou combinaisons de codes différents ont parfois été utilisés. Ainsi, une disparité assez importante dans la codification des hêtraies-sapinières a été constatée entre les trois massifs. Cette disparité est notamment à mettre en lien avec la multiplicité

des observateurs ayant contribué à la réalisation des cartes d'habitat (Vercors = 11 observateurs, Chartreuse = 10, Bauges = 2). Au final, 16 codes CORINE ou combinaisons de codes distincts ont été retenus pour caractériser les hêtraies-sapinières (Tableau 1).

Compte tenu de la disparité des faciès écologiques recensés pour la hêtraie-sapinière, la sélection a été affinée en tenant compte des informations descriptives disponibles localement (i.e. facteurs abiotiques). Ce travail a été conduit afin de limiter la variabilité entre les sites, notamment pour ce qui est des associations végétales. Dans ce cadre, ont été considérées :

- La teneur en eau du sol : les faciès xérophiles et méso-xérophiles ont été supprimés, ainsi que les hêtraies-sapinières développées sur lapiaz, roche mère affleurante ou éboulis/sol caillouteux. Seuls les faciès de type mésophiles à méso-hygrophiles ont été retenus.
- La nature du sol : les faciès acidiclins ont été supprimés afin de privilégier les faciès neutroclins à calciclins. Ainsi, seules les hêtraies-sapinières appartenant à l'alliance du *Fagion sylvaticae* ont été conservées (i.e. élimination des hêtraies-sapinières du *Luzulo luzuloidis-Fagion sylvaticae*).

Le croisement de ces différents critères a permis de limiter la zone d'étude aux seules **hêtraies-sapinières mésophiles et neutrophiles** (hêtraie-sapinière m. & m.).

Tableau 1. Typologie CORINE Biotope utilisée sur la zone d'étude pour caractériser les hêtraies-sapinières.

Code CORINE	Libellé CORINE	Parc Naturel Régional		
41.1 x 43.1	Hêtraies, hêtraies-sapinières	Vercors		
41.11 x 43.11	Hêtraies, hêtraies-sapinières acidiphiles medio-européennes à Luzule blanchâtre	Vercors		
41.112	Hêtraies montagnardes à Luzule	Chartreuse		
41.112 x 43.112	Hêtraies, hêtraies-sapinières montagnardes à Luzule	Vercors		
41.112 x 43.112 x 42.132	hêtraies, hêtraies-sapinières montagnardes à Luzule et sapinières acidiphiles de la zone du Hêtre	Vercors		
41.13	Hêtraies neutrophiles	Bauges	Chartreuse	Vercors
41.131	Hêtraies neutrophiles à Mélique	Bauges		
41.133	Hêtraies neutrophiles à Dentaires	Bauges		
41.133 x 43.133	Hêtraies, hêtraies-sapinières neutrophiles à Dentaires	Vercors		
41.13 x 41.16	Hêtraies neutrophiles et hêtraies sur calcaire	Vercors		
41.13 x 43.13	Hêtraies, hêtraies-sapinières neutrophiles	Chartreuse	Vercors	
42.112	Sapinières neutrophiles de la zone de Hêtre	Chartreuse	Vercors	
42.132	Sapinières acidiphiles de la zone du Hêtre	Chartreuse		
43.112	Hêtraies-sapinières montagnardes à Luzule	Chartreuse		
43.13	Hêtraies-sapinières neutrophiles	Bauges	Chartreuse	Vercors
43.13 x 43.16	Hêtraies-sapinières neutrophiles et hêtraies-sapinières sur calcaire	Vercors		

1.4.2. Filtre altitudinal

Afin de ne retenir que les hêtraies-sapinières mésophiles et neutrophiles en contexte montagnard, un filtre altitudinal a été appliqué. Ce filtre visait d'une part, à supprimer les valeurs aberrantes et d'autre part, à homogénéiser la tranche altitudinale considérée entre les trois massifs. Ce travail a été réalisé en croisant la couche « *hêtraie-sapinière m. & m.* » avec un MNT, permettant

ainsi de renseigner l'altitude moyenne pour chaque polygone de 25 x 25 m. Sur cette base, la fréquence de distribution des altitudes de la hêtraie-sapinière sur les trois massifs a été représentée (Figure 21) et les valeurs extrêmes et moyennes déterminées (Tableau 2).

Tableau 2. Intervalle altitudinal de la hêtraie-sapinière m. & n. observé et conservé entre les trois massifs.

Parc Naturel Régional	Intervalle altitudinal observé				Intervalle altitudinal conservé	
	Min	Max	Moy (m)	Ecart-type (σ)	Inf. ($m - 1,96 \sigma$)	Sup. ($m + 1,96 \sigma$)
Bauges	422	1851	1143	217	717,68	1568,32
Chartreuse	190	1764	990	297	407,88	1572,12
Vercors	505	1768	1236	172	898,88	1573,12

Les résultats montrent, pour les altitudes inférieures, une disparité importante dans la distribution de la hêtraie-sapinière m. & n. entre les trois massifs. Cette disparité est notamment à mettre en lien avec la topographie du Vercors, i.e. vastes plateaux situés à plus de 1000 m d'altitude, ce qui limite la distribution de la hêtraie-sapinière à basses altitudes. En revanche, pour la Chartreuse, une bonne représentativité des hêtraies-sapinières m. & n. à basses altitudes est à noter. Cela est en lien avec le climat très humide de ce massif qui favorise les habitats mésophiles et donc une descente en altitude plus importante du sapin. Concernant les altitudes supérieures, les trois massifs présentent des valeurs assez comparables.

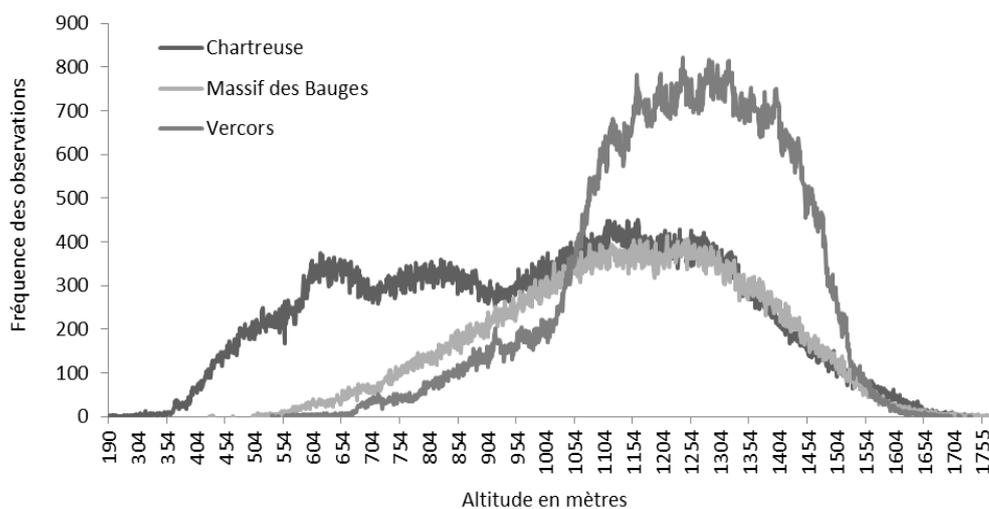


Figure 21. Diagramme des fréquences altitudinales observées pour la hêtraie-sapinière m. & n. entre les trois massifs.

Afin d'homogénéiser les conditions écologiques entre les trois massifs, une même tranche altitudinale a été appliquée aux hêtraies-sapinières du Vercors, de la Chartreuse et des Bauges. Les observations ont ainsi été lissées en ne conservant que l'intervalle de 95 % des observations. Cet intervalle présente l'avantage d'entraîner un resserrement des altitudes supérieures sans pour autant causer la perte de surface importante en hêtraie-sapinière. Cet intervalle n'est en revanche pas assez restrictif pour les altitudes inférieures. Aussi, afin d'éviter de positionner des points dans le collinéen, il a donc été décidé de rehausser la limite inférieure à un minimum de 800 m pour les trois massifs. Au final, seules les hêtraies-sapinières m. & n. comprises entre 800 et 1 500 m d'altitude ont été considérées dans le cadre de cette thèse. Le croisement des filtres habitat et altitude a ainsi

permis de limiter la zone d'étude aux seules **hêtraies-sapinières montagnardes mésophiles et neutrophiles** (hêtraie-sapinière m. m. & n.).

1.4.3. Filtre de pente

Afin d'éviter les zones trop exposées, un filtre de pente a été appliqué aux zones prioritaires identifiées via les filtres habitat et altitude. De la même manière que pour le filtre altitudinal, cette information a été extraite du MNT, i.e. en renseignant la pente moyenne exprimée en degrés pour chaque polygone de 25 x 25 m. Sur cette base, la fréquence de distribution des pentes de la hêtraie-sapinière m. m. & n. sur les trois massifs a été représentée (Figure 22) et les valeurs extrêmes et moyennes déterminées (Tableau 3).

Tableau 3. Intervalle des pentes de la hêtraie-sapinière m. m. & n. observé entre les trois massifs.

Parc Naturel Régional	Min	Max	Moy (m)	Ecart-type (σ)
Bauges	0	74	27,13	10,35
Chartreuse	0	76	24,65	10,75
Vercors	0	77	19,15	10,85

Les résultats montrent une distribution de la fréquence des pentes suivant une loi de poisson pour les trois massifs. Ainsi, la hêtraie-sapinière m. m. & n. se trouve globalement dans un intervalle de pente situé entre 5° et 40°. Comme pour l'altitude, le massif du Vercors se distingue légèrement des massifs des Bauges et de la Chartreuse avec des hêtraies-sapinières développées sur des reliefs globalement moins pentus. Cela est à mettre en lien avec la topographie du massif, i.e. vastes plateaux au relief moins marqué.

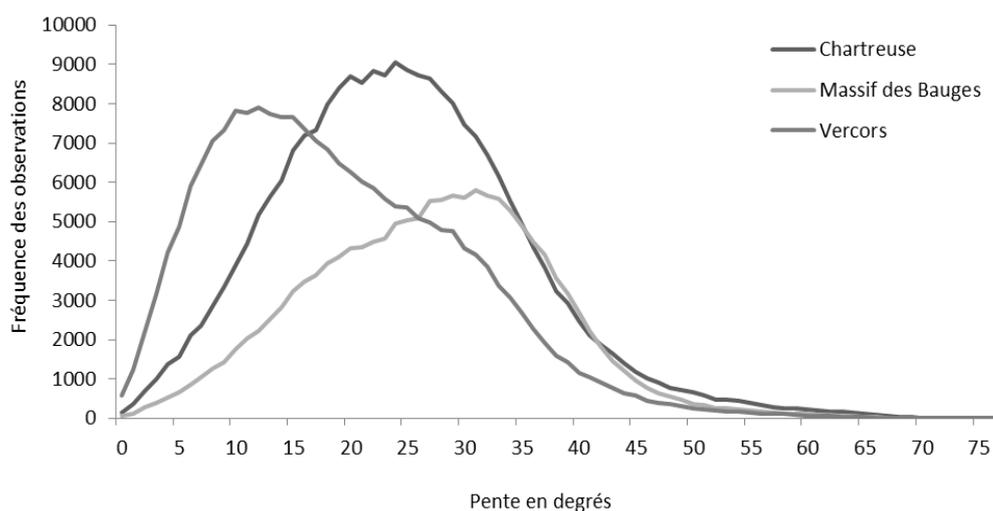


Figure 22. Diagramme des fréquences de pente observées pour la hêtraie-sapinière m. & n. entre les trois massifs.

Comme il ne s'agissait pas de lisser les observations et de limiter la zone d'étude à un intervalle de pente déterminé, un critère pratique a été retenu afin d'exclure les zones trop pentues, i.e. d'accès difficile. Ainsi, n'ont été considérées dans le cadre de cette thèse que les hêtraies-sapinières développées sur des pentes inférieures ou égales à 45° (100 %).

1.4.4. Filtre occupation ancienne du sol

Ce filtre a été appliqué afin de mettre en évidence les zones de forêts anciennes et de forêts récentes. Cette mise en évidence se base sur le comparatif de l'évolution de l'occupation des sols entre deux périodes. Pour ce faire, les superficies des forêts actuelles, restreintes aux seules hêtraies-sapinières m. m. & n., ont été mises en relation avec l'occupation ancienne du territoire concerné, i.e. celle de la moitié du XIX^{ème} siècle.

Ce travail a été réalisé, pour chacun des trois massifs, en juxtaposant les cartes d'Etat-Major vectorisées aux zones actuellement couvertes par la hêtraie-sapinière m. m. & n., puis en déterminant l'occupation ancienne des secteurs concernés. Après un travail d'élimination des occupations anciennes aberrantes, i.e. zones cartographiées en vignes (code INRA 2), en villages (code INRA 7), en rochers, falaises ou éboulis (code INRA 28, 29, 30, 31) et en rivières (code INRA 32), deux grandes catégories d'occupations anciennes ont été définies :

- Les secteurs actuellement forestiers et occupés par la forêt (code INRA 1) sur les cartes d'Etat-Major, considérés comme des « forêts anciennes » ;
- Les secteurs actuellement forestiers et occupés par les milieux ouverts, i.e. prairies (code INRA 3), cultures ou alpages (code INRA 11), pâquis/pâtures (code INRA 13) et pelouses et prairies pâturées (code INRA 26, 27), sur les cartes d'Etat-Major, considérés comme des « forêts récentes » (Tableau 4).

Tableau 4. Répartition des surfaces en hêtraies-sapinières m. m. & n. récentes (en hectares) en fonction des occupations anciennes entre les trois massifs.

Hêtraies-sapinières récentes	Parc Naturel Régional		
	Bauges	Chartreuse	Vercors
Surface totale :	4 122 ha	3 355 ha	3 800 ha
Prairies (Code INRA 3)	907 ha	829 ha	622 ha
Culture ou alpages (Code INRA 11)	639 ha	1 069 ha	1 866 ha
Pâquis, pâtures (Code INRA 13)	2 576 ha	1 457 ha	1 213 ha
Pelouse et prairies pâturées (Code INRA 26, 27)	0 ha	0 ha	99 ha

1.4.5. Synthèse

Cette approche séquentielle multi-filtres a eu pour conséquence de fortement réduire les surfaces disponibles, en divisant par exemple par deux la superficie de la hêtraie-sapinière dans les massifs des Bauges et de la Chartreuse (Tableau 5). Cette perte de surface s'est faite au bénéfice d'une plus grande homogénéisation des conditions écologiques entre les trois massifs étudiés mais aussi au sein même du type d'habitat forestier ciblé. Cette homogénéisation vise à éviter autant que faire se peut les effets indésirables dans les analyses à suivre. Aussi, il est flagrant de constater la faible proportion de forêts récentes dans les massifs. La plus importante superficie relevée dans les massifs des Bauges et de la Chartreuse étant due à de vastes secteurs cartographiés en pâquis/pâturation, un usage ancien problématique dans le contexte des forêts de montagne (Cf. 1.6.1). D'une manière générale, cette faible représentativité des forêts récentes est à mettre en lien avec la tranche altitudinale choisie, i.e. étage montagnard, et au fait que dans les Alpes comme dans d'autres massifs montagneux européens (Gellrich et al., 2007; Kozak, 2003) le reconquête forestière s'est faite principalement au-dessus et au-dessous d'une ceinture forestière persistante, celle de

l'étage montagnard (Figure 23). Enfin, les occupations anciennes aberrantes reportées pour les massifs des Bauges et de la Chartreuse sont à mettre en lien avec des problèmes de juxtaposition des cartes, i.e. certaines hêtraies-sapinières actuelles sont localisées sur des usages non forestiers sur les cartes d'Etat-Major (Cf. 1.4.4.).

Tableau 5. Influence des filtres successifs sur la superficie de la zone d'étude entre les trois massifs.

Zone d'étude et filtres appliqués	Parc Naturel Régional		
	Bauges	Chartreuse	Vercors
Filtre habitat et altitude :			
Hêtraies-sapinières	25 850 ha	29 407 ha	31 500 ha
Hêtraies-sapinières mésophiles & neutrophiles	14 690 ha	22 603 ha	24 570 ha
Hêtraies-sapinières montagnardes mésophiles & neutrophiles	13 672 ha	15 109 ha	22 850 ha
Filtre occupation ancienne du sol :			
Hêtraies-sapinières (m. m. & n.) récentes	4 122 ha	4 315 ha	3 800 ha
Hêtraies-sapinières (m. m. & n.) anciennes	9 080 ha	10 319 ha	19 050 ha
Occupations anciennes aberrantes	470 ha	473 ha	-

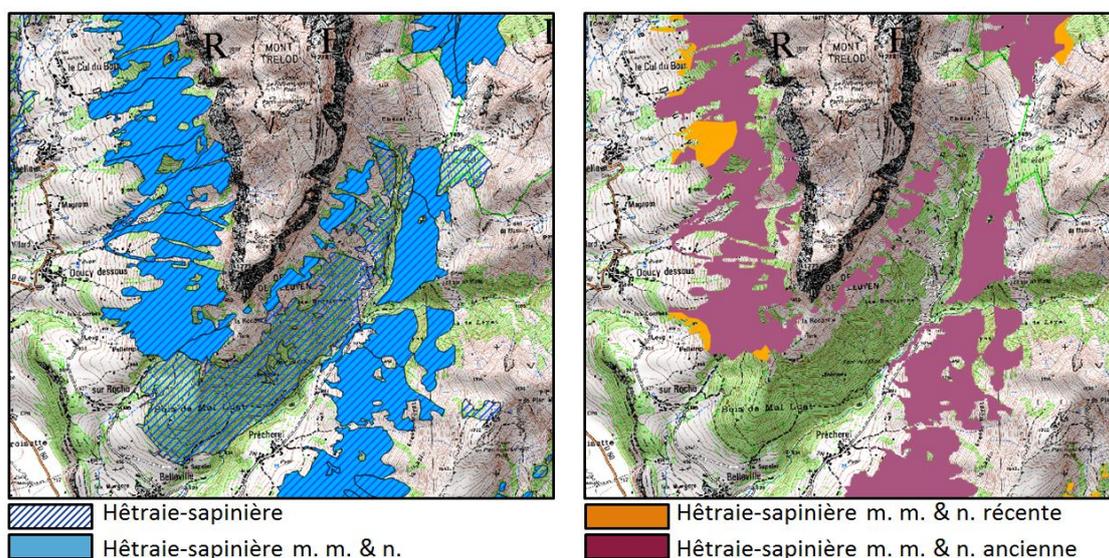


Figure 23. Illustration de l'effet des filtres habitat et occupation ancienne sur la zone d'étude disponible.

1.5. Stratégie de sélection des sites d'étude

1.5.1. Sélection des sites potentiels

Afin d'assurer une bonne représentativité des quatre modalités étudiées (i.e. forêt récente-peu mature, forêt récente-très mature, forêt ancienne-peu mature et forêt ancienne-très mature), donc de sélectionner un nombre de sites comparables, un plan d'échantillonnage de type stratifié a été décidé. La construction de ce plan d'échantillonnage s'appuie sur les zones de hêtraies-sapinières montagnardes, mésophiles et neutrophiles (m. m. & n.) anciennes et récentes précédemment mises en évidence et suit une procédure en trois points :

- Afin d'éviter les îlots forestiers isolés et les peuplements de faible superficie inclus dans une matrice forestière hétérogène, seules les hêtraies-sapinières m. m. & n. anciennes ou récentes de 5 ha et plus ont été conservées ;

- Afin de limiter l'effet de bordure, une zone tampon interne de 100 m a été appliquée aux hêtraies-sapinières m. m. & n. de 5 ha et plus retenues. Cette valeur correspond à la distance à partir de laquelle l'effet de bordure n'influence plus significativement la structure et la composition du peuplement (Harper et al., 2005). Aussi, cette distance présente l'avantage de « sécuriser » la localisation des sites dans des cœurs de forêts récentes et des cœurs de forêts anciennes et offre une marge vis-à-vis de l'incertitude cartographique des cartes d'Etat-Major ;
- Afin de garder une marge vis-à-vis de l'installation du dispositif d'échantillonnage, i.e. placette circulaire de 20 m de rayon, seules les zones de 5 000 m² et plus ont été conservées.

L'application de cette procédure conservative en trois points, bien qu'entraînant une diminution importante des surfaces en hêtraies-sapinières m. m. & n. entrant dans le cadre de cette thèse (Tableau 6), présente l'avantage de sécuriser la sélection des sites potentiels en focalisant les prospections de terrain sur les cœurs de hêtraies-sapinières m. m. & n. anciennes et récentes.

Tableau 6. Influence des critères de sélection sur la superficie et le nombre de polygones (n) en hêtraies-sapinières montagnardes, mésophiles et neutrophiles (m. m. & n.) entre les trois massifs.

Critères de sélection des sites d'étude	Parc Naturel Régional		
	Bauges	Chartreuse	Vercors
<u>Hêtraies-sapinières m. m. & n. récentes :</u>			
Zones de 5 ha et plus	4 120 ha (n = 281)	3 355 ha (n = 1726)	3 800 ha (n = 2989)
Zone tampon de 100 m	3 828 ha (n = 78)	1 294 ha (n = 101)	2 343 ha (n = 136)
Zone de 5 000 m ² et plus	714 ha (n = 129)	487 ha (n = 61)	156 ha (n = 82)
	706 ha (n = 67)	484 ha (n = 29)	152 ha (n = 38)
<u>Hêtraies-sapinières m. m. & n. anciennes :</u>			
Zones de 5 ha et plus	9 080 ha (n = 862)	10 296 ha (n = 465)	19 054 ha (n = 160)
Zone tampon de 100 m	8 739 ha (n = 130)	10 092 ha (n = 73)	18 943 ha (n = 62)
Zone de 5 000 m ² et plus	2 583 ha (n = 217)	3 573 ha (n = 204)	6 893 ha (n = 382)
	2 135 ha (n = 121)	3 566 ha (n = 130)	6 872 ha (n = 215)

1.5.2. Validation des sites potentiels

S'appuyant sur les cœurs de hêtraies-sapinières m. m. & n. sélectionnés selon les critères précédemment exposés, le travail de validation des sites d'étude potentiels a consisté en une vérification de la continuité de l'état boisé en trois temps (Figure 24) :

- Validation du caractère ancien ou récent via une vérification plus précise du bon calage des cartes d'Etat-Major et du traçage des polygones délimitant les occupations du sol (avec un focus sur les problèmes d'interprétation liés aux nuances de couleurs) ;
- Juxtaposition des zones potentielles avec des ortho-images actuelles afin de confirmer le maintien d'une couverture forestière ;
- Juxtaposition des zones potentielles avec des photographies aériennes du milieu du XX^{ème} siècle (de 1948 ou de 1956) afin de confirmer la continuité de l'état boisé, entre le milieu du XIX^{ème} siècle et la couverture forestière actuelle.

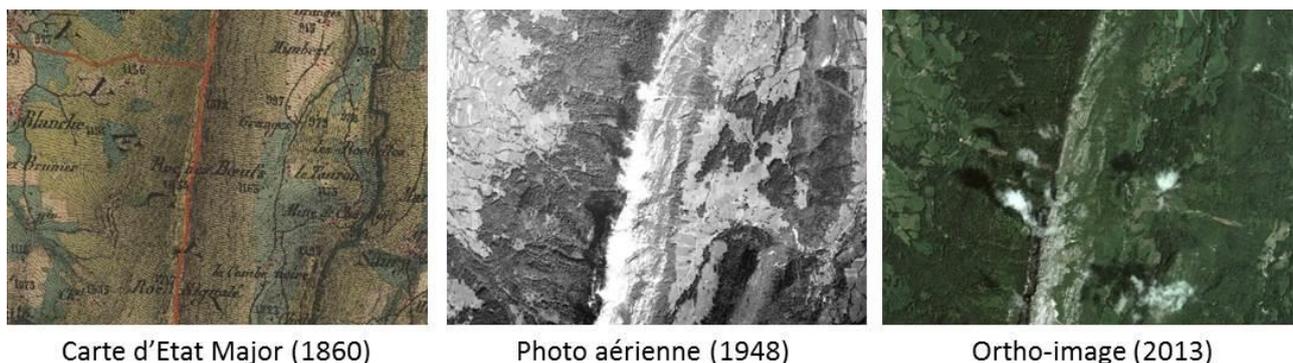


Figure 24. Illustration des fonds cartographiques et des images utilisées pour confirmer la continuité de l'état boisé entre deux dates (Massif des Bauges, secteur du Roc des Bœufs).

Suivant cette méthodologie, une sélection des cœurs de hêtraies-sapinières m. m. & n. récents ou anciens a été opérée. Les zones ne répondant pas à au moins un des trois critères de continuité de l'état boisé ont été supprimées alors que les zones répondant aux trois critères de validation ont été conservées et considérées comme des zones potentielles à vérifier. Pour chacune de ces zones potentielles, des points, correspondant à des sites potentiels, ont été positionnés (Tableau 7). Au final, ce sont ainsi 172 sites potentiels qui ont été conservés pour vérification sur le terrain.

Tableau 7. Sites d'étude potentiels par massif, occupation ancienne et propriétaire foncier.

Sites d'étude potentiels	Parc Naturel Régional		
	Bauges	Chartreuse	Vercors
<u>Sites d'étude potentiels en hêtraie-sapinière m. m. & n. récente :</u>	37	23	17
Forêt privée	10	18	10
Forêt publique	27	5	7
<u>Sites d'étude potentiels en hêtraie-sapinière m. m. & n. ancienne :</u>	50	24	21
Forêt privée	16	15	9
Forêt publique	34	9	12

1.5.3. Evaluation a priori de la maturité des peuplements

Pour chacun des sites d'étude potentiels retenus, une évaluation de la maturité du peuplement forestier a été réalisée, cela afin d'optimiser la répartition des sites entre peuplements peu matures et très matures. En effet, afin de balancer au mieux le dispositif entre les facteurs étudiés et de manière à avoir une approche symétrique et cohérentes vis-à-vis de l'ancienneté, i.e. variable catégorielle ancien-récent, il a été décidé d'approcher la maturité à travers la définition de deux catégories, contrastant entre les peuplements peu et très matures. Contrairement à l'approche par gradient, l'approche catégorielle permet de construire des groupes plus homogènes au sein des modalités étudiées et ainsi de comparer les effets respectifs de l'ancienneté et de la maturité sur des bases communes. Ce travail a été conduit en deux phases :

- Une phase de capitalisation des données existantes ;
- Une phase de validation sur le terrain.

1.5.3.1. Capitalisation des données existantes

Afin d'évaluer le degré de maturité des hêtraies-sapinières, les données dendrométriques existantes sur les trois massifs ont été mobilisées. Ces données provenaient d'une part, de projets passés ou en cours ayant utilisé un réseau de placettes dans un ou plusieurs massifs (e.g. thèse de Mathilde REDON dans le Vercors, mise en place du protocole socle du réseau FRENE dans le PNR du massif des Bauges, Grosso, 2012), d'autre part, des placettes permanentes IRSTEA-ONF et des placettes de l'Inventaire forestier National (IFN).

Compte tenu de l'hétérogénéité des mesures réalisées entre les différents dispositifs, e.g. prise en compte ou non du compartiment bois mort, seule la présence de très gros arbres a été utilisée comme indice de maturité. Ce choix s'explique d'une part, par la disponibilité de cette mesure sur l'ensemble des placettes et d'autre part, par la relation souvent vérifiée reliant maturité, âge et diamètre des arbres (McGee et al., 1999; Spies et Franklin, 1998), bien que le diamètre soit également influencé par la fertilité de la station et la concurrence entre individus.

Dans les Alpes, selon le guide des sylvicultures de montagne (Gauquelin et Courbaud, 2006), la valeur de référence pour la présence de très gros arbres est de 65 cm et plus à hauteur de poitrine ($h_p = 1,30$ m). Cette valeur a cependant été rehaussée à 70 cm et plus pour la prise en compte des très gros arbres dans le calcul de l'Indice de Biodiversité Potentielle (Emberger et al., 2013). Enfin, sur le territoire du PNR du massif des Bauges, une étude récente a mis en évidence que ces limites n'étaient pas assez discriminantes et a proposé d'utiliser un diamètre de 77,5 cm pour caractériser la présence de très très gros arbres (Grosso, 2012). Dans la cadre de cette thèse, c'est la surface terrière des très très gros arbres qui a été retenue comme indice de maturité. L'utilisation de cet indice a permis de distinguer visuellement les secteurs où ces diamètres n'étaient pas atteints, i.e. secteurs a priori peu matures, des secteurs où ces valeurs étaient atteintes voire dépassées, i.e. secteurs très matures.

Bien que cette approche ait permis d'évaluer la maturité *a priori* de certains secteurs, elle présente cependant deux principales limites :

- Les placettes ne sont que rarement distribuées selon une grille d'échantillonnage stratifiée, ce qui limite la surface caractérisée et concentre les données sur certains secteurs.
- Les placettes ont été mises en place à des périodes distinctes (e.g. 2013 pour le PNR du massif des Bauges vs 1996 pour l'IFN) ce qui interroge sur leur validité actuelle (coupes ?).

Au final et pour les motifs exposés ci-dessus, cette approche ne s'est pas révélée pertinente. En ce sens, aucun site du dispositif final n'a été sélectionné sur la base de ces données dendrométriques préexistantes.

1.5.3.2. Prospection de terrain

Compte tenu des données lacunaires concernant de nombreux sites d'étude potentiels et des limites précédemment exposées, une approche par prospection sur le terrain a finalement été préférée. Ainsi, pour chacun des 172 sites potentiels, une visite de terrain a été réalisée et une fiche descriptive renseignée (Annexe 2). Ce travail visait plus spécifiquement à renseigner :

- La composition et la structure du peuplement,
- La présence d'arbres de très gros diamètre (mesure des quatre plus gros diamètres),
- La présence de bois mort au sol et sur pied (en se focalisant sur les plus gros diamètres),

- Des aspects pratiques liés à l'exploitation récente de la zone et à l'accessibilité.

Sur la base des informations collectées, les sites d'étude potentiels ont été organisés selon un gradient de maturité, des sites les moins matures vers les sites les plus matures. Finalement, 70 sites ont été sélectionnés de manière à être représentatifs des deux extrémités du gradient de maturité et constituer ainsi deux classes : peuplements peu matures et peuplements très matures. Par ailleurs, cette sélection a été réalisée de manière à :

- favoriser une distribution proportionnelle des sites entre les quatre modalités souhaitées (ancien-peu mature, ancien-très mature, récent-peu mature, récent-très mature) ;
- respecter une distance minimale de 1 km entre les deux sites les plus proches, i.e. afin de permettre une plus grande indépendance des sites entre eux ;
- assurer une distribution des sites sur l'ensemble des trois massifs ;
- favoriser autant que possible les sites implantés dans des forêts publiques ;
- préférer les sites les plus accessibles autant que faire se peut.

1.6. Ancienneté et maturité des sites d'étude

1.6.1. Validation de l'ancienneté et description du contexte paysager

Le caractère ancien ou récent de chaque site d'étude a été documenté sur la base des informations disponibles sur les cartes d'Etat-Major comme présenté aux points 1.4.4 et 1.5.2 de ce chapitre. Aussi, afin de préciser ou compléter les informations disponibles sur les cartes d'Etat-Major, un travail d'inventaire et d'analyse d'archives planimétriques et textuelles a été réalisé (stage 2015 de Chloé BERARD, « *Géohistoire d'un patrimoine forestier de montagne : usages et pratiques en Chartreuse, Vercors et Bauges* »). Le cadastre Napoléonien dans la Drôme et en Isère, ainsi que la Mappede Sarde en Savoie et Haute-Savoie ont été mobilisés. Compte tenu de la précision de ces sources et du temps nécessaire pour vectoriser puis renseigner les parcelles cadastrales une à une, il a été décidé de limiter cette approche à l'environnement immédiat des sites, i.e. en considérant un rayon de 500 m autour des sites. Ce travail très chronophage a permis de confronter les différentes sources, de confirmer les occupations et parfois de préciser ou de lever le doute quant à l'occupation ancienne de certains secteurs (pâquis-pâturage, culture vs alpage). Cette approche a cependant aussi levé de nouveaux questionnements sur la fiabilité des sources entre elles, sur les problèmes de calages des zones cartographiées et sur l'interprétation de nouveaux usages comme c'est le cas de la catégorie « broussailles ». Bien qu'une concordance globale existe entre les sources, en particulier pour ce qui est des zones forestières, plusieurs ajustements ont été opérés.

Pour l'Isère et la Drôme, la concordance entre la carte d'Etat-Major et le cadastre Napoléonien était assez bonne (Tableau 8). Pour les forêts anciennes, seul un site noté en prairie sur la carte d'Etat-Major a finalement été considéré comme forestier sur la base du cadastre Napoléonien. Aussi, un site noté en broussaille sur le cadastre Napoléonien a été considéré comme forestier, car servant à produire des fascines (i.e. des fagots de branchages). Pour les forêts récentes, le cadastre Napoléonien confirme certaines occupations anciennes, notamment que les pâquis sont bien des pâturages et que les zones de culture ou d'alpage, fond blanc de la carte d'Etat-Major, sont bien soit des pâturages, soit des cultures. En revanche les prairies sur les cartes d'Etat-Major étaient indistinctement des pâturages, des prés de fauche et des cultures. Cette différence est sans doute à

mettre en lien avec une rotation dans l'usage des terres, donc une représentation de l'information dépendante de l'année du relevé. Enfin, un site est noté « NA » car il n'a pas été possible de renseigner son état antérieur faute de cadastre Napoléonien disponible pour ce secteur.

Tableau 8. Relation entre les occupations du sol de la carte d'Etat-Major et du cadastre Napoléonien au niveau des 39 sites en Isère et dans la Drôme.

		Cadastre Napoléonien						
Carte Etat-Major		Forêt	Broussaille	Prairie	Pâture	Culture	NA	Total
	Forêt	20	1					21
	Prairie	1		2	4	1	1	9
	Culture/Alpage				5	2		7
	Pâquis				2			2
	Total	21	1	2	11	3	1	39

Pour la Savoie et la Haute-Savoie, la concordance entre la carte d'Etat-Major et la Mappede Sarde est globalement moins bonne (Tableau 9), sans aucun doute en raison du décalage temporel existant entre ces deux documents planimétriques. D'une manière générale, la Mappede Sarde a été considérée comme plus fiable bien que des défrichements intermédiaires aient pu avoir lieu. Ainsi, les zones notées en broussailles sur la Mappede Sarde mais notées en prairie, culture/alpage ou pâquis sur la carte d'Etat-Major ont été considérées comme défrichées entre 1750 et 1850, donc comme de la forêt récente aujourd'hui. De même, les zones notées en prairie ou en pâture sur la Mappede Sarde mais notées en forêt sur la carte d'Etat-Major ont été considérées comme de la forêt récente aujourd'hui car provenant d'un état antérieur non boisé. Enfin, les zones en broussailles sur la Mappede Sarde mais en forêt sur la carte d'Etat-Major ainsi que les zones en forêt sur la Mappede Sarde mais en pâquis sur la carte d'Etat-Major ont été considérées comme de la forêt ancienne.

Tableau 9. Relation entre les occupations du sol de la carte d'Etat-Major et de la Mappede Sarde au niveau des 31 sites en Savoie et Haute-Savoie.

		Mappede Sarde						
Carte Etat-Major		Forêt	Broussaille	Prairie	Pâture	Culture	NA	Total
	Forêt	10	2	2	1			15
	Prairie		2	2	3			7
	Culture/Alpage		2	1	1			4
	Pâquis	2	3					5
	Total	12	9	5	5			31

Compte tenu de ces informations complémentaires, un type d'occupation ancienne, faisant consensus entre les différentes sources, a finalement été défini pour chacun des sites (Tableau 10).

Tableau 10. Répartition des 70 sites par Parc Naturel Régional (PNR) et par type d'occupation ancienne.

Parc Naturel Régional	Forêts anciennes	Forêts récentes			Total
		Prairie	Pâture	Culture	
Bauges	13	9	6		28
Chartreuse	14	3	9	2	28
Vercors	10	1	2	1	14
Total	37	13	17	3	70

Afin de tester la validité de cette classification et d'aller au-delà du facteur ancien-récent, tout un ensemble de variables descriptives de l'environnement paysager ont été calculées ou extraites du SIG : distance à la lisière externe actuelle, à la lisière externe de 1860 ; proportion de forêts, de hêtraies-sapinières et de forêts anciennes/récentes dans un rayon de 500 m autour des sites ; ratio périmètre/surface du patch et diversité des types d'occupation du sol dans un rayon de 500 m autour des sites. La réponse de ces variables à l'ancienneté a été testée, via une analyse de variance à un facteur (Tableau 11). Aussi, ces variables seront par la suite utilisées dans les analyses du chapitre 3 pour mieux comprendre la réponse des différents groupes taxinomiques à l'ancienneté et au contexte paysager associé, afin notamment de dissocier l'effet de possibles facteurs confondants.

Tableau 11. Effet de l'ancienneté des forêts sur une sélection de variables environnementales descriptives du contexte paysager en place (Moy = moyenne ; SD = écart-type ; P = valeur de P).

Variables	Ancien Moy. (±SD)	Récent Moy. (±SD)	P
Distance à la lisière actuelle la plus proche (m)	226 (±111.77)	139 (±86.31)	0.031
Distance à la lisière de 1850 la plus proche (m)	556 (±440.30)	360 (±272.53)	0.002
Proportion de forêt (rayon de 500 m)	92.32 (±10.81)	87.00 (±13.30)	0.006
Proportion de Hêtraies-sapinières (rayon de 500 m)	78.55 (±18.26)	71.74 (±16.13)	0.022
Proportion de forêts anciennes (rayon de 500 m)	81.19 (±26.08)	53.85 (±25.68)	0.006
Proportion de forêts récentes (rayon de 500 m)	17.88 (±26.47)	43.44 (±24.92)	0.004
Périmètre/surface ratio	0.006 (±0.002)	0.012 (±0.005)	0.000
Diversité des occupations du sol	2.51 (±1.04)	3.03 (±0.98)	0.000

1.6.2. Validation de la maturité et description du peuplement

Au niveau de chaque site d'étude, une placette circulaire, centrée autour d'un point fixe matérialisé par un poteau de couleur vive implanté dans le sol, a été mise en place. Inspiré du protocole de suivi des espaces naturels protégés, i.e. Protocole de Suivi Dendrométrique des Réserves Forestières (MEDD, 2005), le dispositif est constitué de deux placettes circulaires imbriquées de 10 et 20 m de rayon (après correction de la pente). Pour chaque site d'étude, un ensemble de variables est mesuré sur le terrain, en distinguant les variables descriptives générales, les variables pédologiques et les variables dendrométriques (Figure 25).

1.6.2.1. Variables descriptives générales

En plus des informations classiquement notées (observateurs, date, numéro de placette), ont été relevées depuis le centre de la placette :

- La latitude, la longitude et l'altitude, via la prise d'un point GPS ;
- L'exposition, mesurée dans la direction dominante à l'aide d'une boussole ;
- La pente, mesurée dans la direction dominante à l'aide d'un clinomètre en amont et en aval du centre de la placette.

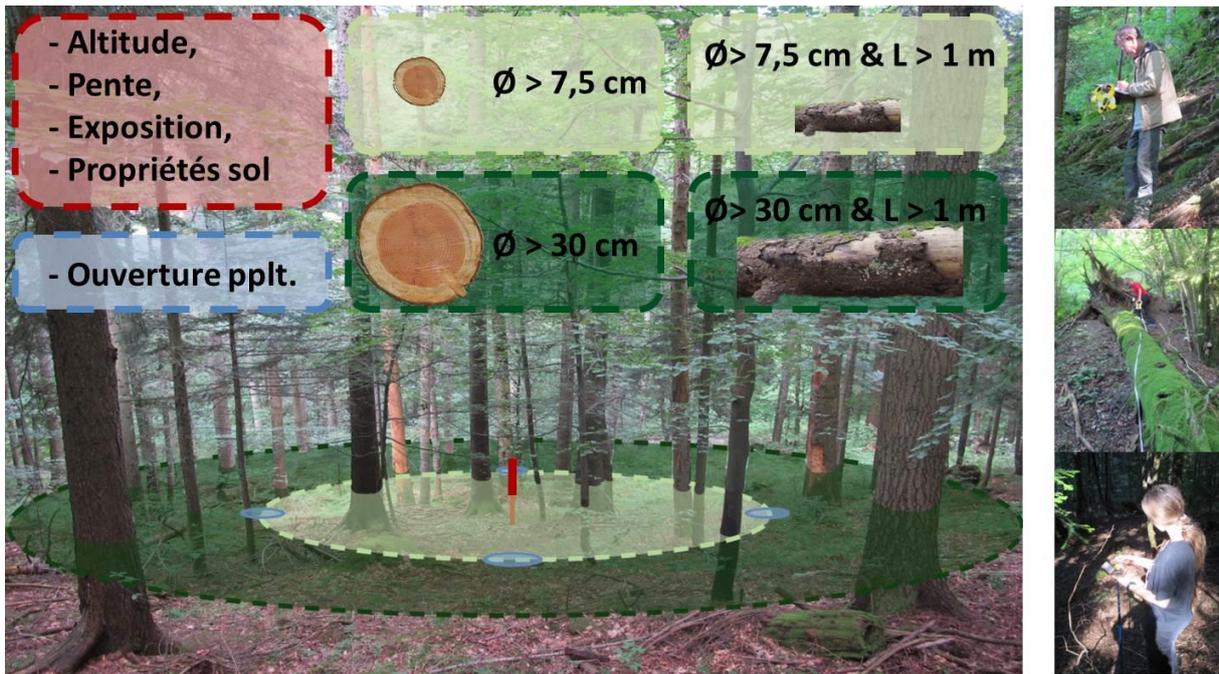


Figure 25. Dispositif mis en place pour la description des peuplements forestiers.

1.6.2.2. Variables pédologiques

Le sol a été décrit via une fosse pédologique d'une profondeur minimale de 50 cm, creusée au centre de la placette (Figure 26). Une fiche de relevés pédologique visant à décrire précisément les formes d'humus, la porosité, la charge en éléments grossiers, la texture, la structure et la couleur des horizons a été renseignée (Annexe 3). Ce travail de description a été complété par le prélèvement de deux échantillons de sol, au sein de chaque fosse, visant la caractérisation des propriétés physico-chimiques. Un échantillon a ainsi été prélevé en surface, i.e. dans l'horizon A entre 0-10 cm, et un échantillon a été prélevé en profondeur, i.e. dans l'horizon B (majoritairement Sci) entre 30 et 40 cm. Après avoir été séchés et tamisés (maille 2 mm), les échantillons ont été expédiés au Laboratoire d'Analyse des Sols de l'INRA d'Arras pour analyse, i.e. en suivant les normes internationales correspondantes (NF EN ISO). Plus spécifiquement le pH (pH eau, SOL-0501), le carbone et l'azote total (SOL-0406) et le phosphore (méthode de Olsen, SOL-0604) ont été renseignés pour les deux échantillons, alors que la granulométrie trois fractions (SOL-3302) a été uniquement renseignée pour l'échantillon en profondeur.

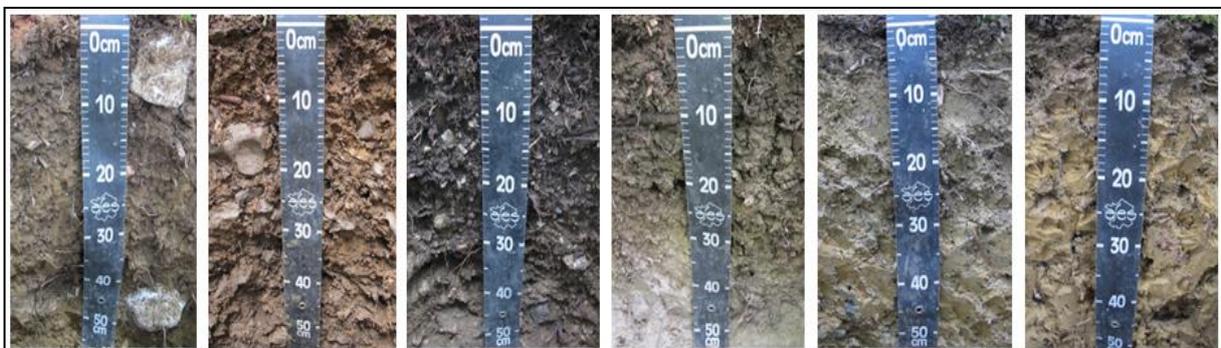


Figure 26. Illustration de la diversité des sols rencontrés dans les trois massifs des Préalpes (calcisol haplique, calcisol bathycarbonaté, calcisol-calcisol, calcisol, calcisol-rédoxisol et rédoxisol).

1.6.2.3. Variables dendrométriques

Au niveau de chacun des sites d'étude, ont été relevés :

Dans la placette de 10 m de rayon (Figure 25) :

- Pour les arbres debout d'un diamètre à hauteur de poitrine supérieur à 7,5 cm et d'une hauteur supérieure à 1,3 m, l'espèce, le diamètre, l'état sanitaire et le stade de décomposition ;
- Pour les arbres au sol d'un diamètre à la plus large extrémité supérieur à 7,5 cm et d'une longueur supérieure à 1 m, l'espèce, les diamètres aux deux extrémités, la longueur, l'état sanitaire et le stade de décomposition.

Dans la placette de 20 m de rayon (Figure 25) :

- Pour les arbres debout d'un diamètre à hauteur de poitrine supérieur à 30 cm et d'une hauteur supérieure à 1,3 m, l'espèce, le diamètre, l'état sanitaire et le stade de décomposition ;
- Pour les arbres au sol d'un diamètre à la plus large extrémité supérieur à 30 cm et d'une longueur supérieure à 1 m, l'espèce, le diamètre médian et les diamètres aux deux extrémités, la longueur, l'état sanitaire et le stade de décomposition ;
- Pour les souches, le diamètre et le stade de décomposition ;
- Pour chaque arbre debout ou au sol, la présence de dendro-microhabitats en distinguant entre les polypores, les plages d'écorce cariée / non cariée, les cavités, les fentes ou décollement d'écorce, les coulées de sève et le lierre.
- L'ouverture du peuplement à l'aide d'un densimètre sphérique convexe par la prise de quatre mesures dans les quatre directions cardinales à 10 m du centre de la placette.

Nota 1 : La distinction entre arbres debout et arbres au sol a été faite sur la base de l'évaluation d'un angle fixe avec le sol, $< 20^\circ$ = arbre au sol, $> 20^\circ$ = arbre debout.

Nota 2 : Pour des tiges jumelles, si la soudure était située au-dessus de 1,3 m, on considérait la tige comme un seul arbre, si elle était au-dessous, les tiges étaient mesurées séparément.

Nota 3 : La distinction entre arbres vivants et arbres morts a été faite en distinguant les i) arbres vivants, ii) arbres dépérissant/moribonds (feuillage quasi-absent/jaunissant) et iii) arbres morts.

Nota 4 : Les stades de décomposition renvoient à la typologie proposée dans le protocole PSDRF (2005) et ont été mesurés par la prise en compte de deux critères : le recouvrement de l'écorce (1. Ecorce présente sur tout le billon ; 2. Ecorce présente sur plus de 50 % de la surface ; 3. Ecorce présente sur moins de 50 % de la surface ; 4. Ecorce absente du billon) et la pourriture du bois, i.e. résistance à la pénétration d'un couteau (1. Dur ou non altéré ; 2. Pourriture $< 1/4$ du diamètre ; 3. Pourriture comprise entre $1/4$ et $1/2$ du diamètre ; 4. Pourriture comprise entre $1/2$ et $3/4$ du diamètre ; 5. Pourriture supérieure à $3/4$).

Nota 5 : Pour les arbres au sol, dépendamment de la longueur de la pièce, de la présence de fourches ou de stades de décomposition très différents, le calcul du volume a parfois été fait en découpant l'arbre en billons homogènes de longueurs variables (en prenant soin d'affecter un numéro d'arbre identique entre les différents billons) ;

Nota 6 : La régénération ligneuse, i.e. les arbres debout d'un diamètre à hauteur de poitrine inférieur à 7,5 cm et d'une hauteur supérieure à 1,3 m, ainsi que les petits bois morts, d'un diamètre à hauteur de poitrine inférieur à 7,5 cm à la plus large extrémité et d'une longueur supérieure à 1 m, n'ont pas été pris en compte dans le cadre des relevés dendrométriques.

1.6.2.4. Répartition des sites entre peuplements « peu matures » et « très matures ».

Cette dernière étape a consisté à valider l'approche *a priori* par prospection de terrain (1.5.3) en exploitant directement les données issues des mesures dendrométriques réalisées sur les placettes (0). Quatre variables caractérisant fortement la maturité des peuplements ont été isolées : le nombre de très gros arbres (diamètre à hauteur de poitrine supérieur à 62,5 cm), le nombre de gros chicots (diamètre à hauteur de poitrine supérieur à 30 cm), le volume des gros arbres au sol (diamètre à la plus large extrémité supérieur à 30 cm) et la diversité des dendro-microhabitats. Une analyse en composante principale (ACP) a ensuite été réalisée pour visualiser la répartition des sites en relation avec ces quatre variables dendrométriques et une classification ascendante hiérarchique (CAH, distance de Ward) a été réalisée sur les trois premiers axes de l'ACP (inertie projetée cumulée = 88,3 %), afin de séparer les sites en deux groupes, caractérisant d'une part les peuplements peu matures et les peuplements très matures (Figure 27).

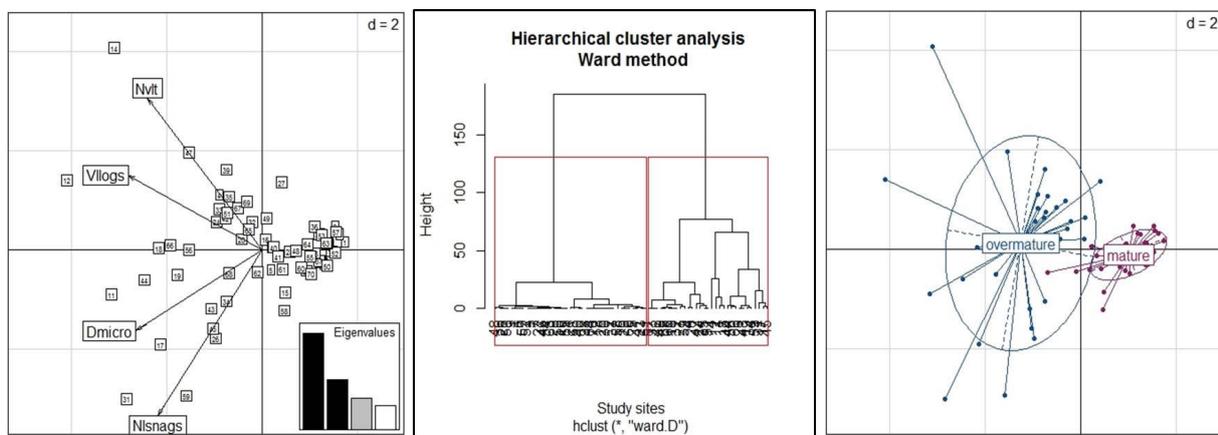


Figure 27. Répartition des sites d'étude le long des axes 1 & 2 de l'ACP et classification des sites entre peuplements peu matures et peuplements très matures sur la base des résultats de la CAH.

Finalement, la validité de cette classification, entre peuplements peu matures et peuplements très matures, a été testée sur un lot de variables descriptives du peuplement forestier en place, via une analyse de variance à un facteur (Tableau 12). Aussi, ces variables seront par la suite utilisées dans les analyses du chapitre 3 pour mieux comprendre la réponse des différents groupes taxinomiques à la maturité des peuplements, i.e. en allant au-delà de l'effet du facteur.

Tableau 12. Effet de la maturité des peuplements sur une sélection de variables environnementales descriptives des peuplements forestiers en place (Moy = moyenne à l'hectare ; SD = écart-type à l'hectare ; P = valeur de P).

Variables	Peu mature	Très mature	P
	Moy. (±SD)	Moy. (±SD)	
Ouverture du peuplement	7.80 (±3.56)	11.30 (±4.74)	0.012
Surface terrière	46.9 (±13.8)	58.7 (±15.0)	0.000
Nombre de très gros arbres vivants ($\varnothing > 62.5$ cm)	6.02 (±7.12)	46.8 (±25.8)	0.000
Nombre de classes de diamètre (5 cm)	20.15 (±2.35)	23.00 (±3.03)	0.002
Nombre de gros arbres morts sur pied ($\varnothing > 30$ cm)	3.87 (±6.66)	23.15 (±25.81)	0.000
Volume de gros bois mort au sol ($\varnothing > 30$ cm) en m ³	3.99 (±7.06)	21.20 (±23.90)	0.000
Diversité des types de bois morts	7.30 (±4.46)	16.05 (±8.23)	0.000
Nombre d'arbres porteurs de dendro-microhabitats	38.50 (±39.97)	54.98 (±53.51)	0.026
Diversité des dendro-microhabitats	1.25 (±1.02)	3.55 (±1.90)	0.000

1.6.3. Dispositif final

Le dispositif final se compose de 70 sites d'étude en hêtraies-sapinières montagnardes, mésophiles et neutrophile, répartis entre les trois massifs et conservant une distance minimale de 1,2 km entre les deux sites les plus proches (Figure 28). Ces sites se répartissent entre les deux facteurs étudiés de la manière suivante :

- 22 sites en forêts anciennes, dans des peuplements peu matures ;
- 15 sites en forêts anciennes, dans des peuplements très matures ;
- 15 sites en forêts récentes, dans des peuplements peu matures ;
- 18 sites en forêts récentes, dans des peuplements très matures.

Figure 28. Répartition des sites d'étude en fonction des facteurs ancienneté et maturité dans les trois massifs étudiés.

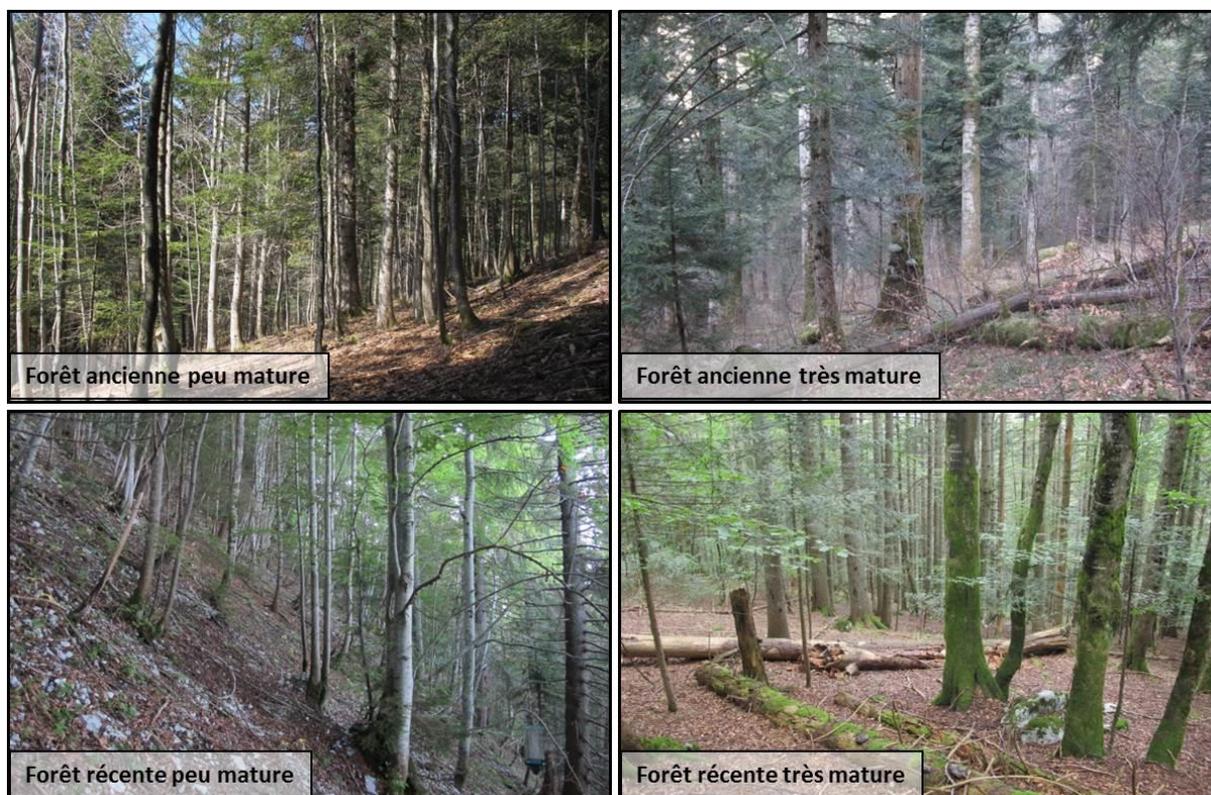
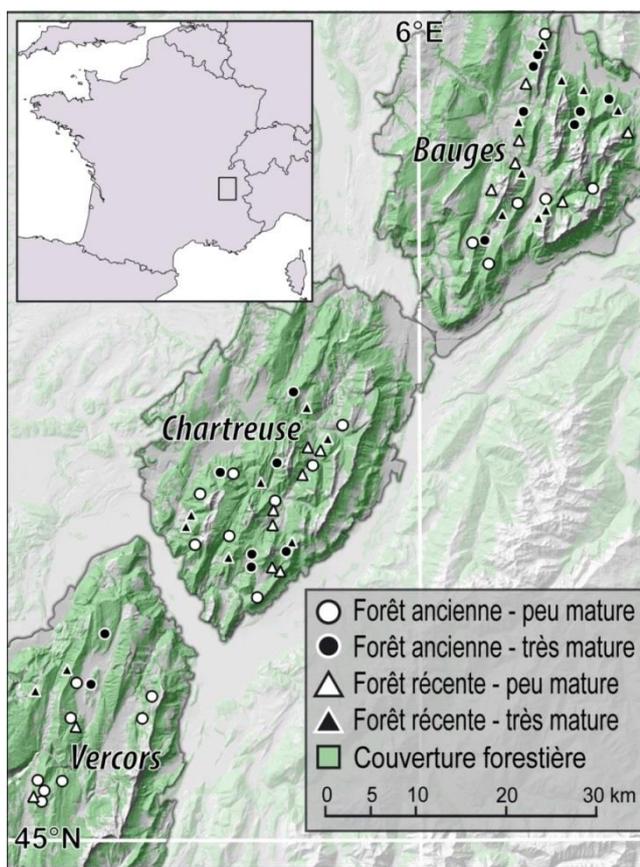


Figure 29. Illustration sur le terrain des quatre types de peuplements étudiés.

Tableau 13. Répartition des sites d'étude en fonction des facteurs ancienneté et maturité entre les trois massifs.

Parc Naturel Régional	Vercors		Chartreuse		Bauges	
	Peu mature	Très mature	Peu mature	Très mature	Peu mature	Très mature
Forêt ancienne	8	2	8	6	6	7
Forêt récente	2	2	7	7	6	9

Aussi, afin d'éviter autant que faire se peut en effet « massif », une attention particulière a été portée pour répartir les types de peuplements de manière homogène entre les trois parcs naturels régionaux étudiés (Tableau 13). L'analyse des principales variables environnementales montre un effet « massif » limité à quelques variables du peuplement et du paysage (Tableau 14). Pour les variables environnementales générales, la singularité du Vercors ressort bien, avec des sites positionnés en moyenne plus haut en altitude et sur des secteurs moins pentus. Cela est à mettre en lien avec le relief du Vercors, haut plateaux perchés et faible dénivellation entre les sommets et les fonds de vallées.

Tableau 14. Effet du massif sur les principales variables environnementales descriptives des sites, sols, peuplements et paysages (Moy = moyenne à l'hectare ; SD = écart-type à l'hectare ; P = valeur de P).

	Variables	Bauges	Chartreuse	Vercors	p
		Mean (±SD)	Mean (±SD)	Mean (±SD)	
Site	Latitude en degrés décimaux	45.69 (±0.07)	45.34 (±0.05)	45.11 (±0.05)	0.000
	Longitude en degrés décimaux	6.17 (±0.06)	5.78 (±0.06)	5.51 (±0.05)	0.000
	Altitude en mètres	1096 (±138)	1112 (±135)	1230 (±118)	0.008
	Pente en pourcentage	28.38 (±6.89)	25.09 (±5.22)	17.24 (±6.45)	0.000
	Exposition en degrés	242 (±112)	246 (±94)	186 (±114)	0.192
Sol	Formes d'humus (H-index)	2.5 (±1.77)	3.11 (±1.47)	2.71 (±0.83)	0.322
	pH-H2O	6.6 (±0.79)	6.28 (±1.09)	5.99 (±0.92)	0.134
	Carbone total (g/kg)	79.05 (±29.39)	84.74 (±41.2)	81.22 (±35.23)	0.836
	Azote total (g/kg)	4.43 (±1.5)	4.97 (±2.64)	4.57 (±1.8)	0.606
	Phosphore total (g/kg)	0.02 (±0.01)	0.02 (±0.01)	0.02 (±0.01)	0.184
	Ratio carbone / azote	17.95 (±2.82)	17.18 (±2.39)	17.71 (±2.03)	0.516
Peuplement	Ouverture de la canopée (%)	10.08 (±5.31)	9.18 (±4.01)	13.35 (±6.7)	0.050
	Nombre de classes de diamètres	12.68 (±2.26)	12.18 (±1.49)	11.64 (±1.95)	0.251
	Proportion de conifères (%)	76.1 (±15.58)	76.56 (±16.06)	72.91 (±16.99)	0.772
	Surface terrière en m ²	6.88 (±2.05)	6.53 (±1.65)	6.15 (±2.29)	0.514
	Surface terrière du hêtre en m ²	1.29 (±0.9)	1.31 (±0.84)	1.8 (±1.46)	0.257
	Surface terrière de l'épicéa en m ²	3.55 (±2.44)	3.06 (±1.59)	1.82 (±1.5)	0.032
	Surface terrière du sapin en m ²	1.18 (±1.07)	1.51 (±1.72)	1.93 (±1.09)	0.246
	Surface terrière bois mort debout en m ²	0.48 (±0.64)	0.33 (±0.36)	0.41 (±0.74)	0.611
	Volume bois mort au sol en m ³	3.22 (±3.42)	3.03 (±3.35)	2.47 (±2.46)	0.776
	Diversité des types de bois morts	12.32 (±9.2)	10.64 (±5.96)	9.21 (±6.85)	0.435
	Diversité des dendromicrohabitats	2.93 (±1.7)	2.71 (±2.05)	1.5 (±1.02)	0.043
Paysage	Diversité des occupations du sol	3.18 (±1.16)	2.5 (±0.84)	2.43 (±0.94)	0.019
	Distance à la lisière actuelle en mètres	193 (±117)	188 (±107)	163 (±99)	0.706
	Distance à la lisière de 1850 en mètres	424 (±273)	478 (±488)	514 (±338)	0.755
	Proportion de forêt (%)	90.11 (±11.99)	87.79 (±13.64)	93.23 (±9.53)	0.399
	Proportion de Hêtraies-sapinières (%)	73.37 (±18.42)	82.01 (±14.28)	65.93 (±17.28)	0.013
	Proportion de forêts anciennes (%)	66.74 (±32)	67.04 (±30.58)	73.95 (±19.97)	0.725
	Proportion de forêts récentes (%)	31.19 (±31.69)	30.88 (±29.96)	25.5 (±19.22)	0.815
	Périmètre/surface ratio	0.01 (±0)	0.01 (±0.01)	0.01 (±0)	0.110

CHAPITRE 3 :

Effet relatif de l'ancienneté des forêts et

de la maturité des peuplements

sur la biodiversité

Préambule

L'ancienneté et la maturité constituent deux qualités de l'écosystème forestier ayant *a priori* des effets contrastés sur la biodiversité. Bien que les effets de la maturité aient déjà été largement étudiés pour des groupes comme les coléoptères saproxyliques, la flore vasculaire ou les lichens épiphytes, l'approche retenue dans le cadre de cette thèse n'a pas pour objectif premier de documenter un contexte nouveau et/ou de confirmer des patrons déjà établis. En ce sens, la maturité a été avant tout approchée comme un facteur structurant permettant une comparaison scientifiquement rigoureuse entre forêts anciennes et récentes. Le croisement de la maturité et de l'ancienneté a ainsi été pensé en amont, tout comme le choix des massifs et du type de peuplement, afin de contrôler des variables bien connues pour influencer fortement les assemblages, e.g. bois mort pour les coléoptères saproxyliques, ouverture du peuplement pour la flore vasculaire. Aussi, au-delà de cet aspect méthodologique, la maturité a également été considérée sous l'angle de l'impact actuel des activités humaines sur la biodiversité cela, en opposition avec les impacts passés des activités humaines, i.e. liés eux à l'ancienneté. Cette distinction entre le passé et le présent devant permettre de mieux appréhender les processus sous-jacents et *in fine* de relativiser l'influence de l'homme sur son environnement à différents pas de temps.

Pour ce qui est de l'effet de l'ancienneté *stricto sensu*, bien que la question ait déjà été grandement étudiée, la plupart des études se sont focalisées sur la réponse de la flore vasculaire et plus spécifiquement des différences d'assemblages entre espèces de forêts anciennes et récentes. Par ailleurs, la plupart de ces études ont documenté un contexte écologique relativement homogène : les forêts tempérées de plaine. Dans une méta-analyse récente (De Frenne et al., 2011), faisant la synthèse des travaux européens sur la question, il est flagrant de constater que quasiment l'ensemble des publications relatives à l'effet de l'ancienneté sur la flore est concentré au nord-ouest de l'Europe (Figure 30). Le pourtour méditerranéen, l'Europe centrale et les zones de montagnes ne sont ainsi quasiment pas représentés. Aussi, à cette similarité écologique dans les types forestiers étudiés, il convient d'ajouter une similarité dans les patrons spatiaux de répartition des forêts, i.e. un contexte paysager plutôt fragmenté avec des taux de boisement faibles à modérés (< à 50 %), et une similarité des contextes historiques, i.e. une dominance des forêts récentes sur les forêts anciennes. Il existe donc un intérêt scientifique certain et évident à tester la pertinence du concept d'ancienneté d'une part, sur d'autres groupes taxinomiques, notamment la faune, d'autre part, d'investiguer d'autres contextes écologiques comme celui des forêts de montagne.



Figure 3. Répartition des principales études portant sur l'effet de l'ancienneté sur la flore vasculaire en Europe (De Frenne et al, 2011).

Les articles présentés dans cette thèse visent donc à combler ces lacunes en documentant un contexte écologique nouveau, les forêts de montagne, et en investiguant la réponse de groupes taxinomiques encore peu étudiés sous l'angle de l'écologie historique : coléoptères saproxyliques, lichens épiphytes et collemboles (en plus de la flore vasculaire). Dans ce cadre et comparativement aux contextes écologiques précédemment étudiés, la zone d'étude retenue, i.e. les Préalpes du Nord, abrite de grands ensembles forestiers, peu fragmentés, présentant une forte proportion de forêts anciennes. Plus généralement, il convient d'ajouter que les forêts de montagne ont encore été relativement peu étudiées pour ce qui est des questions de biodiversité, avec par exemple très peu de références disponibles pour ce qui est de l'effet de l'ancienneté mais aussi de la maturité sur les coléoptères saproxyliques ou la pédofaune.

Concernant les choix opérés pour subdiviser ce travail en articles ne concernant soit qu'un seul groupe taxinomique, soit plusieurs groupes, là aussi cela répond à un impératif de cohérence vis-à-vis des connaissances préexistantes. Ainsi, l'effet de l'ancienneté sur la flore vasculaire ayant déjà été très largement traité, ce groupe taxinomique a été avant tout utilisé comme un marqueur biologique fort devant permettre de confirmer l'effet d'héritage habituellement reporté. Il n'a donc pas été jugé opportun de répéter des plans d'analyse déjà bien documentés, comme par exemple pour ce qui est de l'analyse de la réponse des traits des espèces, mais plutôt d'intégrer la réponse de la flore dans un ensemble plus global, comme pour ce qui est de la convergence dans la réponse des communautés aériennes et souterraines à l'ancienneté et à la maturité (**Article 1**). En revanche, un focus fort a été fait sur les coléoptères saproxyliques (**Article 2 & Article 3**), d'une part pour répondre à des connaissances lacunaires importantes concernant la réponse de ce groupe à l'ancienneté et d'autre part, pour valoriser au mieux les données issues d'un dispositif dédié conséquent. Ainsi sur la base de publications récentes faisant état d'un effet avéré de l'ancienneté sur les coléoptères saproxyliques (Buse, 2012; Irmiler et al., 2010), via une limite de dispersion, un dispositif visant à échantillonner distinctement les coléoptères supposés peu dispersifs des coléoptères très dispersifs a été mis en place et la réponse de ces deux groupes a été étudiée (**Article 2**). Aussi, comme cela a déjà été largement démontré pour la flore, une approche mobilisant des données sur les traits de vie et les traits de niche des espèces a été mise en œuvre sur les coléoptères saproxyliques (**Article 3**). Enfin, l'intérêt de l'approche multi-taxinomique, et plus spécifiquement de la convergence dans la réponse individuelle des espèces à l'ancienneté et à la maturité, a été vérifié (**Article 4**).

Objectif de la première partie :

En forêts de montagne, l'ancienneté induit-elle une limite de dispersion et la maturité une limite d'habitat ?

Les règles d'assemblages des communautés stipulent qu'avant de s'établir dans un habitat donné, une espèce doit être en mesure de disperser pour coloniser avec succès cet habitat (HilleRisLambers et al., 2012; Keddy, 1992; Kraft et al., 2014; Zobel, 1997). De la qualité de cet habitat dépendra ensuite le succès dans l'établissement des espèces, i.e. leur capacité à y croître et à s'y reproduire (filtre environnemental *stricto sensu*, Kraft et al., 2014). Les forêts récentes peuvent être vues comme des habitats forestiers nouveaux, à l'origine vides de toutes espèces forestières et dont la colonisation dépend d'une part des capacités de dispersion des espèces potentielles, d'autre part de la qualité de l'habitat fourni comparativement à l'écosystème de référence, i.e. aux forêts anciennes. Évaluer l'effet relatif de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité impose donc de contrôler au mieux les facteurs confondants. Cela est particulièrement vrai pour les facteurs pouvant influencer les limites de dispersion, comme avec la fragmentation et plus spécifiquement l'isolement spatial des forêts récentes, et les limites d'habitat, comme avec les variations de composition ou de structure dans les peuplements et/ou des conditions abiotiques et édaphiques entre les forêts anciennes et récentes.

Vis-à-vis de l'ancienneté, l'effet sous-jacent de la fragmentation a été assez peu pris en compte. En ce sens, de nombreuses études ont comparé des forêts anciennes avec des forêts récentes non-adjacentes, i.e. déconnectées et isolées au sein d'une matrice non forestière (Brin et al., 2016; Buse, 2012; Graae et al., 2003; Irmler et al., 2010; Kolb et Diekmann, 2004; Mölder et al., 2015; Naaf et Kolk, 2015; Sciama et al., 2009; Verheyen et al., 2003a). Il a pourtant été clairement démontré que la fragmentation, spécifiquement l'isolement spatial des forêts récentes par rapport aux forêts anciennes, exacerbeait la limite de dispersion en contraignant davantage la capacité de colonisation des espèces de forêts anciennes vers les forêts récentes (Dzwonko, 1993; Graae, 2000; Honnay et al., 2002b, 2005; Jamoneau et al., 2012). De même, il est admis que la composition et la structure des peuplements influencent directement et indirectement (i.e. via des modifications dans les ressources disponibles) la biodiversité, notamment la flore herbacée (Barbier et al., 2008). Pourtant, la plupart des études qui comparent des forêts anciennes à des forêts récentes ne reportent pas les variations dans les attributs constitutifs des peuplements (Assmann, 1999; Baeten et al., 2010; Graae, 2000; Graae et al., 2003; Jamoneau et al., 2012; Kolb et Diekmann, 2004; Matuszkiewicz et al., 2013; Sciama et al., 2009; Wulf, 2004). Quelques études reportent même clairement des différences de composition (Kelemen et al., 2014; Mölder et al., 2015) et/ou de structure (Brin et al., 2016; Fritz et al., 2008a; Irmler et al., 2010), entre forêts anciennes et récentes. Il a pourtant été montré que le choix de l'essence forestière influençait la capacité d'établissement des espèces de plantes de forêts anciennes (Thomaes et al., 2014), que des modifications dans la structure et la composition des peuplements pouvaient entraîner un changement dans les assemblages de plantes en forêts anciennes (Verheyen et al., 2012), et que les perturbations locales pouvaient entraîner une diminution de l'abondance de certaines espèces de plantes de forêts anciennes (Naaf et Wulf 2011).

Utilisant un dispositif dédié dans lequel les forêts récentes sont systématiquement adjacentes aux forêts anciennes et où les conditions écologiques entre forêts anciennes et récentes

ont été contrôlées *a priori* (maturité, conditions abiotiques) et *a posteriori* (sol), l'hypothèse d'une limite de dispersion induite par l'ancienneté et d'une limite d'habitat induite par la maturité a été testée. Plus spécifiquement, la réponse de deux groupes biologiques a été étudiée : un groupe constitué d'espèces *a priori* peu dispersives (flore, collemboles et coléoptères saproxyliques aptères) et un groupe constitué d'espèces *a priori* très dispersives (coléoptères saproxyliques macroptères). L'**article 1** vise à documenter l'existence d'une limite de dispersion, dans le contexte des forêts de montagne, pour un groupe taxinomique bien connu pour être un marqueur de l'ancienneté, la flore vasculaire, ainsi que pour un groupe taxinomique susceptible de répondre à l'ancienneté car fortement dépendant du compartiment sol et possédant *a priori* des capacités de dispersion limitées, les collemboles. La qualité de l'habitat pour ces deux groupes étant *a priori* davantage structurée par les conditions abiotiques – lumière, pH, eau et éléments nutritifs disponibles – l'hypothèse d'un effet indirect de la maturité sur ces deux groupes, à travers l'ouverture du peuplement et la qualité des litières, y est testée. Aussi, la variabilité des propriétés physico-chimiques du sol, entre forêts anciennes et récentes mais également entre peuplements peu et très matures, pouvant fortement modifier la qualité de l'habitat pour ces deux groupes, l'hypothèse d'un effet direct du sol sur les patrons de biodiversité y est testée. Finalement, une fois ces différentes limites d'habitat prises en compte, l'effet direct d'une limite de dispersion induite par l'ancienneté est testé. L'**article 2** vise quant à lui à étudier la réponse intra-groupe d'une limite de dispersion, pour un groupe taxinomique *a priori* fortement limité par l'habitat (i.e. bois mort), en distinguant entre les espèces de coléoptères saproxyliques aptères (et brachyptères) et les espèces de coléoptères saproxyliques macroptères. L'importance de contrôler la maturité entre forêts anciennes et récentes prend ici tout son sens compte tenu de la dépendance évidente de ce groupe vis-à-vis du compartiment bois mort. L'hypothèse d'une limite d'habitat forte entre peuplements peu et très matures pour les coléoptères saproxyliques peu et très dispersifs et d'une limite de dispersion entre forêts anciennes et récentes pour les coléoptères saproxyliques peu dispersifs y est testée.

Article 1 :

Soil conditions and stand maturity

may mediate the legacy effect of past land-use changes

on above-belowground alpha- and beta-diversity

Philippe Janssen, Stéphane Bec, Marc Fuhr, Pierre Taberlet, Jean-Jacques Brun
and Christophe Bouget
(*In preparation*)

1.1. Résumé

Dans les écosystèmes forestiers, l'utilisation de l'écologie historique permet de fournir un cadre de travail pertinent pour expliquer les changements dans les assemblages de plantes. Cependant, très peu d'études ont pris en compte l'influence des modifications environnementales induites par les activités humaines présentes dans l'analyse de l'effet de l'ancienneté sur la structure des communautés. En coupant et évacuant les arbres, les forestiers changent fortement les conditions écologiques dans les peuplements avec des conséquences sur la biodiversité. Dissocier l'effet des activités humaines passées et actuelles sur la biodiversité est pourtant crucial pour une gestion et une conservation adéquate des écosystèmes. Nous avons exploré la réponse de la diversité alpha et beta des plantes et collemboles à l'ancienneté (forêts anciennes vs récentes) en forêts de montagne, en contrôlant pour la différence de maturité (peuplements peu matures vs peuplements très matures). Dans des paysages dominés par des forêts anciennes non fragmentées, nous avons mis en place un dispositif de 70 sites où nous avons inventorié les plantes et estimé les collemboles en utilisant une approche basée sur l'ADN environnemental. Ni la richesse en plantes, ni celle des collemboles n'étaient influencées par l'ancienneté ou la maturité. En revanche, les caractéristiques des sites, en particulier les propriétés du sol et l'ouverture de la canopée, étaient d'une importance majeure dans la structuration de la diversité alpha aérienne et souterraine. Pour la diversité beta, bien que les assemblages de plantes différaient entre les forêts anciennes et récentes, cet effet était modulé par la maturité. Ainsi, avec l'augmentation de la disponibilité des attributs de maturité dans les peuplements, une convergence dans les assemblages de plantes et de collemboles a été mise en évidence. De plus, les facteurs liés au sol et au peuplement étaient, de manière évidente, plus importants que ceux du paysage dans la structuration de la diversité beta aérienne et souterraine. Dans l'ensemble, nos résultats démontrent que les patrons de biodiversité sont plus fortement influencés par les modifications environnementales induites par les activités humaines présentes que passées. Dans le nord des Alpes, où nos sites d'étude étaient localisés, le crédit de colonisation pour la plupart des espèces était résorbé et le déficit de biodiversité transitoire habituellement associé à l'ancienneté a évolué vers l'équilibre. Ces résultats pointent l'importance de mieux contrôler les facteurs environnementaux locaux dans les études analysant la réponse de la biodiversité à l'ancienneté ; nous appelons à davantage de recherches sur les effets de l'ancienneté dans les forêts de montagne non fragmentées.

1.2. **Abstract**

In forest ecosystems, historical ecology has been shown to provide a convenient framework to explain shifts in plant assemblages. However, very few studies have controlled for present human-induced environmental conditions when analyzing the effect of forest continuity on community structures. By cutting and removing trees, foresters substantially change stand ecological conditions, with consequences on biodiversity patterns. Disentangling the effect of past and present human activities on biodiversity is thus crucial for ecosystem management and conservation. We explored the response of plant and springtail alpha- and beta-diversity to forest continuity (ancient vs recent) in montane forests, while controlling for stand maturity (mature vs overmature). We established 70 sites in landscapes dominated by unfragmented ancient forests where we surveyed plants and assessed springtails by analyzing environmental DNA. Neither plant nor springtail richness was influenced by forest continuity or by stand maturity. Instead, site-specific characteristics, especially soil properties and canopy openness, were of major importance in shaping above- and below-ground alpha-diversity. For beta-diversity, though plant assemblages differed between ancient and recent forests, this effect was mediated by stand maturity. Thus, both plants and springtails showed a convergence in assemblage patterns with the increasing availability of overmature stand attributes. Moreover, soil and stand-scale drivers were evidently more important than landscape-scale drivers in shaping above- and below-ground beta-diversity. Overall, our results demonstrate that biodiversity patterns are more strongly influenced by present than by past human-induced environmental changes. In the Northern Alps where our study sites were located, the colonization credit of most species has been paid off and the transient biodiversity deficit usually related to forest continuity has moved toward equilibrium. These findings emphasize the necessity to better control for local-scale drivers when analyzing the response of biodiversity to forest continuity; we call for more research into the effects of forest continuity in unfragmented mountain forests.

1.3. Introduction

Including historical ecology in biodiversity studies to account for the influence of past human activities on today's environment has gained momentum over the last 20 years (Vellend et al. 2013). Given that most of the world's terrestrial ecosystems have been more or less impacted by human actions (Newbold et al. 2015), this approach provides a framework to better understand present biodiversity patterns. Moreover, historical ecology may help to predict the future ecological impacts of on-going human practices on ecosystem services and functions (Vellend et al. 2013). In a context of continuing global biodiversity loss (Butchart et al. 2010), understanding the influence of past and present human actions on ecosystems is of primary importance for conservation.

Forest ecosystems represent one third of Europe's total land area (Forest Europe 2015) and host a large part of the continental terrestrial biodiversity. However, European forest cover has fluctuated widely over the last centuries. After a long period of deforestation, forest cover has consistently increased since the mid-nineteenth century (Hermy and Verheyen 2007) and has nearly doubled in France (Mather et al. 1999). This reforestation has mainly occurred on abandoned agricultural land, either through spontaneous recolonization or deliberate replanting over the last 200 years. It makes it possible to distinguish between ancient forests, which have existed continuously for centuries, and relatively recent forests. Indeed, this massive land-use change has led researchers to develop the concept of "forest continuity", also referred as "forest ancientness" or "ancient woodland" (Flinn and Vellend 2005, Goldberg et al. 2007, Hermy and Verheyen 2007).

Forest continuity has been shown to play a fundamental role in driving herbaceous plant assemblages in temperate forests (Flinn and Vellend 2005, Hermy and Verheyen 2007). Two processes have been highlighted: dispersal limitations due to poor ability of ancient-forest plant species to colonize recent forests (e.g. Verheyen et al. 2003, Naaf and Kolk 2015) and recruitment limitations due to modifications in soil properties and competitive interactions (e.g. Honnay et al. 2002a, Baeten et al. 2009). Given the influence of forest continuity on primary producers it is therefore reasonable to assume that continuity has an indirect effect on primary consumers and decomposers, especially for the less motile taxa. For example, it has been shown that changes in plant communities between ancient and recent forests act indirectly on true bugs (Gossner et al. 2008). Moreover, due to modifications in soil properties related to past land-use, forest continuity can be expected to have direct effects on below-ground soil fauna. However, very few studies to date have investigated these relationships (e.g. Assmann 1999, Buse 2012, Janssen et al. 2016).

Beyond past land-use effects, present human activities also impact forest biodiversity. Through management practices, foresters substantially change stand ecological conditions, and this has consequences on biodiversity (Paillet et al. 2009). Indeed, regardless of forest continuity, many forest taxa are influenced by stand maturity attributes, e.g. dead-wood volume. This suggests that there is an additive effect of stand maturity over forest continuity which, if not accounted for, may mask or reinforce the expected ecological processes studied. However, very few studies have controlled for stand maturity when comparing ancient and recent forests (but see, Kolb and Diekmann 2004, Kelemen et al. 2014), making it difficult to distinguish the effect of stand maturity from the effect of forest continuity *per se* (Nordén et al. 2014). To properly disentangle the effect of past and present human activities and to subsequently improve conservation strategies, this information is fundamental.

We aimed to study the effect of forest continuity on vascular plants and springtails in mixed montane forests, while controlling for stand maturity. Although obvious ecological links exist between above-ground and below-ground biota (Wardle et al. 2004), to the best of our knowledge, no study has yet investigated the legacy effects induced by forest continuity on below-ground soil fauna. Soil fauna include a huge number of diverse species, many largely unstudied, which play an essential role in ecosystem functioning (Decaëns et al. 2006). Moreover, due to their small body size and the difficulties they have moving within the soil, most soil taxa are likely to have poor dispersal abilities. Among the diverse soil fauna organisms, springtails are known to respond to modifications in soil conditions and vegetation cover (Ponge et al. 2003, Korboulewsky et al. 2016), two ecosystem alterations that may result from past and present human-induced environmental changes. Thus, a combined above- and below-ground approach should enhance our understanding of the human impacts on biodiversity, and result in a better orientation of conservation strategies (Wardle et al. 2004).

Specifically, we tested whether alpha- and beta-diversity of herbaceous plants and springtails responded to forest continuity and stand maturity. As it is likely that shifts in alpha- and beta-diversity result from a complex of different drivers acting at different spatial scales (Siefert et al. 2012), we also tested the relative influence of a set of soil, stand- and landscape-scale variables on plants and springtails. Landscape variables were used to consider possible drivers underlying the effect of forest continuity, e.g. related to differences in the amount of habitats in the surrounding landscapes between ancient and recent forest sites. Stand and soil variables were used to account for important local characteristics that may structure plant and springtail communities, beyond the influence of stand maturity and forest continuity. Moreover, soil variables helped us control for possible remaining effects of past land-uses (e.g. Dupouey et al. 2002, Dambrine et al. 2007). Based on this scheme, we addressed the following two questions: (i) Are past human-induced environmental changes or are present human-induced environmental conditions more important in shaping herbaceous plant and springtail alpha- and beta-diversity? (ii) Among soil, stand and landscape, which driver has the greatest influence on herbaceous plant and springtail alpha- and beta-diversity?

1.4. Materials and methods

1.4.1. Study area and experimental design

The study was carried out in the French pre-Alps in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges (Figure 1), all of which are characterized by a limestone substratum and a temperate climate. The landscapes are mostly forested (63 %) and reforestation has mainly occurred above and below the persistent forest belt, as it has elsewhere in European mountain areas (Kozak 2003, Gellrich et al. 2007). Moreover, due to physical constraints and lack of logging roads, forest management in the region has been quite extensive (Paillet et al. 2015). Therefore, compared to recent lowland forests, the recent montane forests in the Northern Alps are mostly adjacent to ancient forests and have the potential to develop towards stand structures similar to those found in ancient forests.

We sampled 70 sites located in montane beech-fir forests at an altitude of 800 – 1500 m. The dominant tree species are European beech *Fagus sylvatica*, silver fir *Abies alba* and Norway spruce *Picea abies*. Our stratified sampling design crossed forest continuity (ancient forests = 37; recent forests = 33) and stand maturity (mature stands = 33; overmature stands = 37). To improve the

independence among observations and avoid edge effects, all the sampling sites were established > 1 km away from any other sites, were located in ancient or recent forests > 5 ha in area, and were > 50 m from the nearest stand edge.

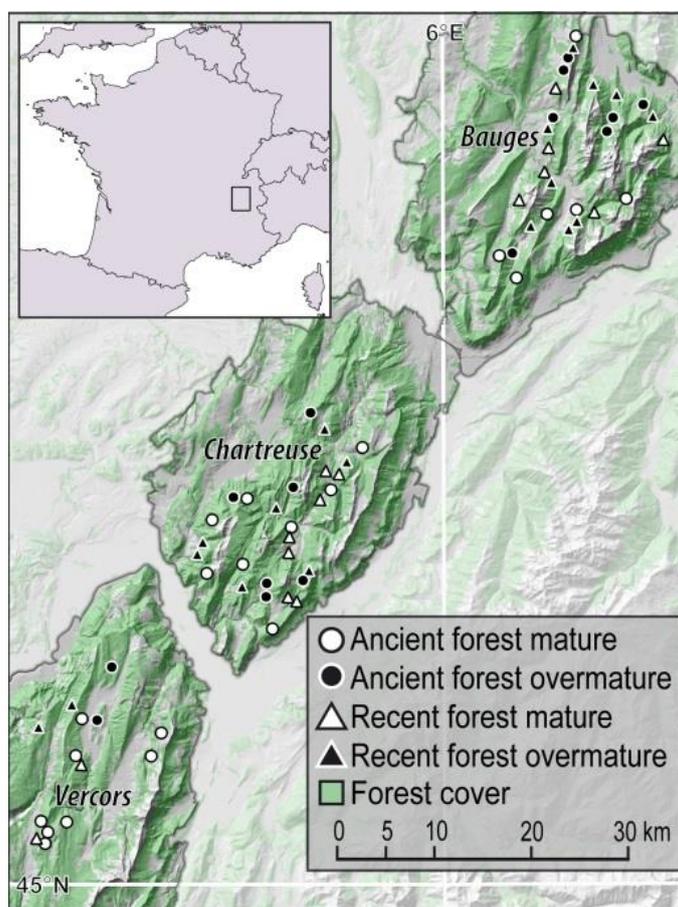


Figure 1. Study area and distribution of sampling sites among ancient and recent forests and mature and overmature stands in the French pre-Alps.

1.4.2. Forest continuity, stand maturity and soil characterization

Forest continuity was characterized by crossing digitized and geo-referenced 1:40 000 État-Major maps of France, charted in the middle of the 19th century, combined with up-to-date 1:10 000 vegetation maps in a Geographic Information System managed with QGIS (QGIS Development Team 2015). Forest cover overlapping in both maps was considered to indicate ancient forests, while current forest cover overlapping with crops or meadows in the État-Major maps was considered to indicate recent forests. Moreover, to confirm the continuity of the forest cover between the two dates, we used aerial photos taken in the 1950s, at and around each site.

Stand maturity was characterized on a 20-m-radius plot and a 10-m-radius subplot in which all standing trees and lying trunks were recorded (for further details, see Janssen et al. 2016). Canopy openness was estimated with a spherical densiometer from four points in the cardinal directions, 10 m away from the plot center. To distinguish between mature and overmature stands, we used hierarchical cluster analysis (Ward method) based on the three first axes of a principal component analysis (PCA) with a cumulative projected inertia of 88.30 % (ade4 package). PCA was conducted

considering four environmental variables closely related to stand maturity: volume of large coarse woody debris ($\varnothing > 30$ cm), number of large snags ($\varnothing > 30$ cm), number of very large living trees ($\varnothing > 62.5$ cm) and tree microhabitat diversity.

To characterize soil properties, we dug a soil pit > 50 cm in depth in the plot center. In each soil pit, soil texture, structure and color were described by horizons, including humus forms, and two soil samples were collected: at 0-10 cm (topsoil) and at 30-40 cm (subsoil). Each soil sample was analysed for pH (H₂O), total C, total N and available P content (Olsen). Subsoil samples were also analysed for clay, silt and sand proportions. Soil analyses were performed by the INRA Soil Analysis Laboratory following standard procedures.

1.4.3. Environmental variables

To model the response of plants and springtails to forest continuity and stand maturity, we used soil, stand and landscape variables in addition to these two factors. Among a larger set of potential variables (Appendix 2 & 3), we selected nine uncorrelated and *a priori* biologically important variables (Table 1 & Appendix 4). Landscape variables – i.e. the diversity of soil occupancy (Alpha_Occ), the distance to nearest forest edge (Dist_Foret) and the forest proportion (Prop_Foret) in surrounding landscapes – were measured within a 500-m radius around each sampling site. Stand variables – i.e. mean canopy openness (Canop), the proportion of conifers (Tree_Compo) and the number of diameter classes (5-cm) for standing trees (Tree_Struc) – were extrapolated from stand measurements within each 20-m-radius plot. Soil variables – i.e. the humus index (Ponge and Chevalier 2006) (H_index), the pH (pH) and the total carbon/total nitrogen ratio (CN_ratio) – were derived from humus form description and topsoil sample analysis.

Table 1. Variations in soil, stand and landscape variables in relation to forest continuity and stand maturity factors in the French pre-Alps (*p*-value based on two-way ANOVAs, type III SS).

Variables	Description	Ancient Mean (\pm SD)	Recent Mean (\pm SD)	p- value	Mature Mean (\pm SD)	Overmature Mean (\pm SD)	p- value
Soil variables							
Hindex	Humus index (based on humus form)	2.68 (\pm 1.36)	2.91 (\pm 1.68)	0.7146	3.19 (\pm 1.39)	2.33 (\pm 1.53)	0.0006
pH	pH-H ₂ O (topsoil)	6.31 (\pm 1.03)	6.40 (\pm 0.88)	0.8580	6.45 (\pm 1.08)	6.24 (\pm 0.81)	0.3799
CNratio	Total carbon / total nitrogen ratio (topsoil)	17.49 (\pm 2.34)	17.71 (\pm 2.70)	0.0453	18.12 (\pm 2.46)	17.00 (\pm 2.45)	0.9617
Stand variables							
Canop	Mean canopy openness (%)	10.47 (\pm 5.24)	10.27 (\pm 5.46)	0.7436	8.65 (\pm 3.82)	12.31 (\pm 6.09)	0.0061
TreeCompo	Coniferous proportion	75.77 (\pm 14.19)	75.51 (\pm 17.82)	0.2164	72.37 (\pm 16.29)	79.33 (\pm 14.80)	0.0063
TreeStruc	Number of diameter classes of standing trees	11.97 (\pm 1.76)	12.61 (\pm 2.09)	0.5805	11.08 (\pm 1.01)	13.61 (\pm 1.85)	0.0001
Landscape variables							
AlphaOcc	Diversity of soil occupancy (500-m-radius)	2.51 (\pm 1.04)	3.03 (\pm 0.98)	0.0317	2.89 (\pm 1.10)	2.61 (\pm 0.97)	0.5744
Dist_Foret	Distance to forest edge in meters	226 (\pm 111.77)	139 (\pm 86.31)	0.0043	174 (\pm 105.00)	197 (\pm 113.71)	0.4129
PropForest	Forest proportion (500-m-radius)	92.32 (\pm 10.81)	87.00 (\pm 13.30)	0.0043	86.30 (\pm 13.99)	93.74 (\pm 8.57)	0.3190

1.4.4. Plant survey

Following the Braun-Blanquet abundance-dominance methodology, we surveyed all the vascular plants within the 10-m-radius circular subplot. To limit variation in plant species composition due to environmental conditions, all the plots were established in ecologically similar sites (mesophilic and neutrophilic) belonging to the alliance *Fagion sylvaticae*. Moreover, in order to characterize the entire ground-layer plant community and account for plant phenology, two complete vegetation surveys were done: from May to June 2014 for vernal species and from July to August 2014 for estival species. Finally, to limit observer effect, all surveys were performed by the first author (PJ).

1.4.5. Springtail assessment

Soil fauna studies often suffer from the inefficiency of sampling strategies and a strong taxonomic deficit (André et al. 2002). We therefore chose to use environmental DNA (eDNA) from the soil core samples to characterize springtail communities. eDNA is an emerging approach for biodiversity studies (Thomsen and Willerslev 2015) that has already proved its efficiency, e.g. for earthworms (Pansu et al. 2015).

In each site, two semi-circular 10-m-radius plots were established. Within each semi-circular plot, 25 soil cores (10-cm depth) were collected in September 2015 and pooled together. To avoid cross-contamination, the coring sampler was sterilized between sites by flame cleaning and, to avoid DNA degradation before extraction, soil samples were dehydrated with silica gel. For each composite soil sample (n = 140), soil extracellular DNA was isolated in November 2015 following Taberlet et al.'s (2012) protocol. Extraction was performed with the NucleoSpin® Soil isolation kit (Macherey-Nagel, Düren, Germany); the lysis step was skipped and the manufacturer's instructions were followed closely.

Springtail communities were assessed with a primer pair targeting a region of the 16S rRNA gene (Bec et al. 2016). For each sample, three PCR replicates were carried out, resulting in 420 samples (Appendix 1). Library construction and sequencing for the samples (Illumina HiSeq 2500 platform, 2 x 100 bp, paired-end reads) were carried out at Fasteris (Geneve, Switzerland). The DNA sequences read were then filtered and clustered into molecular operational taxonomic units (MOTU) with the dedicated OBITools package and according to an established workflow (Boyer et al. 2016). A complete description of data processing is proposed in Appendix 1.

1.4.6. Statistical analysis

Analyses were performed with R version 3.2.2 (R Core Team 2015). We used presence/absence for plants and for springtails as dependent variables in the following analysis. Based upon data exploration (Zuur et al. 2010), independent variables with a skewness >1 were log or log+1 transformed to approximate normal distribution. For proportional data, logit transformation was applied (Warton and Hui 2011). We then used two-way ANOVAs with type III sum of squares to test the significance of each environmental variable to forest continuity, stand maturity and their interaction term (Table 1, Appendix 2 & 3).

To determine whether plant or springtail richness was influenced by forest continuity and/or stand maturity, we also used two-way ANOVAs with type III sum of squares. To verify hypothesis

statements, we developed 49 *a priori* candidate GLMs, plus a null model (Appendix 5). We used Poisson regressions to relate richness in plants and springtails to soil, stand and landscape variables; we considered a balanced number of models to avoid biasing estimates toward a particular type of variable. We controlled for multi-colinearity among explanatory variables with variance inflation factors (car package) and assessed spatial autocorrelation with Moran's correlogram in the model residuals among sampling sites (ncf package). To identify the most parsimonious GLM, we used Akaike's information criterion corrected for small sample sizes (AICc, Burnham and Anderson 2002). Moreover, we used model averaging to estimate parameter and associated unconditional standard errors based on the subset of top ranking models for which the sum of the AICc weights reached ≥ 0.95 (MuMIn package). To determine the relative importance of soil *versus* stand models, soil *versus* landscape models and stand *versus* landscape models, we compared the sum of the AICc weights for three categories of models: e.g. models that accounted for soil variables only, for stand variables only and models that accounted for both types of variables (Burnham and Anderson 2002).

To determine if species assemblages were influenced by forest continuity and/or stand maturity, we used multivariate GLMs. This approach has the advantage of being based on a GLM framework, which is typically better able to handle the strong mean-variance relationship in abundance data (Warton et al. 2012). We fitted separate models to each species with a binomial distribution and summed across the univariate response to estimate their multivariate response, i.e. assuming the independence of the species response variables. The significance of the multivariate response was assessed with the PIT-trap method with 999 bootstrap resamples (mvabund package). We first assessed the effect of forest continuity and/or stand maturity on plant and springtail assemblages and then performed a canonical analysis of principal coordinates (CAP, Anderson and Willis 2003) with a Sørensen-Dice index, to provide a graphical representation of the interaction. We then ran the 49 *a priori* models, plus the null model (Appendix 5). To identify the most parsimonious multivariate GLM, we used AICc. For each multivariate model, AICc was obtained by extracting the log-likelihood and calculating the AICc of each univariate model, summing AICc values and standardizing the sum by the number of observations. Model performance was evaluated according to the proportion of deviance explained ($D^2 = (\text{null deviance} - \text{residual deviance}) / \text{null deviance}$), and the significance of each independent variable was assessed using an analysis of variance on the full multivariate GLM. To determine the relative importance of soil *versus* stand models, soil *versus* landscape models and stand *versus* landscape models, we compared the sum of the AICc weights for the three categories of multivariate GLMs.

1.5. Results

Overall, 195 plant species were recorded on the 70 sites. Because overstory is directly influenced by silviculture, we focused on understory species ($S = 157$; mean = 27; range 8-46), i.e. herbaceous plants (therophytes, geophytes, hemicryptophytes and chamaephytes). The sequencing of springtail metabarcodes generated 16.394.927 reads, which, after filtering, resulted in a total of 188 MOTUs (mean = 42; range 24-59) (Appendix 1).

1.5.1. Variations in soil, stand and landscape variables in relation to forest continuity and stand maturity

Soil, stand and landscape variables varied according to forest continuity and stand maturity classification (Appendix 2). Indeed, nearly all of the variables related to stand structural complexity

and dead-wood compartment increased from mature to overmature stands; while all the variables related to forest proportion and distance to the edge increased from recent to ancient forests. On the other hand, soil variables were not clearly related to forest continuity or to stand maturity. Only some weakly significant relationships were found: topsoil C/N ratio and subsoil clay proportion increased from ancient to recent forests, while total subsoil nitrogen increased from recent to ancient forests; humus index and total subsoil carbon increased from overmature to mature stands; while subsoil clay proportion increased from mature to overmature stands. However, total phosphorous and total nitrogen did not increase and pH did not become more basic in either subsoil or topsoil when ancient and recent forests were compared, indicating the absence of a legacy effect related to past land-use.

The interaction term between forest continuity and stand maturity was non-significant for almost all the tested variables (Appendix 3), indicating that these variables varied consistently between ancient and recent forests, at a comparable level of maturity.

1.5.2. Response of species richness to forest continuity, stand maturity and associated variables

Two-way ANOVAs revealed no difference in plant or springtail richness between ancient and recent forests, mature and overmature stands or between ancient-mature, ancient-overmature, recent-mature and recent-overmature stands.

GLM results showed that plant and springtail richness were best predicted by the same best model, which accounted for soil and stand variables (Table 2). Observed Moran's I for the top model's residuals was non-significant for both dependent variables, indicating that spatial patterns had been accounted for by the environmental variables (Appendix 6). The predictive value of this model was high for plants (pseudo- $R^2 = 73\%$) and moderate for springtails (pseudo- $R^2 = 16\%$). Although this model seems quite robust for explaining richness patterns, model selection uncertainty still remains since associated AIC_c weight and evidence ratio were relatively low. We therefore used model averaging – the 7 best plant models and 38 best springtail models – to draw inferences about the variables' influence on richness. Plant and springtail richness increased with an increasing pH value (Table 3). Stand variables only influenced plant richness, which increased with mean canopy openness and the proportion of conifers but decreased with increasing number of tree diameter classes. Landscape variables did not influence either plant or springtail richness.

According to GLM relative importance, plant richness was more influenced by multiple environmental drivers than was springtail richness (Figure 2). Indeed, for soil *versus* stand models, plant richness was better explained by models combining both types of variables (sum of AIC_c weight, $\sum AIC_w = 0.87$), while springtail richness was more heterogeneous, though somewhat better explained by soil models ($\sum AIC_w = 0.44$). When comparing soil *versus* landscape models, both plant and springtail richness were better explained by soil models only ($\sum AIC_w$, range 0.56 – 0.67). Finally, when comparing stand *versus* landscape models, plant richness was slightly better explained by models combining both types of variables ($\sum AIC_w = 0.50$), while springtail richness was more heterogeneous, though better explained by stand models ($\sum AIC_w = 0.41$).

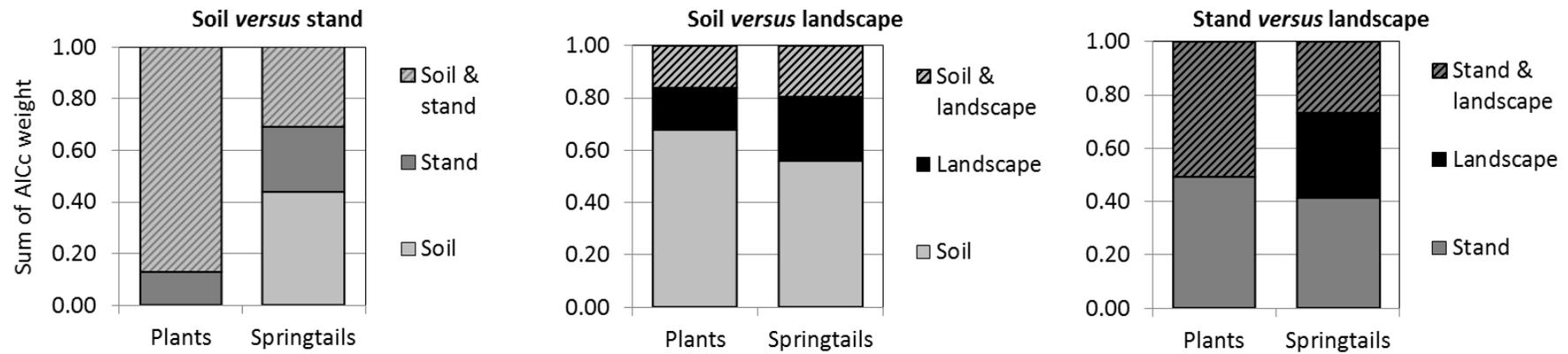


Figure 2. Relative influence of parameters related to soil, stand and/or landscape on plant and springtail richness (α -diversity) in the French pre-Alps. Sums of AIC_c weights are provided for models based exclusively on (i) soil and/or stand variables; (ii) soil and/or landscape variables; (iii) stand and/or landscape variables.

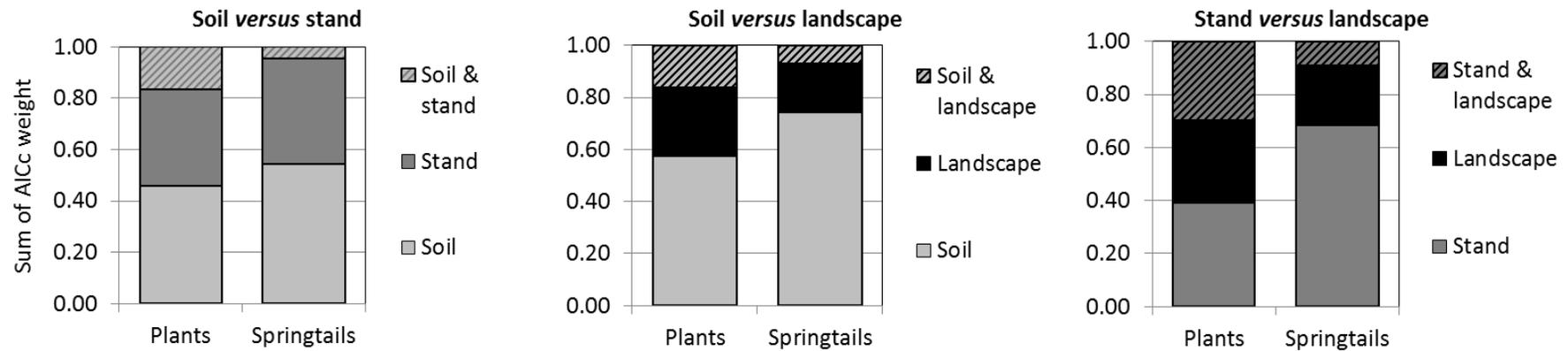


Figure 4. Relative influence of parameters related to soil, stand and/or landscape on plant and springtail assemblages (β -diversity) in the French pre-Alps. Sums of AIC_c weights are provided for models based exclusively on (i) soil and/or stand variables; (ii) soil and/or landscape variables; (iii) stand and/or landscape variables.

Table 2. The 5 among 50 top-ranking models (Appendix 5) predicting plant and springtail richness in the French pre-Alps, as assessed with Akaike’s information criterion corrected for small sample size (AICc). Number of estimated parameters including the intercept (k), AICc, the difference in AICc (Δ AICc), AICc weight (W), adjusted R^2 and evidence ratio (ER), i.e. Akaike weight of the best model/Akaike weight of the second best model, are provided.

No.	Candidate model	k	AIC _c	Δ AIC _c	W	R ²	ER
Plant richness							
23	pH Tree_Struc Tree_Compo Canop	5	501.3	0.000	0.641	0.728	5.7
14	Tree_Struc Tree_Compo Canop	4	504.8	3.486	0.112	0.704	1.9
28	H_index pH CN_ratio Tree_Struc Tree_Compo Canop	7	506.1	4.779	0.058	0.728	1.5
38	Tree_Struc Tree_Compo Canop Alpha_Occ	5	507.0	5.629	0.038	0.705	1.0
36	Tree_Struc Tree_Compo Canop Prop_Forest	5	507.0	5.684	0.037	0.705	1.0
Springtail richness							
23	pH Tree_Struc Tree_Compo Canop	5	470.3	0.000	0.090	0.156	1.0
2	pH	2	470.4	0.057	0.088	0.069	1.1
4	H_index pH	3	470.7	0.363	0.075	0.094	1.5
6	pH CN_ratio	3	471.6	1.225	0.049	0.083	1.0
37	Tree_Struc Tree_Compo Canop Dist_Forest	5	471.6	1.247	0.048	0.140	1.1

Table 3. Importance (Imp.), average coefficients (Estimate) and confidence intervals (95% CI) for each variable predicting plant and springtail richness in the French pre-Alps. The 95 % confidence interval of coefficients in bold excluded 0.

Parameter	Plant richness			Springtail richness		
	Imp.	Estimate	(95 % CI)	Imp.	Estimate	(95 % CI)
H_index	0.09	-0.001	(-0.111; 0.099)	0.28	-0.040	(-0.119; 0.038)
pH	0.72	0.060	(0.010; 0.111)	0.32	0.044	(0.005; 0.085)
CN_ratio	0.06	-0.030	(-0.405; 0.338)	0.27	-0.090	(-0.391; 0.204)
Canop	1.00	0.247	(0.152; 0.342)	0.37	-0.060	(-0.140; 0.013)
Tree_Compo	1.00	0.115	(0.065; 0.166)	0.40	0.026	(-0.015; 0.069)
Tree_Struc	1.00	-0.710	(-1.031; -0.395)	0.55	0.227	(-0.023; 0.477)
Alpha_Occ	0.04	-0.020	(-0.138; 0.090)	0.12	0.035	(-0.061; 0.131)
Dist_Forest	0.03	-0.001	(-0.090; 0.069)	0.27	0.062	(-0.006; 0.131)
Prop_Forest	0.03	0.007	(-0.034; 0.048)	0.13	-0.001	(-0.048; 0.029)

1.5.3. Response of species assemblages to forest continuity, stand maturity and associated variables

Multivariate GLMs revealed that plant assemblages differed between ancient and recent forests ($D^2 = 0.033$, $p = 0.037$) and that both plant ($D^2 = 0.044$, $p = 0.002$) and springtail ($D^2 = 0.035$, $p = 0.006$) assemblages differed between mature and overmature stands. When considering the interaction between forest continuity and stand maturity, our results showed that the variation in plant ($D^2 = 0.099$, $p = 0.001$) and springtail ($D^2 = 0.076$, $p = 0.021$) assemblages between ancient and recent forests were different in mature and overmature stands. Constrained ordination plots showed that plant and springtail assemblages were closely related in ancient and recent overmature stands but strongly divergent in mature stands (Figure 3).

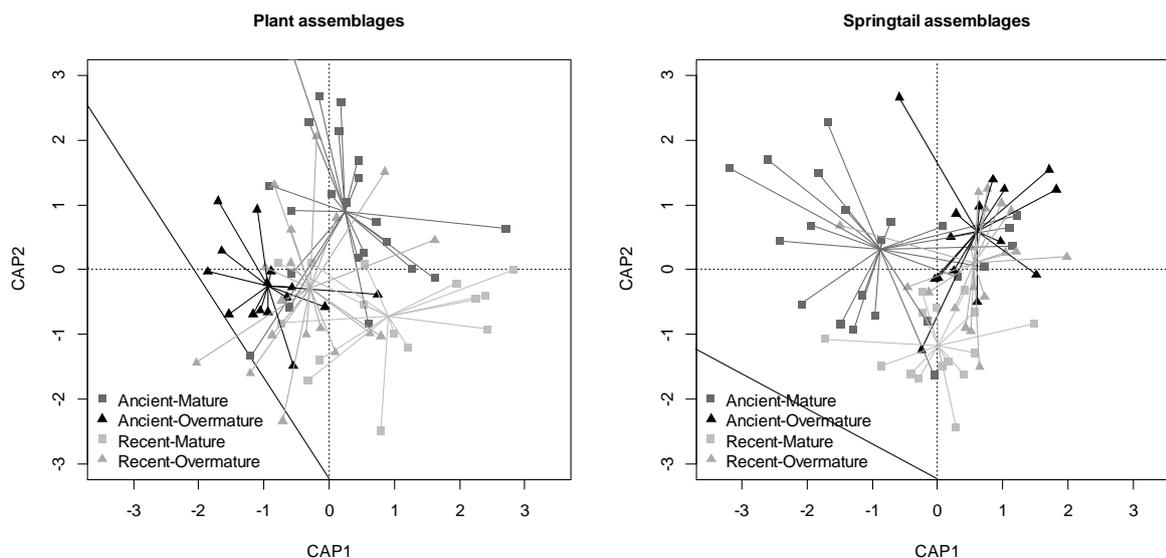


Figure 3. Constrained canonical analysis of principal coordinates of plant and springtail assemblages in relation to the interaction between forest continuity and stand maturity.

Multivariate GLMs showed that variations in plant and springtail assemblages were best predicted by models that accounted for soil variables only (Table 4). However, compared to the full model (plants, $D^2 = 40\%$; springtails, $D^2 = 28\%$), the predictive value of these models was very low. Moreover, model selection uncertainty remains for both dependent variables since associated AIC_c weight and evidence ratio were low and since the null model was one of the ten best models. Regarding the three most important variables influencing assemblage patterns (based on the proportion of deviance explained), our results showed that plants were especially influenced by humus index, the number of tree diameter classes and the proportion of coniferous; while springtails were especially influenced by humus index, pH and canopy openness (Table 5).

Table 4. The 5 among 50 top-ranking models (Appendix 5) predicting variation in plant and springtail assemblages in the French pre-Alps, as assessed with Akaike's information criterion corrected for small sample size (AIC_c). Number of estimated parameters including the intercept (k), AIC_c , the difference in AIC_c (ΔAIC_c), AIC_c weight (W), proportion of deviance explained (D^2) and evidence ratio (ER), i.e. Akaike weight of the best model/Akaike weight of the second best model, are provided.

No.	Candidate model	k	AIC_c	ΔAIC_c	W	D^2	ER
Plant assemblages							
1	H_index	2	101.2	0.0	0.050	0.056	1.14
3	CN_ratio	2	101.5	0.2	0.044	0.053	1.01
24	Tree_Struc Tree_Compo Canop CN_ratio	5	101.5	0.3	0.043	0.209	1.05
5	H_index CN_ratio	3	101.6	0.4	0.041	0.102	1.02
12	Tree_Struc Canop	3	101.7	0.4	0.040	0.102	1.13
Springtail assemblages							
1	H_index	2	150.1	0.0	0.136	0.045	1.08
4	H_index pH	3	150.2	0.1	0.124	0.084	1.38
2	pH	2	150.9	0.8	0.090	0.039	1.01
50	Null	1	150.9	0.8	0.088	0.000	1.96
5	H_index CN_ratio	3	152.3	2.1	0.045	0.070	1.02

Table 5. Importance (Imp.), proportion of deviance explained (D^2) and significance for each variable of the full model predicting variation in plant and springtail assemblages in the French pre-Alps.

Var.	Plant assemblages			Springtail assemblages		
	Imp.	D^2	p-value	Imp.	D^2	p-value
H_index	0.3596	0.056	0.001	0.4445	0.045	0.001
pH	0.3119	0.041	0.007	0.3766	0.039	0.001
CN_ratio	0.3583	0.048	0.001	0.2253	0.025	0.085
Canop	0.3703	0.048	0.001	0.1242	0.035	0.002
Tree_Compo	0.3351	0.049	0.001	0.1161	0.025	0.137
Tree_Struc	0.3656	0.052	0.001	0.1454	0.030	0.011
Alpha_Occ	0.1415	0.025	0.009	0.0811	0.021	0.349
Dist_Forest	0.1935	0.040	0.001	0.0798	0.025	0.095
Prop_Forest	0.1792	0.035	0.001	0.1028	0.031	0.003

Considering multivariate GLM relative importance, plant and springtail assemblages were generally affected by multiple influences, while additive models were of relatively low importance (Figure 4). Indeed, for soil *versus* stand models, plant assemblages were equally well explained by both soil and stand models, while springtail assemblages were better explained by soil models only ($\sum AICw = 0.54$). When comparing soil *versus* landscape models, both plant and springtail assemblages ($\sum AICw = 0.57$ and $\sum AICw = 0.74$, respectively) were better explained by soil models. Finally, when comparing stand *versus* landscape models, plants assemblages were equally well explained by stand and landscape models, while springtail assemblages were better explained by stand models only ($\sum AICw = 0.68$).

1.6. Discussion

Our results clearly show that plant and springtail richness and assemblages were more influenced by present than by past human-induced environmental changes. Moreover, no legacy effect of past land-use occupancy were found for either soil and stand properties. Specifically, we highlighted the influence of site-specific characteristics (i.e. soil properties) and present management practices (i.e. stand structure and composition) in shaping above- and below-ground alpha- and beta-diversity. Landscape scale drivers were not important in explaining variations in plant and springtail richness and assemblages. Furthermore, we demonstrated that, in unfragmented montane forests dominated by ancient forests, the effect of forest continuity is mediated by stand maturity and soil properties.

1.6.1. Alpha-diversity patterns are obviously shaped by local drivers

Alpha-diversity was not directly influenced by stand maturity, let alone by forest continuity. This may indicate the absence of past and present human-induced environmental changes on current total above- and below-ground richness. Previous studies also reported that forest continuity had no influence on total plant richness (e.g. Hermy and Verheyen 2007, Sciama et al. 2009). For springtails, only one study has reported that richness increases in ancient forests, as compared to very recently established forests (Heiniger et al. 2014). For stand maturity, many studies have examined the influence of stand age on plant richness or have compared the plant richness of managed *versus* unmanaged stands (as a proxy for stand maturity), but no clear trends have been reported (Paillet et

al. 2009, Duguid and Ashton 2013). Likewise, for springtails, while some studies state that richness increases with stand age (e.g. Salamon et al. 2008, Chauvat et al. 2011a), others report a non-significant increase or even a decrease (e.g. Addison et al. 2003, Chauvat et al. 2003). Overall our results are consistent with current knowledge and indicate that the classification used, i.e. ancient *versus* recent and mature *versus* overmature, may be too coarse and heterogeneous to properly reveal the underlying ecological processes involved. To disentangle the effect of forest continuity and stand maturity on alpha-diversity, it therefore appears essential to move beyond simple categories to account for related drivers.

As compared to soil and stand scale drivers, landscape scale drivers performed poorly in explaining richness patterns. This indicates that, at the spatial scale of our study, site-specific characteristics are of great importance in shaping above- and below-ground alpha-diversity. However, this does not rule out the possibility that richness patterns are better explained by other landscape drivers at larger spatial scales. Specifically, soil drivers were powerful predictors of plant and springtail richness, while stand drivers were powerful predictors of plant richness only. Several studies have pointed out the importance of local-scale drivers for alpha-diversity (Wang et al. 2009, Zellweger et al. 2015, Bernhardt-Römermann et al. 2015). Light availability is known to influence plant richness (Paillet et al. 2009, Bernhardt-Römermann et al. 2015), since semi-open stands allow light- and shade-tolerant species to coexist. Moreover, through variations in closely related resources, i.e. light, water and soil nutrients, overstory structure and composition influence understory richness (Barbier et al. 2008). For example, the positive influence of the coniferous proportion we found on plant richness may be related to an increase in soil water availability, given that the shift in composition was driven by silver fir, a tree that prefers meso-hygrophilous soil conditions. For springtails, it has been suggested that tree mixture, through the diversity of food resources supplied, may positively influence alpha-diversity (Salamon and Alpehi 2009, Chauvat et al. 2011b). As previously stated (Korboulewsky et al. 2016), our results indicate that stand drivers are of secondary importance and that springtail richness is predominantly influenced by soil drivers, especially pH (Salmon et al. 2006, Salamon et al. 2008). Apart from forest-continuity and stand-maturity associated drivers, it appears essential to account for soil drivers to better predict alpha-diversity. Our findings point out the importance of local resource availability and heterogeneity in driving richness patterns of above- and below-ground taxa (Bartels and Chen 2010, Decaëns 2010).

1.6.2. Beta-diversity: the effect of forest continuity is mediated by stand maturity and local drivers

Beta-diversity was not directly influenced by forest continuity. Although plant assemblages differed between ancient and recent forests, this effect was mediated by stand maturity. Indeed, plant and springtail assemblages were closely related in both ancient and recent overmature stands, but strongly differed in ancient and recent mature stands. This indicates that past human-induced environmental changes are of less importance than present ones in shaping assemblages patterns. This surprisingly slight legacy effect is interesting given the large number of studies that have demonstrated the influence of forest continuity on plant assemblages (review in Flinn and Vellend 2005, Hermy and Verheyen 2007). However, most of the previous studies were conducted in rather similar ecological conditions: lowland temperate forests encompassing fragmented and forest-poor landscapes and dominated by recent forests (De Frenne et al. 2011). In the Northern Alps where our study plots were located, the landscapes are mainly covered by unfragmented ancient forests, and

reforestation has largely occurred next to these ancient forests. Since fragmentation worsens dispersal limitations (Jamoneau et al. 2012) and since colonization efficiency depends on habitat availability (De Frenne et al. 2011), ancient-plant species have been able to rapidly colonize recent forests in our study area. For springtails, Huhta and Ojala (2006) reported that assemblages differed between 30-years-old birch plantations established on spruce forest soils and on arable land. However, the authors found that soil properties differed with forest continuity and were key factors in explaining differences in species assemblages. In our case, and contrary to numerous studies (e.g. Dupouey et al. 2002, Dambrine et al. 2007), no legacy effect was found for soil properties. We therefore considered soil habitat quality to be equivalent between the ancient and recent forests. We then inferred that the plant and springtail assemblages in our study were not influenced by recruitment and dispersal limitations between ancient and recent forests and that, therefore, forest continuity was of minor importance in shaping beta-diversity patterns. Instead, our results underline the importance of stand maturity. Changes in stand characteristics with stand age or due to forestry practices are well-known to influence both plant (e.g. Scheller and Mladernoff 2002, Amici et al. 2013, Sabatini et al. 2014) and springtail communities (e.g. Addison et al. 2003, Chauvat et al. 2003, 2011a, Salamon et al. 2008). Here, we document for the first time that stand maturity may mediate the effect of forest continuity by leading to a convergence in assemblage patterns with the increasing availability of overmature stand attributes. Since stand maturity may cause strong environmental filtering on biodiversity, and since stand maturity may interact with forest continuity, controlling for habitat quality seems essential to demonstrate the effect of habitat continuity *per se* (Nordén et al. 2014); especially in geographical areas where unfragmented forests dominate and where soil properties have little or no legacy effect.

Compared to soil and stand scale drivers, landscape scale drivers performed poorly in explaining plant and springtail assemblages. This confirms the importance of site-specific characteristics in shaping above- and below-ground beta-diversity. Although several studies have shown that ancient-forest species distribution is influenced by landscape configuration and composition (Honnay et al. 2002b, De Frenne et al. 2011, Naaf and Kolk 2015), it has also been reported that, in unfragmented forests dominated by ancient forests, local factors explain the larger part of beta-diversity (Jamoneau et al. 2012). In the Northern-Alps, beta-diversity was indeed largely influenced by local drivers. These findings are consistent with previous studies showing the importance of soil pH and humus forms, stand composition and structure or canopy openness in shaping both plant and springtail assemblages (e.g. Scheller and Mladernoff 2002, Salmon et al. 2006, 2008, Sabatini et al. 2014, Korboulewsky et al. 2016). The importance of these local drivers points out the necessity to account for site specific characteristics and current human induced environmental conditions when analyzing the effects of forest continuity. Though it has been shown that tree species influences the recruitment of ancient-forest species (Thomaes et al. 2014), that changes in canopy structure and composition induce a shift in plant communities in ancient deciduous forests (Verheyen et al. 2012), and that several ancient-forest plant species decrease in abundance with local disturbances (Naaf and Wulf 2011), very few studies have controlled for stand drivers when analyzing the effect of forest continuity on biodiversity. In unfragmented forests, this may have led to premature conclusions on the relative effect of forest continuity on biodiversity.

1.7. Conclusion

In their review, Hermy and Verheyen (2007) stated that the impact of current management activities on the distribution of ancient-forest species remained unclear. Through a dedicated sampling design, we showed that i) the effect of forest continuity was mediated by stand maturity, and ii) that local drivers are extremely important in explaining alpha- and beta-diversity patterns. Specifically, we emphasize that, in the Northern Alps, the colonization credit of most plant and springtail species has been paid off and that, as a result, the transient biodiversity deficit usually related to forest continuity has moved toward equilibrium between ancient and recent forests (Jackson and Sax 2010). Therefore, in unfragmented forest landscapes, above- and below-ground alpha- and beta-diversity patterns clearly appear to be governed mostly by niche processes (see also Jamoneau et al. 2012). This emphasizes the necessity to better control for soil and stand drivers when analyzing the response of biodiversity to forest continuity.

Finally, though it has been shown that fragmentation *enhanced* dispersal limitation (Honnay et al. 2002b, Jamoneau et al. 2012), most studies documenting the effect of forest continuity on biodiversity have used sampling designs where recent forests were disconnected from ancient forests (e.g. Verheyen et al. 2003, Kolb and Diekmann 2004, Sciama et al. 2009, Naaf and Kolk 2015). However, in cases where the extinction debt has not yet been paid *off*, it may be difficult to disentangle the effect of fragmentation from the effect of forest continuity *per se*. We show that in unfragmented forests, the legacy effect of past land-use changes is difficult to detect, at least for alpha- and beta-diversity. Caution must be exercised when drawing conclusions about the effect of forest continuity based on the interpretation of plant assemblage shifts in similar ecological conditions, i.e. lowland fragmented forests. Despite the fact that one third of Europe's land area is mountainous and that 41 % of that area is covered by forests (European Environment Agency 2010), mountain forests have rarely been studied through the lens of historical ecology. Ecological conditions similar to the ones in our study are likely to occur in the Carpathians, the Central European Mountains, the Balkans, the Pyrenees and other areas in the Alps (e.g. Kozak 2003, Gellrich et al. 2007, Dittrich et al. 2013). More research is therefore needed to better understand the effect of forest continuity in unfragmented mountain forests.

1.8. Acknowledgements

We thank Gilles Favier, Sophie Labonne, Fanny Lebagousse and Pascal Tardif from IRSTEA for help in the field. We are grateful to Delphine Rioux and Amélie Saillard from LECA for DNA extraction and to Frédéric Boyer from LECA for his assistance in bioinformation processing. We also thank Vicki Moore for correcting the English manuscript. Financial support was provided by IRSTEA, by "Zone Atelier Alpes" and by Labex OSUG@2020 (ANR10 LABX56).

1.9. References

- Addison, J. A. et al. 2003. Abundance, species diversity, and community structure of Collembola in successional coastal temperate forests on Vancouver Island, Canada. - *Appl. Soil Ecol.* 24: 233–246.
- Amici, V. et al. 2013. Influence of secondary forest succession on plant diversity patterns in a Mediterranean landscape. - *J. Biogeogr.* 40: 2335–2347.

- Anderson, M. J. and Willis, T. J. 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. - *Ecology* 84: 511–525.
- André, H. M. et al. 2002. Soil biodiversity: myth, reality or conning? - *Oikos* 96: 3–24.
- Assmann, T. 1999. The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae). - *Biodivers. Conserv.* 8: 1499–1517.
- Baeten, L. et al. 2009. Environmental limitation contributes to the differential colonization capacity of two forest herbs. - *J. Veg. Sci.* 20: 209–223.
- Barbier, S. et al. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. - *For. Ecol. Manag.* 254: 1–15.
- Bartels, S. F. and Chen, H. Y. 2010. Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? - *Ecology* 91: 1931–1938.
- Bernhardt-Römermann, M. et al. 2015. Drivers of temporal changes in temperate forest plant diversity vary across spatial scales. - *Glob. Change Biol.* 21: 3726–3737.
- Boyer, F. et al. 2016. OBITOOLS: a UNIX-inspired software package for DNA metabarcoding. - *Mol. Ecol. Resour.* 16: 176–182.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. - Springer-Verlag.
- Buse, J. 2012. “Ghosts of the past”: flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. - *J. Insect Conserv.* 16: 93–102.
- Butchart, S. H. M. et al. 2010. Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. - *Science* 328: 1164–1168.
- Chauvat, M. et al. 2003. Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation. - *Oecologia* 137: 269–276.
- Chauvat, M. et al. 2011a. Assemblages of Collembola across a 130-year chronosequence of beech forest. - *Soil Org.* 83: 405–411.
- Chauvat, M. et al. 2011b. Changes in soil faunal assemblages during conversion from pure to mixed forest stands. - *For. Ecol. Manag.* 262: 317–324.
- Dambrine, E. et al. 2007. Present forest biodiversity pattern in France related to former roman agriculture. - *Ecology* 88: 1430–1439.
- De Frenne, P. et al. 2011. Interregional variation in the floristic recovery of post-agricultural forests: Recovery of post-agricultural forest. - *J. Ecol.* 99: 600–609.
- Decaëns, T. 2010. Macroecological patterns in soil communities: Soil community macroecology. - *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19: 287–302.
- Decaëns, T. et al. 2006. The values of soil animals for conservation biology. - *Eur. J. Soil Biol.* 42: S23–S38.
- Dittrich, S. et al. 2013. Separating forest continuity from tree age effects on plant diversity in the ground and epiphyte vegetation of a Central European mountain spruce forest. - *Flora* 208: 238–246.

- Duguid, M. C. and Ashton, M. S. 2013. A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. - *For. Ecol. Manag.* 303: 81–90.
- Dupouey, J.-L. et al. 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. - *Ecology* 83: 2978–2984.
- European Environment Agency 2010. Europe's ecological backbone: recognising the true value of our mountains.
- Flinn, K. M. and Vellend, M. 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. - *Front. Ecol. Environ.* 3: 243–250.
- Forest Europe 2015. State of Europe's forests.
- Gellrich, M. et al. 2007. Agricultural land abandonment and natural forest re-growth in the Swiss mountains: A spatially explicit economic analysis. - *Agric. Ecosyst. Environ.* 118: 93–108.
- Goldberg, E. et al. 2007. The ancient woodland concept as a practical conservation tool in Great Britain. - *J. Nat. Conserv.* 15: 109–119.
- Gossner, M. M. et al. 2008. Plant and arthropod communities in young oak stands: are they determined by site history? - *Biodivers. Conserv.* 17: 3165–3180.
- Heiniger, C. et al. 2014. Effect of habitat spatiotemporal structure on collembolan diversity. - *Pedobiologia* 57: 103–117.
- Hermy, M. and Verheyen, K. 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. - *Ecol. Res.* 22: 361–371.
- Honnay, O. et al. 2002a. Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. - *Biodivers. Conserv.* 11: 213–242.
- Honnay, O. et al. 2002b. Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. - *Ecol. Lett.* 5: 525–530.
- Huhta, V. and Ojala, R. 2006. Collembolan communities in deciduous forests of different origin in Finland. - *Appl. Soil Ecol.* 31: 83–90.
- Jackson, S. T. and Sax, D. F. 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. - *Trends Ecol. Evol.* 25: 153–160.
- Jamoneau, A. et al. 2012. Fragmentation alters beta-diversity patterns of habitat specialists within forest metacommunities. - *Ecography* 35: 124–133.
- Janssen, P. et al. 2016. Are biodiversity patterns of saproxylic beetles shaped by habitat limitation or dispersal limitation? A case study in unfragmented montane forests. - *Biodivers. Conserv.* 25: 1167–1185.
- Kelemen, K. et al. 2014. Effects of land-use history and current management on ancient woodland herbs in Western Hungary (B Collins, Ed.). - *J. Veg. Sci.* 25: 172–183.
- Kolb, A. and Diekmann, M. 2004. Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. - *J. Veg. Sci.* 15: 199–208.

- Korboulewsky, N. et al. 2016. How tree diversity affects soil fauna diversity: A review. - *Soil Biol. Biochem.* 94: 94–106.
- Kozak, J. 2003. Forest Cover Change in the Western Carpathians in the Past 180 Years: A Case Study in the Orawa Region in Poland. - *Mt. Res. Dev.* 23: 369–375.
- Mather, A. S. et al. 1999. The course and drivers of the forest transition: the case of France. - *J. Rural Stud.* 15: 65–90.
- Naaf, T. and Wulf, M. 2011. Traits of winner and loser species indicate drivers of herb layer changes over two decades in forests of NW Germany: Traits indicate drivers of change. - *J. Veg. Sci.* 22: 516–527.
- Naaf, T. and Kolk, J. 2015. Colonization credit of post-agricultural forest patches in NE Germany remains 130–230years after reforestation. - *Biol. Conserv.* 182: 155–163.
- Newbold, T. et al. 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. - *Nature* 520: 45–50.
- Nordén, B. et al. 2014. Effects of ecological continuity on species richness and composition in forests and woodlands: a review. - *Ecoscience* 21: 34–45.
- Paillet, Y. et al. 2009. Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. - *Conserv. Biol.* 24: 101–112.
- Paillet, Y. et al. 2015. Quantifying the recovery of old-growth attributes in forest reserves: A first reference for France. - *For. Ecol. Manag.* 346: 51–64.
- Pansu, J. et al. 2015. Landscape-scale distribution patterns of earthworms inferred from soil DNA. - *Soil Biol. Biochem.* 83: 100–105.
- Ponge, J.-F. and Chevalier, R. 2006. Humus Index as an indicator of forest stand and soil properties. - *For. Ecol. Manag.* 233: 165–175.
- Ponge, J.-F. et al. 2003. Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. - *Soil Biol. Biochem.* 35: 813–826.
- QGIS Development Team 2015. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R Core Team 2015. R: A language and environment for statistical computing. - R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Sabatini, F. M. et al. 2014. Ground Layer Plant Species Turnover and Beta Diversity in Southern-European Old-Growth Forests (B Bond-Lamberty, Ed.). - *PLoS ONE* 9: e95244.
- Salamon, J.-A. and Alpehi, J. 2009. The Collembola community of a Central European forest: Influence of tree species composition. - *Eur. J. Soil Biol.* 45: 199–206.
- Salamon, J.-A. et al. 2008. The Collembola community of pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) of different age. - *Pedobiologia* 51: 385–396.
- Salmon, S. et al. 2006. Changes in humus forms and soil animal communities in two developmental phases of Norway spruce on an acidic substrate. - *For. Ecol. Manag.* 237: 47–56.

- Salmon, S. et al. 2008. Relationships between soil fauna communities and humus forms: Response to forest dynamics and solar radiation. - *Soil Biol. Biochem.* 40: 1707–1715.
- Scheller, R. M. and Mladernoff, D. J. 2002. Understorey species patterns and diversity in old-growth and managed northern hardwood forest. - *Ecol. Appl.* 12: 1329–1343.
- Sciama, D. et al. 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. - *For. Ecol. Manag.* 258: 600–608.
- Siefert, A. et al. 2012. Scale dependence of vegetation-environment relationships: a meta-analysis of multivariate data (A Acosta, Ed.). - *J. Veg. Sci.* 23: 942–951.
- Taberlet, P. et al. 2012. Soil sampling and isolation of extracellular DNA from large amount of starting material suitable for metabarcoding studies. - *Mol. Ecol.* 21: 1816–1820.
- Thomaes, A. et al. 2014. Tree species determine the colonisation success of forest herbs in post-agricultural forests: Results from a 9 yr introduction experiment. - *Biol. Conserv.* 169: 238–247.
- Thomsen, P. F. and Willerslev, E. 2015. Environmental DNA – An emerging tool in conservation for monitoring past and present biodiversity. - *Biol. Conserv.* 183: 4–18.
- Vellend, M. et al. 2013. Historical ecology: Using unconventional data sources to test for effects of global environmental change. - *Am. J. Bot.* 100: 1294–1305.
- Verheyen, K. et al. 2003. An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. - *J. Ecol.* 91: 731–742.
- Verheyen, K. et al. 2012. Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. - *J. Ecol.* 100: 352–365.
- Wang, X. et al. 2009. Relative importance of climate vs local factors in shaping the regional patterns of forest plant richness across northeast China. - *Ecography* 32: 133–142.
- Wardle, D. A. et al. 2004. Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. - *Science* 304: 1629–1633.
- Warton, D. I. and Hui, F. K. 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. - *Ecology* 92: 3–10.
- Warton, D. I. et al. 2012. Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects: Mean-variance confounding in multivariate analysis. - *Methods Ecol. Evol.* 3: 89–101.
- Zellweger, F. et al. 2015. Disentangling the effects of climate, topography, soil and vegetation on stand-scale species richness in temperate forests. - *For. Ecol. Manag.* 349: 36–44.
- Zuur, A. F. et al. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems: Data exploration. - *Methods Ecol. Evol.* 1: 3–14.

1.10. Appendix

Appendix 1. Springtail assessment by environmental DNA metabarcoding

A. DNA amplification

To assess springtail communities we used a primer pair targeting a region of the 16S rRNA gene: COLA 5' ACGCTGTTATCCCTWAGG 3'; COLB 5' GACGATAAGACCCTWTAGA 3' rendering amplicons of 150 nt (Bec et al. 2016). All primers were extended by sample specific tags of 8 nt length to allow parallel sequencing of multiple samples.

PCR amplifications were carried out in 30µL reaction volumes - containing 2 µL of DNA extract, 1 U of AmpliTaq® Gold DNA Polymerase (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA), 10 mM Tris–HCl, 50 mM KCl, 2 mM of MgCl₂, 0.2 mM of each dNTP, 0.25 µM of each primer and 0.005 mg of bovine serum albumin (BSA; Roche Diagnostic, Basel, Switzerland). PCR reactions were run for 45 cycles at 95°C for 30s, 55°C for 30s and 72°C for 1 min, followed by a final extension step at 72°C for 7 min. The PCR products were purified with MinElute(r) PCR Purification kit (Qiagen). For each sample, three PCR replicates were carried out leading to 420 samples (6 per site).

B. Bioinformatics processing of raw sequences

High-throughput sequencing (next-generation sequencing, NGS) data were treated using the OBITools package (Boyer et al. 2016), freely available at: <https://git.metabarcoding.org/obitools/obitools/wikis/home>.

Following the data analysis pipeline proposed in Boyer et al. (2016), we performed :

(1) - Pairwise assembly of Illumina paired-end reads using “*Illuminapairedend*” program.

Paired-end approach relies on the alignment and the merger of the forward and reverse reads, which correspond to the same DNA fragment, to reconstruct the full-length amplicon consensus sequence.

(2) - Assignment of reads to samples using “*ngsfilter*” program.

Because PCR products were mixed together, each sequence needs to be re-assigned to its original sample. The program identifies the 8nt tags and primer pair used for labelling each PCR product, sort sequences accordingly and thereby assigned sequences to their original sample. Since no mismatches are allowed in tags identifying samples, chimeric sequences are easily identified and discarded. Information concerning the experiment, sample, primers, tags and sequence length were added as attributes in the sequence header using “*Obiannotate*” program. Finally, tags were removed in order to get barcode sequences.

(3) - Dereplicate reads into unique sequences using “*Obiuniq*” program.

Because the same DNA molecule can be sequenced several times, it is convenient to work with unique sequences instead of reads. The program compares and groups' strictly identical reads within each PCR sample and provide for each group (i.e. sequence) a count of reads in the original dataset.

(4) - Denoising the sequence dataset

All sequences assigned to their corresponding samples are not biologically meaningful. Some of these can contains possible amplification and/or sequencing errors. After some statistics on sequence

length and count (*obistat* program) we discard short (length < 75 bp) and rare (count < 10) sequences and then sequence variant that likely correspond to artifacts. (Figure S1).

(5) - Clustering quasi-identical sequences using “*Sumaclus*” program.

We furthermore use the “*Sumaclus*” program (Mercier et al. 2013) to: (a) detect and delete amplification/sequencing errors deriving from ‘true’ sequences; (b) cluster similar sequences into molecular operational taxonomic unit (MOTU). This was done based on both the number of errors (i.e. the number of erroneous sequences as compared to the true sequence) and the relative abundance of each sequence (i.e. number of count). Following this, sequences that differed from true sequences by two errors or more and that were represented by a number of count < 20 % were considered as PCR error and discarded; sequences that differed from true sequences by two errors or more and that were represented by a number of count > 20 % were considered as another MOTUs. Finally, we only kept the center of the clustered sequences using “*Obigrep*” program.

(6) – Taxonomic assignation.

Resulting MOTUs were finally assigned to relevant taxonomic groups, based on putative barcodes extracted from the EMBL (release 126, available on <ftp://ftp.ebi.ac.uk/pub/databases/embl/release/>). The reference barcodes were extracted using in silico PCR performed with “*ecoPCR*” (Ficetola et al. 2010) using the COLA and COLB primers and allowing up to 3 mismatch between primers and hybridization sites. The taxonomic assignment was based on global alignments of the barcodes against the reference barcodes (ecotag script of the OBITools package).

Given that taxonomic databases are still largely deficient for this taxa group, we deleted MOTUs assigned to irrelevant taxonomic groups (e.g. insecta) and conserved MOTUs assigned to collembola and relevant superior taxonomic groups (e.g. arthropoda).

C. Quality control and basic filtering

As high-throughput sequencing can be biased by contamination and/or stochasticity during laboratory process, we performed further quality controls and treatments using R (R Core Team 2015).

(1) – In order to evaluate the validity of the experiment, i.e. the degree of contamination due to reagent or between samples, we added 24 positive controls samples, 22 negative controls samples and 38 blanks samples to our 140 soil samples before DNA extraction (Figure S2). Then, after DNA amplification, we verified that the three most abundance sequences in positive controls samples matched the three sequences added. Furthermore, we checked for the presence, in high proportion, of sequences in negative controls and blanks samples. Because those sequences (n = 2) were considered as potential contaminant we removed them.

(2) – As it is often difficult to disentangle rare MOTUs from potential errors at low abundance, we adopted a conservative approach and removed sequences that were < 5 % in frequency in all analyzed samples. We then checked for the presence of remaining sequences in control samples.

(3) – In order to determine if there are significant differences among communities resulting from (a) different DNA extractions of the same sample (i.e. three PCR/sample) and (b) different samples of the same site (i.e. two sample/site), we performed PERMANOVA (Anderson and Walsh 2013). Similarity among communities was evaluated using the Sørensen-Dice distance and significance of the PERMANOVA was assessed through 999 random permutations using “*vegan*” package (Oksanen et al. 2013). To visualize if (a) DNA extractions of the same sample and (b) samples of the same site, clustered together, we used hierarchical cluster analysis (Ward method) based on the three first axis of a principal component analysis, using “*ade4*” package (Dray and Dufour 2007).

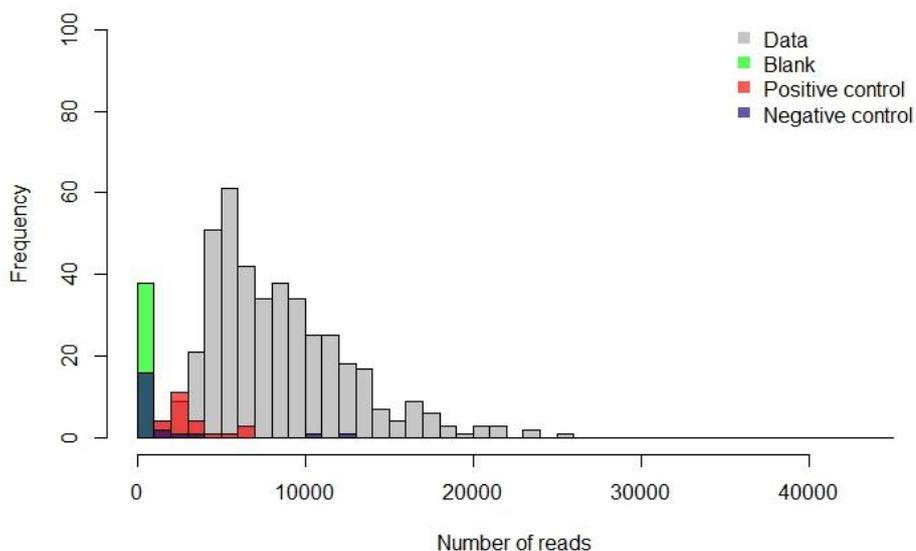


Figure S1. Relationship between the number of reads and the number of sequences (dot) and between the sequence length and the number of reads (line) in the original dataset.

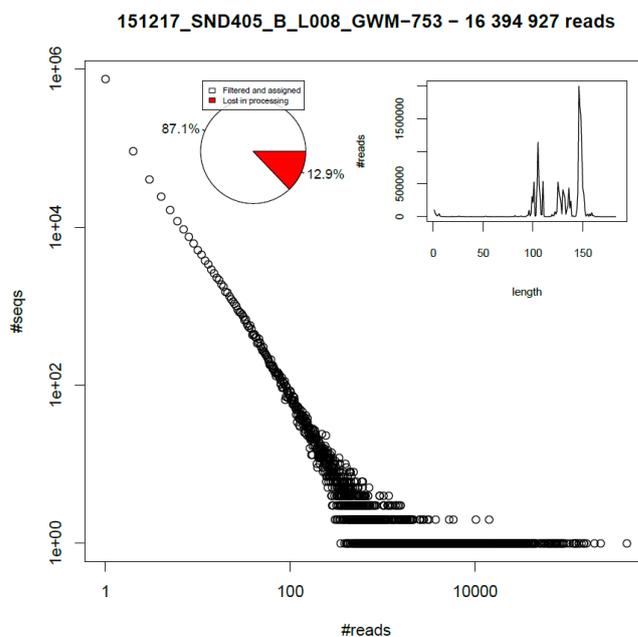


Figure S2. Relationship between the number of reads and the frequency of sequences in the clustered dataset.

- Anderson, M. J. and Walsh, D. C. 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? - *Ecol. Monogr.* 83: 557–574.
- Boyer, F. et al. 2016. OBITOOLS: a UNIX-inspired software package for DNA metabarcoding. - *Mol. Ecol. Resour.* 16: 176–182.
- Dray, S. and Dufour, A. B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. - *J. Stat. Softw.* 22: 1–20.
- Ficetola, G. F. et al. 2010. An In silico approach for the evaluation of DNA barcodes. - *BMC Genomics* 11: 1–10.
- Mercier, C. et al. 2013. SUMATRA and SUMACLUSt: fast and exact comparison and clustering of sequences.
- Oksanen, J. et al. 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-10.
- R Core Team 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. - R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Appendix 2. Variation in contextual, soil, stand and landscape variables in relation to forest continuity and stand maturity factors in the French pre-Alps (p-value based on two-way ANOVAs, type III SS).

Variables	Description	Ancient Mean (±SD)	Recent Mean (±SD)	p-value	Mature Mean (±SD)	Overmature Mean (±SD)	p-value
Contextual variables							
Lati	Latitude in decimal degrees	45.40 (±0.24)	45.47 (±0.22)	0.1645	45.38 (±0.23)	45.50 (±0.22)	0.0351
Long	Longitude in decimal degrees	5.84 (±0.27)	5.93 (±0.26)	0.1355	5.84 (±0.26)	5.94 (±0.26)	0.0814
Alti	Altitude in meters	1165 (±135.58)	1089 (±138.48)	0.0249	1136 (±139.82)	1121 (±144.66)	0.4575
Slope	Slope in percentage	24.14 (±7.27)	25.62 (±7.46)	0.4104	24.40 (±7.21)	25.32 (±7.58)	0.5710
Expo	Exposure in degrees	232 (±103.13)	233 (±112.65)	0.6981	226 (±103.21)	240 (±112.08)	0.9810
Soil variables							
H_index	Humus index (based on humus forms)	2.68 (±1.36)	2.91 (±1.68)	0.7146	3.19 (±1.39)	2.33 (±1.53)	0.0006
pH_A	pH-H ₂ O (topsoil)	6.31 (±1.03)	6.40 (±0.88)	0.8580	6.45 (±1.08)	6.24 (±0.81)	0.3799
C_tot_A	Total carbon (g/kg; topsoil)	87.20 (±39.19)	75.67 (±29.66)	0.4269	92.77 (±41.82)	69.42 (±20.38)	0.0857
N_tot_A	Total nitrogen (g/kg; topsoil)	5.04 (±2.45)	4.26 (±1.46)	0.1409	5.16 (±2.52)	4.13 (±1.23)	0.0777
P_tot_A	Total phosphor (g/kg; topsoil)	0.02 (±0.01)	0.02 (±0.01)	0.1194	0.02 (±0.01)	0.02 (±0.01)	0.1194
CN_ratio_A	Total carbon / nitrogen ratio (topsoil)	17.49 (±2.34)	17.71 (±2.70)	0.0453	18.12 (±2.46)	17.00 (±2.45)	0.9617
pH_B	pH-H ₂ O (subsoil)	7.33 (±1.07)	7.30 (±1.24)	0.6593	7.43 (±1.16)	7.20 (±1.14)	0.8839
C_tot_B	Total carbon (g/kg; subsoil)	36.40 (±26.63)	29.77 (±24.79)	0.1374	40.54 (±29.22)	25.12 (±18.61)	0.0267
N_tot_B	Total nitrogen (g/kg; subsoil)	2.04 (±1.48)	1.52 (±0.73)	0.0422	2.01 (±1.47)	1.55 (±0.78)	0.0596
P_tot_B	Total phosphor (g/kg; subsoil)	0.01 (±0.00)	0.01 (±0.00)	0.3703	0.01 (±0.00)	0.01 (±0.00)	0.6091
CN_ratio_B	Total carbon / nitrogen ratio (subsoil)	18.17 (±8.64)	19.75 (±17.42)	0.8135	21.25 (±14.11)	16.30 (±12.30)	0.1270
Clay_B	Clay proportion (g/100 gr, subsoil)	36.90 (±14.96)	41.79 (±15.68)	0.0145	37.76 (±16.38)	40.82 (±14.27)	0.0412
Silt_B	Silt proportion (g/100 gr, subsoil)	43.59 (±13.28)	42.56 (±8.50)	0.0755	43.54 (±12.22)	42.62 (±10.13)	0.0808
Sand_B	Sand proportion (g/100 gr, subsoil)	19.51 (±15.00)	15.65 (±15.26)	0.1160	18.70 (±15.55)	16.56 (±14.83)	0.4497

Appendix 2. continued.

Variables	Description	Ancient Mean (\pm SD)	Recent Mean (\pm SD)	p-value	Mature Mean (\pm SD)	Overmature Mean (\pm SD)	p-value
Stand variables							
Canop	Mean canopy openness (%)	10.47 (\pm 5.24)	10.27 (\pm 5.46)	0.7436	8.65 (\pm 3.82)	12.31 (\pm 6.09)	0.0061
Tree_Struc	Number of diameter classes of standing trees	11.97 (\pm 1.76)	12.61 (\pm 2.09)	0.5805	11.08 (\pm 1.01)	13.61 (\pm 1.85)	0.0001
G_stems	Total stems basal area in m ²	6.06 (\pm 1.77)	7.19 (\pm 1.98)	0.2700	5.90 (\pm 1.73)	7.38 (\pm 1.89)	0.0457
G_ST	Small* trees basal area (17.5 < DBH < 27.5 cm)	1.24 (\pm 0.80)	1.40 (\pm 0.98)	0.9349	1.70 (\pm 0.92)	0.88 (\pm 0.62)	0.0000
G_MT	Medium* trees basal area (27.5 < DBH < 37.5 cm)	1.62 (\pm 0.90)	1.88 (\pm 1.13)	0.4062	2.07 (\pm 1.14)	1.37 (\pm 0.70)	0.0087
G_LT	Large* trees basal area (37.5 < DBH < 62.5 cm)	1.95 (\pm 0.86)	2.33 (\pm 1.11)	0.5230	1.84 (\pm 0.91)	2.45 (\pm 1.00)	0.1426
G_VLT	Very large* trees basal area (DBH > 62.5 cm)	1.26 (\pm 1.84)	1.57 (\pm 1.63)	0.8829	0.28 (\pm 0.34)	2.67 (\pm 1.81)	0.0000
Tree_Compo	Coniferous proportion (%)	75.7 (\pm 14.19)	75.5 (\pm 17.82)	0.2164	72.3 (\pm 16.29)	79.3 (\pm 14.80)	0.0063
G_Beech	Beech basal area in m ²	1.36 (\pm 0.79)	1.45 (\pm 1.24)	0.2312	1.64 (\pm 1.05)	1.13 (\pm 0.93)	0.0018
G_Fir	Fir basal area in m ²	3.00 (\pm 2.07)	3.03 (\pm 2.04)	0.3849	2.08 (\pm 1.47)	4.06 (\pm 2.09)	0.0022
G_Spruce	Spruce basal area in m ²	1.21 (\pm 1.10)	1.75 (\pm 1.61)	0.0525	1.75 (\pm 1.58)	1.13 (\pm 1.03)	0.4244
Vol_Logs	Total logs volume in m ³	3.06 (\pm 3.65)	2.91 (\pm 2.63)	0.7210	1.51 (\pm 1.54)	4.66 (\pm 3.73)	0.0001
G_snags	Total snag basal area in m ²	0.27 (\pm 0.32)	0.55 (\pm 0.73)	0.4323	0.17 (\pm 0.20)	0.67 (\pm 0.72)	0.0087
Alpha_BM	Diversity of deadwood types	9.95 (\pm 6.98)	12.24 (\pm 8.11)	0.9544	8.00 (\pm 4.96)	14.42 (\pm 8.56)	0.0921
Alpha_MH	Diversity of tree microhabitats	2.19 (\pm 1.75)	2.97 (\pm 1.81)	0.0762	1.62 (\pm 1.11)	3.61 (\pm 1.87)	0.0001
Landscape variables (500-m-radius)							
Alpha_Occ	Number of soil occupancy	2.51 (\pm 1.04)	3.03 (\pm 0.98)	0.0006	2.89 (\pm 1.10)	2.61 (\pm 0.97)	0.4291
Dist_Foret	Distance to the nearest forest edge in m	226 (\pm 111.77)	139 (\pm 86.31)	0.0317	174 (\pm 105.00)	197 (\pm 113.71)	0.5744
Dist_1850	Distance to the nearest 1850 forest edge in m	556 (\pm 440.30)	360 (\pm 272.53)	0.0026	425 (\pm 415.86)	507 (\pm 339.18)	0.5865
Prop_Foret	Forest proportion (%)	92.32 (\pm 10.81)	87.00 (\pm 13.30)	0.0063	86.30 (\pm 13.99)	93.74 (\pm 8.57)	0.3646
Prop_HS	Beech-fir proportion (%)	78.55 (\pm 18.26)	71.74 (\pm 16.13)	0.0224	70.66 (\pm 17.80)	80.58 (\pm 15.83)	0.2518
Pro_FA	Ancient forest proportion (%)	81.19 (\pm 26.08)	53.85 (\pm 25.68)	0.0060	68.11 (\pm 29.60)	68.52 (\pm 29.09)	0.7691
Pro_FR	Recent forest proportion (%)	17.88 (\pm 26.47)	43.44 (\pm 24.92)	0.0041	30.64 (\pm 29.44)	29.13 (\pm 28.10)	0.7168
PA_Ratio	Perimeter-area ratio of forest cover	0.006 (\pm 0.002)	0.012 (\pm 0.005)	0.0000	0.009 (\pm 0.005)	0.008 (\pm 0.004)	0.6946

*The limits used to categorized tree diameters in small, medium, large and very large trees were those recommended by French forest managers in mountain areas (Gauquelin, X. and Courbaud, B. (eds), 2006. Guide des sylvicultures des forêts de montagne - Alpes du Nord françaises. Cemagref, CRPF Rhône-Alpes, ONF).

Appendix 3. Variation in contextual, soil, stand and landscape variables in relation to the interaction between forest continuity and stand maturity factors in the French pre-Alps (*p*-value based on two-way ANOVAs, type III SS).

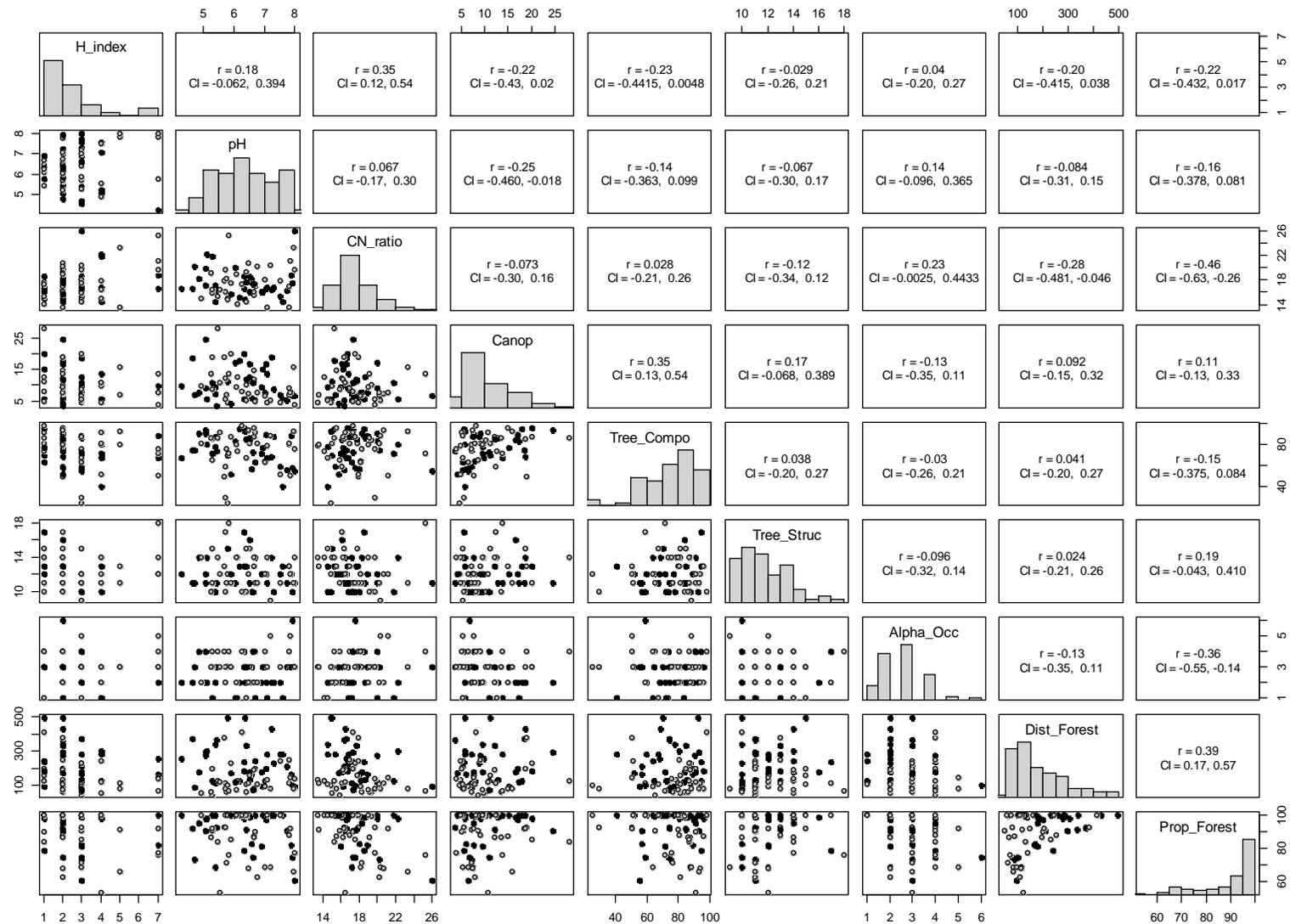
Variables	Description	AncPM Mean (±SD)	AncTM Mean (±SD)	RecPM Mean (±SD)	RecTM Mean (±SD)	p-value
Contextual variables						
Lati	Latitude in decimal degrees	45.33 (±0.23)	45.50 (±0.23)	45.44 (±0.23)	45.50 (±0.22)	0.3400
Long	Longitude in decimal degrees	5.78 (±0.26)	5.94 (±0.25)	5.91 (±0.25)	5.94 (±0.27)	0.3040
Alti	Altitude in meters	1179 (±129.75)	1145 (±145.79)	1073 (±133.59)	1102 (±144.93)	0.3480
Slope	Slope in percentage	23.56 (±6.56)	24.98 (±8.38)	25.63 (±8.14)	25.61 (±7.08)	0.6918
Expo	Exposure in degrees	231 (±96.84)	232 (±115.24)	217 (±114.87)	246 (±112.35)	0.5996
Soil variables						
H_index	Humus index (based on humus forms)	3.23 (±1.38)	1.87 (±0.83)	3.13 (±1.46)	2.72 (±1.87)	0.1474
pH_A	pH-H ₂ O (topsoil)	6.43 (±1.20)	6.14 (±0.72)	6.48 (±0.90)	6.33 (±0.89)	0.7732
C_tot_A	Total carbon (g/kg; topsoil)	97.34 (±46.02)	72.33 (±19.34)	86.07 (±35.20)	67.00 (±21.45)	0.9518
N_tot_A	Total nitrogen (g/kg; topsoil)	5.63 (±2.91)	4.18 (±1.17)	4.47 (±1.65)	4.09 (±1.31)	0.4085
P_tot_A	Total phosphor (g/kg; topsoil)	0.02 (±0.01)	0.02 (±0.01)	0.02 (±0.01)	0.02 (±0.01)	0.3490
CN_ratio_A	Total carbon / nitrogen ratio (topsoil)	17.50 (±2.61)	17.47 (±1.96)	19.03 (±1.96)	16.61 (±2.78)	0.0232
pH_B	pH-H ₂ O (subsoil)	7.36 (±1.14)	7.30 (±0.98)	7.53 (±1.21)	7.12 (±1.27)	0.5289
C_tot_B	Total carbon (g/kg; subsoil)	44.14 (±29.37)	25.05 (±17.25)	35.27 (±29.18)	25.18 (±20.16)	0.3286
N_tot_B	Total nitrogen (g/kg; subsoil)	2.37 (±1.76)	1.55 (±0.76)	1.48 (±0.63)	1.54 (±0.81)	0.1681
P_tot_B	Total phosphor (g/kg; subsoil)	0.01 (±0.00)	0.01 (±0.01)	0.01 (±0.00)	0.01 (±0.00)	0.9153
CN_ratio_B	Total carbon / nitrogen ratio (subsoil)	20.12 (±9.51)	15.31 (±6.45)	22.91 (±19.26)	17.12 (±15.79)	0.8873
Clay_B	Clay proportion (g/100 gr, subsoil)	32.69 (±13.31)	43.07 (±15.52)	45.21 (±18.00)	38.94 (±13.30)	0.0240
Silt_B	Silt proportion (g/100 gr, subsoil)	46.24 (±14.53)	39.69 (±10.46)	39.57 (±6.27)	45.05 (±9.44)	0.0276
Sand_B	Sand proportion (g/100 gr, subsoil)	21.07 (±15.65)	17.23 (±14.20)	15.22 (±15.24)	16.01 (±15.72)	0.3753

Appendix 3. continued.

Variables	Description	AncPM Mean (\pm SD)	AncTM Mean (\pm SD)	RecPM Mean (\pm SD)	RecTM Mean (\pm SD)	p-value
Stand variables						
Canop	Mean canopy openness (%)	8.39 (\pm 3.44)	13.52 (\pm 6.01)	9.02 (\pm 4.41)	11.31 (\pm 6.14)	0.2670
Tree_Struc	Number of diameter classes of standing trees	11.18 (\pm 1.10)	13.13 (\pm 1.92)	10.93 (\pm 0.88)	14.00 (\pm 1.75)	0.1175
G_stems	Total stems basal area in m ²	5.65 (\pm 1.59)	6.68 (\pm 1.89)	6.26 (\pm 1.93)	7.96 (\pm 1.73)	0.4895
G_SL	Small* trees basal area (17.5 < DBH < 27.5 cm)	1.66 (\pm 0.76)	0.62 (\pm 0.33)	1.77 (\pm 1.15)	1.10 (\pm 0.72)	0.1329
G_MT	Medium* trees basal area (27.5 < DBH < 37.5 cm)	1.94 (\pm 1.00)	1.14 (\pm 0.41)	2.26 (\pm 1.34)	1.57 (\pm 0.84)	0.6808
G_LT	Large* trees basal area (37.5 < DBH < 62.5 cm)	1.76 (\pm 0.78)	2.23 (\pm 0.92)	1.96 (\pm 1.10)	2.63 (\pm 1.06)	0.6809
G_VLT	Very large* trees basal area (DBH > 62.5 cm)	0.28 (\pm 0.40)	2.68 (\pm 2.18)	0.28 (\pm 0.23)	2.65 (\pm 1.50)	0.8613
Tree_Compo	Coniferous proportion (%)	70.2 (\pm 13.96)	83.9 (\pm 10.25)	75.5 (\pm 19.28)	75.5 (\pm 17.07)	0.0515
G_Beech	Beech basal area in m ²	1.73 (\pm 0.77)	0.83 (\pm 0.46)	1.51 (\pm 1.38)	1.39 (\pm 1.14)	0.0549
G_Fir	Fir basal area in m ²	2.20 (\pm 1.49)	4.16 (\pm 2.28)	1.90 (\pm 1.48)	3.97 (\pm 1.98)	0.7810
G_Spruce	Spruce basal area in m ²	1.34 (\pm 1.16)	1.01 (\pm 1.00)	2.36 (\pm 1.94)	1.24 (\pm 1.08)	0.3435
Vol_Logs	Total logs volume in m ³	1.49 (\pm 1.75)	5.37 (\pm 4.48)	1.53 (\pm 1.23)	4.07 (\pm 2.96)	0.4935
G_snags	Total snag basal area in m ²	0.14 (\pm 0.20)	0.47 (\pm 0.36)	0.22 (\pm 0.20)	0.83 (\pm 0.89)	0.4712
Alpha_BM	Diversity of deadwood types	8.00 (\pm 5.25)	12.80 (\pm 8.33)	8.00 (\pm 4.69)	15.78 (\pm 8.75)	0.2741
Alpha_MH	Diversity of tree microhabitats	1.32 (\pm 0.95)	3.47 (\pm 1.88)	2.07 (\pm 1.22)	3.72 (\pm 1.90)	0.3970
Landscape variables (500-m-radius)						
Alpha_Occ	Number of soil occupancy	2.59 (\pm 1.14)	2.40 (\pm 0.91)	3.33 (\pm 0.90)	2.78 (\pm 1.00)	0.5285
Dist_Foret	Distance to the nearest forest edge in m	215 (\pm 110.02)	242 (\pm 116.11)	115 (\pm 62.51)	159 (\pm 99.44)	0.4585
Dist_1850	Distance to the nearest 1850 forest edge in m	557 (\pm 489.32)	554 (\pm 373.29)	230 (\pm 131.84)	468 (\pm 313.39)	0.1081
Prop_Foret	Forest proportion (%)	90.79 (\pm 11.74)	94.56 (\pm 9.22)	79.72 (\pm 14.79)	93.06 (\pm 8.20)	0.1194
Prop_HS	Beech-fir proportion (%)	75.51 (\pm 19.17)	83.02 (\pm 16.44)	63.55 (\pm 13.13)	78.55 (\pm 15.47)	0.3664
Pro_FA	Ancient forest proportion (%)	79.39 (\pm 27.72)	83.82 (\pm 24.16)	51.55 (\pm 24.63)	55.76 (\pm 27.08)	0.9329
Pro_FR	Recent forest proportion (%)	19.67 (\pm 28.10)	15.24 (\pm 24.60)	46.72 (\pm 24.04)	40.70 (\pm 26.00)	0.9204
PA_Ratio	Perimeter-area ratio of forest cover	0.006 (\pm 0.003)	0.006 (\pm 0.001)	0.014 (\pm 0.005)	0.011 (\pm 0.004)	0.1199

*The limits used to categorized tree diameters in small, medium, large and very large trees were those recommended by French forest managers in mountain areas (Gauquelin, X. and Courbaud (eds), B. 2006. Guide des sylvicultures des forêts de montagne - Alpes du Nord françaises. - Cemagref, CRPF Rhône-Alpes, ONF).

Appendix 4. Correlation matrix of soil, stand and landscape variables used to model plant and springtail richness and assemblages in the French pre-Alps (r = Pearson product-moment correlation coefficient, CI = confidence interval, black dot = ancient forest sites, grey dot = recent forest sites).

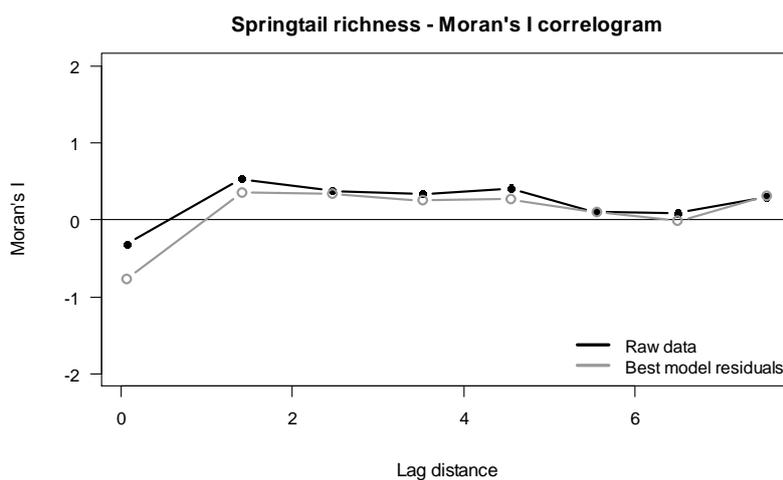
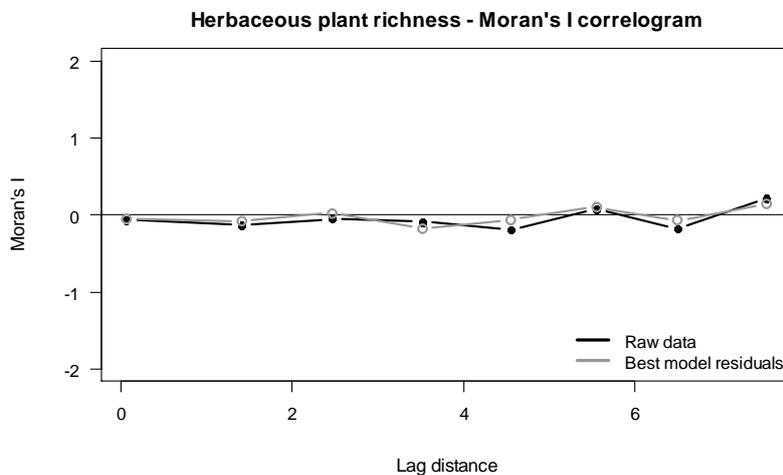


Appendix 5. Candidate models used to relate plant and springtail richness and assemblages to soil, stand and landscape variables, in the French pre-Alps.

#	Models	k
Soil models		
1	H_index	2
2	pH	2
3	CN_ratio	2
4	H_index + pH	3
5	H_index + CN_ratio	3
6	CN_ratio + pH	3
7	H_index + pH + CN_ratio	4
Stand models		
8	Tree_Struc	2
9	Tree_Compo	2
10	Canop	2
11	Tree_Struc + Tree_Compo	3
12	Tree_Struc + Canop	3
13	Tree_Compo + Canop	3
14	Tree_Struc + Tree_Compo + Canop	4
Landscape models		
15	Alpha_Occ	2
16	Dist_Forest	2
17	Prop_Forest	2
18	Prop_Forest + Dist_Forest	3
19	Prop_Forest + Alpha_Occ	4
20	Dist_Forest + Alpha_Occ	3
21	Prop_Forest + Dist_Forest + Alpha_Occ	5
Soil & stand models		
22	Tree_Struc + Tree_Compo + Canop + H_index	5
23	Tree_Struc + Tree_Compo + Canop + pH	5
24	Tree_Struc + Tree_Compo + Canop + CN_ratio	5
25	Tree_Struc + H_index + pH + CN_ratio	5
26	Tree_Compo + H_index + pH + CN_ratio	5
27	Canop + H_index + pH + CN_ratio	5
28	Tree_Struc + Tree_Compo + Canop + H_index + pH + CN_ratio	7
Soil & landscape models		
29	Prop_Forest + H_index + pH + CN_ratio	5
30	Dist_Forest + H_index + pH + CN_ratio	5
31	Alpha_Occ + H_index + pH + CN_ratio	5
32	Prop_Forest + Dist_Forest + Alpha_Occ + CN_ratio	5
33	Prop_Forest + Dist_Forest + Alpha_Occ + pH	5
34	Prop_Forest + Dist_Forest + Alpha_Occ + H_index	5
35	Prop_Forest + Dist_Forest + Alpha_Occ + H_index + pH + CN_ratio	7
Stand & landscape models		
36	Prop_Forest + Tree_Struc + Tree_Compo + Canop	5
37	Dist_Forest + Tree_Struc + Tree_Compo + Canop	5

38	Alpha_Occ + Tree_Struc + Tree_Compo + Canop	5
39	Prop_Forest + Dist_Forest + Alpha_Occ + Tree_Struc	5
40	Prop_Forest + Dist_Forest + Alpha_Occ + Tree_Compo	5
41	Prop_Forest + Dist_Forest + Alpha_Occ + Canop	5
42	Prop_Forest + Dist_Forest + Alpha_Occ + Tree_Struc + Tree_Compo + Canop	7
Soil, stand & landscape models		
43	Dist_Forest + Alpha_Occ + Tree_Compo + Canop + pH + CN_ratio	7
44	Dist_Forest + Alpha_Occ + Tree_Struc + Canop + H_index + CN_ratio	7
45	Prop_Forest + Alpha_Occ + Tree_Struc + Tree_Compo + H_index + pH	7
46	Prop_Forest + Alpha_Occ + Tree_Compo + Canop + H_index + CN_ratio	7
47	Prop_Forest + Dist_Forest + Tree_Struc + Canop + pH + CN_ratio	7
48	Prop_Forest + Dist_Forest + Tree_Struc + Tree_Compo + H_index + pH	7
49	Prop_Forest + Dist_Forest + Alpha_Occ + Tree_Struc + Tree_Compo + Canop + H_index + pH + CN_ratio	10
Null model		
50		1

Appendix 6. Moran's *I* correlogram on raw data and top model residuals (lowest AIC_c value) used to predict plant and springtail richness in the French pre-Alps. Correlograms were computed using 8 lag classes (following Sturges rule) and a randomization test with 999 permutations was used to determine the probability of observing a value of *I* as large as the observed value. Significance of Moran's *I* coefficient for each distance classes was tested using Bonferroni's correction ($0.05/8 = 0.0062$).



Article 2 :

Are biodiversity patterns of saproxylic beetles

shaped by habitat limitation or dispersal limitation?

A case study in unfragmented montane forests

Philippe Janssen, Eugénie Cateau, Marc Fuhr, Benoit Nusillard, Hervé Brustel and Christophe Bouget

Biodiversity and Conservation (2016) 25:1167–1185

DOI 10.1007/s10531-016-1116-8

1.1. Résumé

Comprendre les processus qui façonnent les patrons de biodiversité est essentiel pour la gestion et la conservation des écosystèmes. Les conditions locales de l'environnement sont généralement de bons prédicteurs de la distribution des espèces et les variations dans la qualité de l'habitat sont habituellement corrélées à la richesse en espèces. Cependant, au-delà de cette limite par l'habitat, la présence ou l'absence des espèces peut être contrainte par une limite de dispersion. Nous avons testé l'importance relative de ces deux limites sur la diversité des coléoptères saproxyliques en utilisant l'ancienneté des forêts comme un indicateur de la limite de dispersion et la maturité des peuplements comme un indicateur de la limite par l'habitat. L'ancienneté était reliée au maintien dans le temps d'un couvert forestier, alors que la maturité était reliée à la disponibilité d'attributs des stades tardifs du cycle sylvicole. Nous avons échantillonné 40 hêtraies-sapinières montagnardes dans les Préalpes françaises, selon un dispositif balancé dans lequel nous avons croisé l'ancienneté et la maturité. Un total de 307 espèces de coléoptères saproxyliques ont été capturées en utilisant des pièges à interception multidirectionnelle et en extrayant les espèces de la litière au berlèse, après tamisage sur le site. Nous avons exploré la réponse des espèces peu et très dispersives à l'ancienneté des forêts et la maturité des peuplements. La diversité des coléoptères saproxyliques augmentait significativement avec la maturité des peuplements et était avant tout influencée par des variables en lien avec la diversité des bois morts à l'échelle du peuplement et la disponibilité en habitats favorables à l'échelle du paysage. Étonnement, nous n'avons trouvé aucune preuve de l'existence d'une limite de dispersion entre forêts anciennes et récentes. Les patrons de diversité n'étaient ni influencés par l'ancienneté, ni par les variables associées, cela même pour les espèces peu dispersives. Notre étude démontre que dans les paysages dominés par les forêts non fragmentées, les coléoptères saproxyliques sont capables de coloniser les forêts récentes, tant que les ressources locales en bois morts sont suffisamment diversifiées (e.g. en espèces d'arbres, position, classes de diamètres et/ou stades de décomposition).

Mots-clés: patrons de biodiversité, ancienneté des forêts, maturité des peuplements, coléoptères saproxyliques

1.2. **Abstract**

Understanding the processes that shape biodiversity patterns is essential for ecosystem management and conservation. Local environmental conditions are often good predictors of species distribution and variations in habitat quality usually positively correlate to species richness. However, beside habitat limitation, species presence-absence may be constrained by dispersal limitation. We tested the relative importance of both limitations on saproxylic beetle diversity, using forest continuity as a surrogate for dispersal limitation and stand maturity as a surrogate for habitat limitation. Forest continuity relies on the maintenance of a forest cover over time, while stand maturity results in the presence of old-growth habitat features. Forty montane beech-fir forests in the French pre-Alps were sampled, under a balanced sampling design in which forest continuity and stand maturity were crossed. A total of 307 saproxylic beetle species were captured using flight-interception traps and Winkler-Berlese extractors. We explored the response of low- versus high-dispersal species groups to forest continuity and stand maturity. Saproxylic beetle diversity increased significantly with stand maturity and was mostly influenced by variables related to deadwood diversity at the stand scale and suitable habitat availability at the landscape scale. Surprisingly, no evidence of dispersal limitation was found, as diversity patterns were not influenced by forest continuity and associated variables, even for low-dispersal species. Our study demonstrates that in an unfragmented forest landscape, saproxylic beetles are able to colonize recent forests, as long as local deadwood resources are sufficiently diversified (e.g. tree species, position, diameter and/or decay stage).

Keywords: biodiversity patterns, forest continuity, stand maturity, saproxylic beetles.

1.3. Introduction

Understanding the processes that shape local species composition and diversity is a fundamental question in ecology (Sutherland et al. 2013). Variability in local species diversity is usually assumed to reflect differences in environmental conditions. This assumption relies both on the island biogeography theory (MacArthur and Wilson 1967) and the ecological niche theory (Hutchinson 1957), where species-rich sites result from species coexistence through habitat availability and heterogeneity, two complementary qualities usually correlated. However, beside habitat limitation, variability in local species diversity may result from dispersal limitations that constrain species movements toward suitable habitats (Pulliam 2000). Understanding the relative influence of dispersal versus habitat limitations has implications for biodiversity conservation and the management of ecosystems (Hodgson et al. 2011).

Species dispersal plays several fundamental roles in communities dynamics through the colonization of newly available habitats and genetic flow (Clobert et al. 2012). Dispersal is closely related to spatio-temporal variations in resource availability, given that species tend to move from poor-quality to high-quality habitats (Lowe 2009). However, dispersal abilities vary within and among species groups, which can be defined according to species traits such as flight ability for animals. Depending on dispersal abilities and distance to habitat source, colonization of newly available habitats may take more or less time and explain the absence of species from suitable habitats (Pulliam 2000).

Even for high-dispersal species, the ability to successfully establish a population in new habitat patches remains dependent on species-specific requirements. Species niche breadth shows the ability of a given individual species to perform as a function of resource availability (Devictor et al. 2010). Furthermore, habitat quality may contribute to species presence-absence patterns (Pulliam 2000). Indeed, habitats that include both a large amount and a diversity of resources may support a greater diversity of species, including specialists which are able to perform thanks to very specific resources. Variations in habitat quality therefore provide a practical framework in which to study patterns of species diversity.

In forest ecosystems, forest continuity and stand maturity have contrasting effects on biodiversity. Forest continuity is related to the maintenance of forest cover over time, regardless of stand maturity and management type. Ancient forests have been in continuous existence for at least 200 years while recent forests are mainly agricultural areas afforested during the last 200 years (Hermy and Verheyen 2007). Experimental studies testing the role of forest continuity in shaping community structure have largely focused on plants (Hermy and Verheyen 2007). Results have shown that plant species closely related to ancient forests were usually more adapted to forest interior conditions (e.g. shade tolerant) and have short-distance dispersal abilities (e.g. myrmecochory) (Verheyen et al. 2003; Sciana et al. 2009). However, the influence of forest continuity on other taxa remained unclear since very few studies have been conducted to date (e.g. Assmann 1999; Gossner et al. 2008; Buse 2012). Stand maturity is usually related to old-growth habitat features. Compared to mature stands, overmature stands are characterized by a greater proportion of very large trees (e.g. Whitman and Hagan 2007), and a larger abundance and diversity of deadwood (e.g. Meyer and Schmidt 2011) and tree-related microhabitats (e.g. Winter and Möller 2008). By enhancing habitat quality, overmature stands may improve species coexistence, especially for saproxylic species depending on specific deadwood resources (e.g. Stenbacka et al. 2010;

Lassauce et al. 2012). Finally, overmature stands may highlight the effect of habitat limitation on biodiversity patterns.

Using forest continuity as a surrogate for dispersal limitation and stand maturity as a surrogate for habitat limitation, we evaluated the relative importance of both limitations on saproxylic beetle diversity patterns. Saproxylic beetles are a rich group of specialized species that depend on deadwood for at least a part of their lifecycle (Speight 1989). They are among the first organisms to colonize dying trees and, consequently, play a fundamental role in wood decomposition and nutrient recycling (Speight 1989; Siitonen 2001). Previous works have shown that saproxylic beetle diversity is closely linked to deadwood quantity (Lassauce et al. 2011; Lachat et al. 2012; Bouget et al. 2014) and that many species are more closely linked to specific deadwood qualities such as tree species, diameter, stage of decay and microhabitat presence (Jonsell et al. 2007; Brin et al. 2011; Bouget et al. 2013). Saproxylic beetle diversity may therefore respond to stand maturity. Moreover, dispersal abilities vary greatly among saproxylic species, i.e. between flightless and flying beetles. Since probability of colonization is a function of patch isolation in space and time (Clobert et al. 2012), response of saproxylic beetles to forest continuity may depend on their dispersal abilities. This suggests that low- and high-dispersal species may have different response patterns to both environmental conditions (Lassau et al. 2005; Janssen et al. 2009) and distance to sources (Irmeler et al. 2010; Bouget et al. 2015).

Based upon a sampling design crossing forest continuity and stand maturity, we quantified the relative contribution of dispersal and habitat limitation on saproxylic beetle richness and abundance. We used information on flight ability to build species groups, i.e. flightless beetles (brachypterous and apterous) were considered as low-dispersal species and flying beetles (macropterous) were considered as high-dispersal species. We then studied the response of (i) total species, (ii) low-dispersal species and (iii) high-dispersal species to forest continuity and stand maturity. Specifically, we explored the following two hypotheses:

- (1) Forest continuity induces dispersal limitation from habitat sources, i.e. ancient forests, to newly available habitats, i.e. recent forests. This limitation should influence low-dispersal species more than high-dispersal species, and may be a function of isolation from habitat sources. Regardless of stand maturity, we hypothesized that the richness and abundance of low-dispersal saproxylic beetle species would increase from recent to ancient forests, and that the proportion of ancient forests in the surrounding landscape and the distance at which they are found would be key parameters explaining diversity patterns.
- (2) Stand maturity induces habitat limitation between structurally homogeneous habitats, i.e. mature stands, and structurally heterogeneous habitats, i.e. overmature stands. This limitation may influence specialized species, such as saproxylic beetles, and may be driven above all by resource availability. Regardless of forest continuity, we hypothesized that the richness and abundance of low- and high-dispersal saproxylic beetle species would increase from mature to overmature stands. We further hypothesized that deadwood quantity and quality would be key parameters explaining diversity patterns.

1.4. Materials and methods

1.4.1. Study area and sampling design

The study was carried out in the French pre-Alps, west of the Northern Alps Mountains (Fig. 1). The area encompasses the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges (three Regional Natural Parks) characterized by a limestone substratum and a temperate climate. Landscapes are mainly covered by forests (63 %) among which beech-fir stands are the most widespread. Owing to topographic and social constraints, forest management has been quite extensive and certain forest stands have not been managed for decades.

In 2014, we sampled 40 sites located in montane beech-fir forests at an altitude of 800 – 1500 m. The dominant tree species are European beech *Fagus sylvatica*, silver fir *Abies alba* and Norway spruce *Picea abies*. Our stratified and balanced sampling design crossed forest continuity and stand maturity. Forest continuity was characterized using 1:40 000 État-Major maps of France (Cateau et al. 2015), charted in the middle of the 19th century, and 1:10 000 up-to-date vegetation maps. Forest cover overlapping in both maps was considered to indicate ancient forests (AF, n=20), while current forest cover overlapping with crops or meadows in the État-Major maps was considered to indicate recent forests (RF, n=20). Stand maturity was *a priori* approached by forest inspections and confirmed after stand attribute measurements were taken. Among a larger sampling design of 70 stands, we selected 20 mature (AF=10, RF=10) and 20 overmature stands (AF=10, RF=10). To improve the independence of our observations and avoid edge influence, all sampling sites were established >1.2 km away from any other site, were located in ancient or recent forest stands >5 ha in area, and were >68 m from the nearest stand edge.

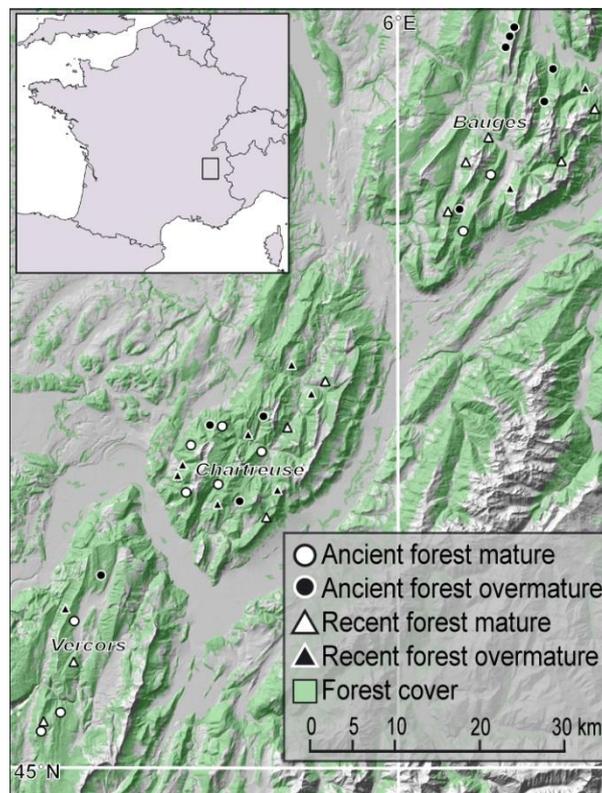


Fig. 1 Study area and distribution of sampling sites among ancient and recent forests and mature and overmature stands in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Northern Alps, France

1.4.2. Insect sampling

Insects were collected using two sampling methods: flight-interception traps efficient at capturing flying beetles and Winkler-Berlese extractors of litter samples efficient at capturing flightless soil-dwelling beetles. From May to August 2014, three replicates of flight-interception traps were installed in each stand approximately 30 m apart and 1.5 m above the ground, for a total of 120 traps. Each trap consisted of two perpendicularly intercepting transparent plastic panes (40–60 cm), for a cumulative panel area of 1 m², with a funnel below leading to collecting vials filled with a mixture of 50 % propylene glycol, 50 % water and detergent to kill and preserve the insects. Flight-interception traps were emptied monthly. Flightless soil-dwelling beetles were sampled by sifting litter through 0.5 cm-mesh Winkler bags. In each stand, a total of six liters of litter samples was collected at the base of the six largest living trees: two beech, two fir and two spruce trees. Litter sifting was conducted in October 2014 and insects were extracted at the laboratory with Berlese funnels for one month (Cateau et al. 2016). Except for Staphylinidae beetles (excl. Pselaphinae and Dasycerinae), most saproxylic beetles were identified to the species or genus level, depending on the information available in the literature, by the authors and independent experts. Staphylinidae is one of the most diversified beetle families, and its identification is quite difficult and time-consuming. Moreover, saproxylic species richness and composition, with or without staphylinidea, respond similarly to stand and landscape gradients (Parmain et al. 2015).

1.4.3. Characterization of sampling sites

At the stand scale, each plot was characterized using a 10-m-radius and a 20-m-radius subplot. Within the 10-m-radius subplot (area: 314 m²), we recorded all standing trees with a diameter at breast height (DBH) ≥ 7.5 cm and all lying trunks with a diameter ≥ 7.5 cm at the base and ≥ 1 m in length. Within the 20-m-radius subplot (area: 1 256 m²), we recorded all standing trees with a DBH ≥ 30 cm and all lying trunks with a diameter ≥ 30 cm at the base and ≥ 1 m in length. For each standing tree and lying trunk, tree species, decay stage and tree microhabitats (cavities, sporophores of saproxylic fungi, ivy, sap runs, missing bark, cracks and shelter bark) were recorded whenever possible. For lying trunk, the diameter at both ends and in the middle section as well as length was recorded (only the portion located inside the plots was considered). Five decay stages were estimated based on resistance to tree caliper penetration: (I) hard wood, (II) caliper penetration $< 1/4$ of the tree diameter, (III) caliper penetration $< 1/2$ but $> 1/4$ of the tree diameter, (IV) caliper penetration $< 3/4$ but $> 1/2$ of the tree diameter, (V) caliper penetration $> 3/4$ of the tree diameter.

At the landscape scale, a Geographic Information System managed with ArcGIS 10.1 (Environmental Systems Research Inst., Redlands, CA, USA) was used to characterize the geographic context within a 500-m-radius around each sampling site. We used local scale vegetation maps provided by managers to describe forest stand types and landscape composition around each plot.

1.4.4. Environmental variables

At the stand scale, latitude, longitude, altitude, exposure and slope were recorded at the center of the plots. The number of diameter classes was calculated using 2-cm-diameter classes. Deadwood diversity was estimated as the number of combinations formed by position (snags versus logs), species, decay class and 2-cm-diameter classes (Table 1).

At the landscape scale, variables based on spatial composition and configuration were computed. Landscape composition refers to the relative proportion of forests, beech-fir stands and ancient forests within a 500-m-radius around each sampling site, while landscape configuration refers to the spatial arrangement of patches within the landscape, i.e. perimeter-area ratio, distance to the nearest forest edge and distance to the nearest ancient/recent forest edge.

1.4.5. Statistical analysis

All statistical analyses were performed with R version 3.1.2 (R Core Team 2014). Based upon data exploration (Zuur et al. 2010), independent variables with a skewness >1 were log or log+1 transformed to approximate normal distribution (see also correlation matrix, Online Resource Fig. 1 & 2). We then test the significance of each environmental variable to forest continuity, stand maturity and the interaction term using two-ways ANOVA with Tukey's post-hoc tests (Table 1).

At regional scale (γ diversity), we estimated the performance of our sampling design by comparing the total number of species collected with the extrapolated species richness using incidence-based Chao estimator (vegan package). We then used rarefaction curves to compare accumulated species richness between ancient and recent forests, mature and overmature stands, ancient mature and ancient overmature stands, recent mature and recent overmature stands (BiodiversityR package).

At local scale (α diversity), we used two-ways ANOVA with Tukey's post-hoc tests to determine whether diversity patterns were influenced by forest continuity, stand maturity and their interaction. We then investigated whether saproxylic beetle richness and abundance were predicted by habitat and landscape features, using 30 *a priori* biologically plausible candidate linear models (Online Resource Table 2). Because, richness and abundance may not be independent, we furthermore assessed models performance with standardized richness as dependent variable, by including abundance as a covariate. To avoid biasing estimates toward forest continuity or stand maturity, ten models included variables describing forest continuity only, ten models included variables describing stand maturity only, and ten models included both types of variables. We used either Poisson or negative binomial regressions depending on the overdispersion of the count data and controlled for multicollinearity among explanatory variables with variance inflation factors (car package), *i.e.* only models with VIF <3 were considered (Zuur et al. 2010). To assess spatial autocorrelation, we used Moran's correlogram in the model residuals among sampling sites (ncf package). The significance of Moran's I coefficient at each distance class was evaluated with 999 permutations while the overall significance of the correlogram was tested with Bonferroni's correction (Legendre and Legendre 1998). To identify the most parsimonious regression model, we used Akaike's information criterion corrected for small sample sizes (Burnham and Anderson 2002). Moreover, as recommended by Burnham and Anderson (2002), we used model averaging to estimate parameter and associated unconditional standard errors based on the subset of top ranking models for which the sum of AICc weights reached ≥ 0.95 (MuMIn package). To determine the relative importance of forest continuity versus stand maturity for saproxylic beetles, we compared the sum of AICc weights for the three categories of models: forest continuity variables only, stand maturity variables only, and both types of variables (Burnham and Anderson 2002).

1.5. Results

1.5.1. Forest continuity and stand maturity

Compared to recent forest sites, ancient forest sites were included in a matrix that contained more forests ($p = 0.028$), more beech-fir stands ($p = 0.025$) and more ancient forests ($p < 0.001$) (Table 1). Ancient forest sites were also located at a greater distance from the forest edge ($p = 0.021$) and in patches with less complex shapes ($p = 0.005$) than recent forest sites.

Compared to mature stands, overmature stands were poorer in beech ($p = 0.033$) but richer in fir ($p < 0.001$) (Table 1). Overmature stands were also more heterogeneous ($p = 0.002$), with a greater number of very large trees ($p < 0.001$), a smaller number of stems ($p < 0.001$) and a higher diversity of tree microhabitats ($p < 0.001$). The deadwood compartment was more diversified ($p < 0.001$) and more abundant (volume of large logs, $p < 0.001$; number of large snags, $p < 0.001$) in overmature than in mature stands.

Finally, except for the perimeter-area ratio of forest cover ($p = 0.043$) and the volume of large logs ($p = 0.049$), all of the environmental variables were not influenced by the interaction term. Tukey HSD tests showed that the perimeter-area ratio of forest cover was more important in recent-mature stands than in ancient-mature stands ($p = 0.005$) and ancient-overmature stands ($p = 0.011$), and that the volume of large logs was more important in ancient-overmature stands than in ancient-mature stands ($p < 0.001$) and recent-mature stands ($p = 0.001$).

1.5.2. Diversity patterns of saproxylic beetles

A total of 307 saproxylic beetle species (18 729 individuals) belonging to 53 families were captured at the 40 sites (flight-intercept traps: 284 species, 16 884 individuals; Winkler-Berlese extractors: 52 species, 1 845 individuals). High-dispersal beetles encompassed 275 species (17 032) from 48 families, while low-dispersal beetles encompassed 27 species (1 666 individuals) from 5 families (Online Resource Table 1). Extrapolated species richness (Chao) indicated that species pool may encompass 385 ($SD \pm 149$) species, meaning that 80 % of the saproxylic beetle diversity in the area was sampled.

The species pool of saproxylic beetles was much more influenced by stand maturity than by forest continuity (Online Resource Fig. 3). From sample-based rarefaction curves, overmature stands encompassed a pool of 281 ($SD \pm 5.56$) species versus 239 ($SD \pm 5.04$) species in mature stands, while ancient forests encompassed a pool of 267 ($SD \pm 5.34$) versus 249 ($SD \pm 5.06$) species in recent forests. Interaction between forest continuity and stand maturity confirmed previous patterns: ancient overmature stands were more diversified than ancient mature stands, with 235 ($SD \pm 5.37$) and 196 ($SD \pm 5.03$) species respectively. Recent overmature stands were also more diversified than recent mature stands, with 216 ($SD \pm 5.02$) and 192 ($SD \pm 4.96$) species respectively.

At local scale, diversity patterns were influenced by stand maturity but not by forest continuity or interaction term (Table 2). Total richness ($p = 0.012$) and abundance ($p = 0.003$), and high-dispersal richness ($p = 0.014$) and abundance ($p = 0.004$) all increased from mature to overmature stands.

Table 1 Variation in forest continuity and stand maturity variables used to model saproxylic beetle richness and abundance in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Northern Alps, France (BD = basal diameter, DBH = diameter at breast height, p-value based on two-ways ANOVA).

Variables	Description	Ancient	Recent	p-value	Mature	Overmature	p-value
		Mean (\pm SD)	Mean (\pm SD)		Mean (\pm SD)	Mean (\pm SD)	
lati	Latitude in decimal degrees	45.44 (\pm 0.25)	45.42 (\pm 0.21)	0.7777	45.38 (\pm 0.23)	45.48 (\pm 0.22)	0.1551
long	Longitude in decimal degrees	5.86 (\pm 0.27)	5.88 (\pm 0.26)	0.8203	5.84 (\pm 0.27)	5.91 (\pm 0.25)	0.3856
alti	Altitude in meters	1172 (\pm 156.1)	1137 (\pm 159.5)	0.5008	1171 (\pm 160.0)	1137 (\pm 155.7)	0.5070
slope	Slope in percentage	22.20 (\pm 7.22)	25.63 (\pm 7.21)	0.1409	24.02 (\pm 7.76)	23.82 (\pm 7.08)	0.9323
expo	Exposure in degrees	216.3 (\pm 103.7)	226.0 (\pm 113.7)	0.7841	206.1 (\pm 108.1)	236.2 (\pm 107.5)	0.3941
Stand maturity variables measured at stand scale							
G_beech	Beech basal area in m ²	1.42 (\pm 0.85)	1.53 (\pm 1.07)	0.7123	1.80 (\pm 0.80)	1.15 (\pm 1.01)	0.0334
G_fir	Fir basal area in m ²	3.30 (\pm 2.28)	2.97 (\pm 2.21)	0.5594	1.79 (\pm 1.15)	4.48 (\pm 2.24)	0.0000
G_spruce	Spruce basal area in m ²	1.07 (\pm 1.04)	1.49 (\pm 1.27)	0.3093	1.50 (\pm 1.28)	1.05 (\pm 1.01)	0.3345
N_trees_classes	Number of diameter classes of standing trees	21.55 (\pm 3.05)	21.60 (\pm 3.10)	0.9542	20.15 (\pm 2.35)	23.00 (\pm 3.03)	0.0022
N_trees	Number of living trees per hectare	93.8 (\pm 40.66)	108.1 (\pm 48.32)	0.2476	124.5 (\pm 46.94)	77.4 (\pm 26.92)	0.0004
N_large_trees	Number of very large living trees (DBH > 62.5 cm)	3.35 (\pm 4.15)	3.45 (\pm 3.36)	0.9001	0.60 (\pm 0.88)	6.20 (\pm 3.35)	0.0000
Vol_large_cwd	Volume of large logs (BD > 30 cm) in m ³	2.47 (\pm 3.65)	1.20 (\pm 1.82)	0.0986	0.31 (\pm 0.61)	3.36 (\pm 3.49)	0.0002
N_large_snags	Number of large snags (DBH > 30 cm)	1.95 (\pm 2.39)	1.25 (\pm 1.89)	0.2090	0.35 (\pm 0.59)	2.85 (\pm 2.43)	0.0000
Alpha_cwd	Diversity of deadwood types	13.30 (\pm 9.70)	10.05 (\pm 5.33)	0.1174	7.30 (\pm 4.46)	16.05 (\pm 8.23)	0.0001
Alpha_mh	Diversity of tree microhabitats	2.20 (\pm 2.07)	2.60 (\pm 1.76)	0.4211	1.25 (\pm 1.02)	3.55 (\pm 1.90)	0.0000
Forest continuity variables measured at landscape scale							
Prop_Forest	Forest proportion within a 500-m-radius (%)	93.72 (\pm 7.85)	86.73 (\pm 11.62)	0.0289	88.06 (\pm 12.90)	92.39 (\pm 6.78)	0.1666
Prop_BF	Beech-fir proportion within a 500-m-radius (%)	84.99 (\pm 16.18)	72.61 (\pm 17.04)	0.0252	77.13 (\pm 17.32)	80.48 (\pm 18.08)	0.5311
Prop_Ancient	Ancient forest proportion within a 500-m-radius (%)	86.06 (\pm 10.71)	39.35 (\pm 25.65)	1.1158	62.90 (\pm 32.09)	62.51 (\pm 29.86)	0.9507
Complex_Forest	Perimeter-area ratio of forest cover	0.005 (\pm 0.001)	0.008 (\pm 0.004)	0.0054	0.007 (\pm 0.004)	0.006 (\pm 0.002)	0.1011
Dist_Forest	Distance to the nearest forest edge in m.	367.3 (\pm 243.4)	216.8 (\pm 125.2)	0.0212	312.5 (\pm 234.8)	271.6 (\pm 175.5)	0.5165
Dist_Past_Edge	Distance to the nearest ancient/recent edge in m.	386.1 (\pm 320.7)	249.7 (\pm 320.3)	0.1940	335.2 (\pm 329.8)	300.5 (\pm 325.3)	0.7382

Table 2 Mean (\pm SD) of dependent variables in relation to forest continuity and stand maturity in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Northern Alps, France (p -value based on two-ways ANOVA).

Dependent variable	Forest continuity			Stand maturity		
	Ancient	Recent	p-value	Mature	Overmature	p-value
Total richness	75.1 (\pm 19.95)	72.8 (\pm 17.44)	0.6887	66.6 (\pm 15.44)	81.3 (\pm 18.79)	0.0125
Total abundance	457.8 (\pm 207)	478.6 (\pm 182)	0.7128	379.8 (\pm 152)	556.6 (\pm 192)	0.0033
Low-dispersal richness	8.3 (\pm 1.90)	9.0 (\pm 2.44)	0.3103	8.3 (\pm 2.16)	9.0 (\pm 2.21)	0.3103
Low-dispersal abundance	38.4 (\pm 16.75)	44.9 (\pm 16.41)	0.2282	39.6 (\pm 16.22)	43.6 (\pm 17.33)	0.4555
High-dispersal richness	66.4 (\pm 19.81)	63.0 (\pm 16.04)	0.5372	57.8 (\pm 14.77)	71.6 (\pm 18.38)	0.0149
High-dispersal abundance	419.1 (\pm 209)	432.5 (\pm 177)	0.8114	339.6 (\pm 156)	512.0 (\pm 188)	0.0040

1.5.3. Key parameters driving saproxylic beetle richness and abundance

Observed Moran's I in model residuals were non-significant for all of the dependent variables, indicating that spatial patterns were accounted for by forest continuity and stand maturity variables (Online Resource Fig. 4).

1.5.3.1. Model ranking

Overall, stand maturity models were far more powerful than forest continuity models in explaining diversity patterns (Table 3). Total and high-dispersal richness were best predicted by stand maturity model #1 (pseudo- R^2 range from 37 % to 38 %), while total and high-dispersal abundance were best predicted by forest continuity and stand maturity model #21 (pseudo- R^2 = 29 %). Low-dispersal richness and abundance were best explained by the null model. When accounting for abundance in models, standardized richness was best predicted by the same best model as total richness (i.e. model # 1) but model performance increased substantially (pseudo- R^2 = 68 %). Although some of these models show quite a strong support to explain diversity patterns, model selection uncertainty remains since associated AIC_c weight and evidence ratio were relatively low. We therefore used model averaging, ranging from the 5 to the 20 best models, to draw inferences about the variables influencing saproxylic beetles.

Table 3 Top-ranking models among 31 models predicting saproxylic beetle richness and abundance in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Northern Alps, France, as assessed with Akaike's information criterion corrected for small sample size (AIC_c). Dependent variable, model number, related group model (continuity, maturity or both), number of estimated parameters including the intercept (k), AIC_c , AIC_c weight (W), adjusted R^2 and evidence ratio (ER), i.e. Akaike weight of best model/Akaike weight of second best model, are provided.

Dependent variable	Top-ranking	Type	k	AIC_c	W	R^2	ER
Total richness	1	Maturity	2	332.7	0.546	0.38	3.4
Total abundance	21	Continuity + Maturity	4	534.2	0.211	0.29	1.4
Standardized richness	1	Maturity	3	311.5	0.380	0.65	1.3
Low-dispersal richness	31	Null	1	184.1	0.122	0.00	1.0
Low-dispersal abundance	31	Null	1	339.3	0.124	0.00	1.3
High-dispersal richness	1	Maturity	2	329.5	0.525	0.37	3.4
High-dispersal abundance	21	Continuity + Maturity	4	534.9	0.239	0.29	1.4

Table 4 Average coefficients (AC) and confidence intervals (CI) for each variable of the top ranking models (i.e. sum of AIC_c weights ≥0.95) predicting total saproxylic beetles richness and abundance in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Northern Alps, France. The 95 % confidence interval of coefficients in bold excluded 0, NA = not available.

Parameter	Total abundance		Total richness		Standardized richness	
	AC	CI	AC	CI	AC	CI
(Intercept)	6.000	(4.012; 7.988)	3.821	(3.408; 4.234)	3.620	(3.319; 3.923)
Abundance	NA	NA	NA	NA	0.001	(0.001; 0.001)
N_tree_classes	0.041	(-0.007; 0.089)	0.001	(-0.022; 0.024)	-0.009	(-0.026; 0.008)
N_large_trees	0.160	(-0.015; 0.336)	-0.029	(-0.114; 0.056)	-0.069	(-0.133; -0.007)
Vol_large_cwd	0.110	(-0.103; 0.323)				
N_large_snags	0.193	(-0.010; 0.397)				
Alpha_cwd	0.281	(0.082; 0.480)	0.225	(0.130; 0.319)	0.148	(0.066; 0.230)
Alpha_mh	-0.016	(-0.098; 0.066)	0.012	(-0.026; 0.050)	0.012	(-0.014; 0.039)
Prop_Forest	0.003	(-0.013; 0.020)	-0.003	(-0.011; 0.006)	-0.004	(-0.010; 0.002)
Prop_BF	0.010	(0.002; 0.019)				
Prop_Ancient	-0.001	(-0.005; 0.003)	0.000	(-0.002; 0.002)	-0.0001	(-0.002; 0.002)
Complex_Forest	0.160	(-0.282; 0.602)				
Dist_Forest	-0.282	(-0.556; -0.007)	-0.010	(-0.148; 0.128)	0.073	(-0.034; 0.180)
Dist_Past_Edge	-0.130	(-0.276; 0.015)	-0.051	(-0.121; 0.019)	-0.008	(-0.065; 0.049)

Table 5 Average coefficients (AC) and confidence intervals (CI) for each variable of the top ranking models (i.e. sum of AIC_c weights ≥0.95) predicting low-dispersal (Low-disp.) and high-dispersal (High-disp) saproxylic beetles richness and abundance in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Northern Alps, France. The 95 % confidence interval of coefficients in bold excluded 0, NA = not available.

Parameter	Low-disp. abundance		Low-disp. richness		High-disp. abundance		High-disp. richness	
	AC	CI	AC	CI	AC	CI	AC	CI
(Intercept)	3.761	(2.644; 4.878)	2.175	(1.090; 3.259)	5.932	(3.800; 8.065)	3.669	(3.210; 4.128)
Abundance	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
N_tree_classes	0.030	(-0.014; 0.074)	0.027	(-0.011; 0.065)	0.043	(-0.012; 0.097)	-0.001	(-0.026; 0.024)
N_large_trees	0.057	(-0.089; 0.202)	0.007	(-0.115; 0.130)	0.169	(-0.035; 0.372)	-0.027	(-0.121; 0.067)
Vol_large_cwd	-0.013	(-0.178; 0.152)	-0.092	(-0.259; 0.076)	0.126	(-0.113; 0.366)		
N_large_snags	-0.028	(-0.206; 0.151)	0.018	(-0.154; 0.190)	0.222	(-0.010; 0.453)	0.205	(0.105; 0.306)
Alpha_cwd	-0.044	(-0.240; 0.152)	0.039	(-0.130; 0.208)	0.325	(0.104; 0.547)	0.245	(0.141; 0.349)
Alpha_mh	0.033	(-0.036; 0.102)	0.023	(-0.034; 0.080)	-0.026	(-0.117; 0.065)	0.010	(-0.031; 0.052)
Prop_Forest	-0.011	(-0.028; 0.006)	-0.003	(-0.015; 0.009)	0.005	(-0.014; 0.024)	-0.003	(-0.012; 0.007)
Prop_BF	-0.001	(-0.008; 0.007)	0.003	(-0.005; 0.011)	0.011	(0.001; 0.021)		
Prop_Ancient	-0.003	(-0.007; 0.001)	-0.001	(-0.004; 0.003)	-0.001	(-0.006; 0.004)	0.000	(-0.002; 0.002)
Complex_Forest	0.165	(-0.145; 0.475)	0.179	(-0.125; 0.482)	0.134	(-0.377; 0.645)		
Dist_Forest	0.126	(-0.185; 0.436)	-0.048	(-0.261; 0.165)	-0.333	(-0.645; -0.021)	-0.004	(-0.157; 0.148)
Dist_Past_Edge	0.015	(-0.129; 0.158)	-0.011	(-0.134; 0.111)	-0.150	(-0.317; 0.016)	-0.056	(-0.133; 0.022)

1.5.3.2. Model parameters

Forest continuity-associated variables mostly influenced abundance patterns (Table 4 & 5). Total and high-dispersal abundance increased with the proportion of beech-fir stands in the surrounding landscape but decreased with increasing distance to forest edge. Stand maturity-associated variables positively influenced both saproxylic beetle abundance and richness (Table 4 & 5). Standardized richness, total and high-dispersal richness and abundance increased with the diversity of deadwood types. Moreover, high-dispersal richness increased with the number of large snags, while standardized richness increased with the total abundance of saproxylic beetles but decreased with the number of very large trees. The other forest continuity- and stand maturity-associated variables we tested had little influence and none of them significantly influenced low-dispersal saproxylic beetles (Table 4 & 5).

1.5.3.3. Relative influence of forest continuity and stand maturity on saproxylic beetles

Judging from the sum of AIC_c weights for the models, richness patterns were mostly influenced by stand maturity (Fig. 2). For Total, standardized richness and high-dispersal richness, the cumulative AIC_c weight of stand maturity models was > 0.80 . Indeed, six of the top ten models included only stand maturity variables. Remaining top ten models included both stand maturity and forest continuity variables. In contrast to richness patterns, abundance patterns were more heterogeneous. For total and high-dispersal abundance, the relative influence of stand maturity was lower (from 0.49 to 0.51) and models combining both stand maturity and forest continuity variables gained in importance (from 0.41 to 0.43). For these dependent variables, the cumulative AIC_c weight of forest continuity models was < 0.07 . Finally, because low-dispersal richness and abundance were best explained by the null model, none of the models and associated metrics (i.e. AIC_c weight) is of any inferential value.

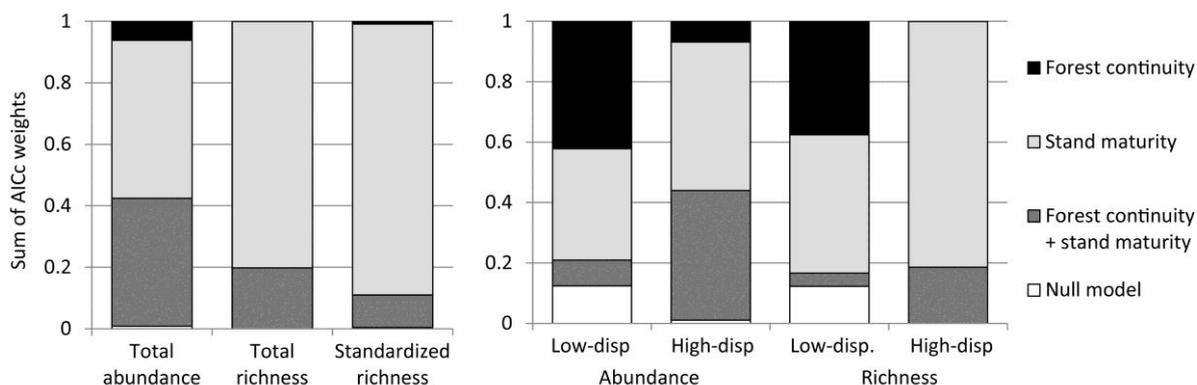


Fig. 2 Influence of parameters related to forest continuity and/or stand maturity on saproxylic beetle richness and abundance in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Northern Alps, France. Sums of AIC_c weights are provided for models based exclusively on forest continuity variables (10 models), on stand maturity variables (10 models) or on both types of variables (10 models) plus the null model; Low-disp. = Low-dispersal, High-disp. = High-dispersal.

1.6. Discussion

Our results clearly show that saproxylic beetle diversity patterns were shaped by habitat limitation. No evidence of dispersal limitation was found. As indicators of habitat limitation, stand maturity models and associated variables performed much better than did forest continuity models and associated variables in explaining richness and abundance patterns of saproxylic beetles. In unfragmented montane forests, key parameters related to deadwood diversity at the stand scale and suitable habitat availability at the landscape scale appeared to be major drivers of saproxylic beetle diversity.

1.6.1. Dispersal limitation

Contrary to our first hypothesis, no evidence of dispersal limitation was found, i.e. diversity patterns were not influenced by forest continuity. This indicates that saproxylic beetles, even low-dispersal species, were able to successfully disperse and colonize newly available habitats. Previous studies have reported a significant effect of forest continuity on plants (e.g. Sciama et al. 2009), epiphytic bryophytes and lichens (e.g. Fritz and Brunet 2010), and carabids (e.g. Assmann 1999). For saproxylic beetles, the few existing studies have reported that recent forests were species poor sites (Gossner et al. 2008; Irmeler et al. 2010; Buse 2012). In our study, forest continuity had no significant effect on saproxylic beetles richness and abundance; species accumulation curves simply indicated that ancient forests encompassed a larger species pool than recent forests. Given that most previous studies were conducted in fragmented landscapes, these apparently contradictory results may indicate confounding effects between forest continuity and fragmentation, as previously showed for plants (Jamoneau et al. 2012). In the Northern Alps, landscapes are dominated by unfragmented forests and recent forests have colonized agricultural areas next to ancient forest areas. Afforestation adjacent to ancient forests reduces the distance to habitat source and limits dispersal barriers within the habitat matrix (Honnay et al. 2002). This may have facilitated the colonization of recent forests by saproxylic beetles. Moreover, the assumption that flightless saproxylic beetles are dispersal-limited species is questionable. In our study, four of the six flightless saproxylic weevils (Curculionidae) presented as ancient forest relict species (Buse 2012) were recorded – *Acalles lemur*, *Kykliaocalles navieresi*, *Echinodera hypocrita*, *Trachodes hispidus* – and all of them were evenly present in both ancient and recent forests. In accordance with Horák et al. (2013), we believe that the dispersal ability of these flightless saproxylic species has probably been underestimated.

Beside dispersal limitation, it has been argued that forest continuity influences biodiversity patterns through habitat limitation (Hermy and Verheyen 2007). Even for highly connected patches, differences in habitat characteristics between ancient and recent forests may persist for centuries, especially for soil properties (Dupouey et al. 2002). These differences in habitat quality can limit species establishment in newly available forests by recruitment limitation (Honnay et al. 2002). Such long-lasting effects act directly on plant communities (Baeten et al. 2009) and indirectly on plant consumers (Gossner et al. 2008). Saproxylic beetles, however, should be more influenced by stand structural attributes than by understory vegetation and soil properties. If stand maturity parameters are not controlled for between ancient and recent forests (e.g. Irmeler et al. 2010; Buse 2012), it may be hazardous to infer that the differences observed in biodiversity patterns are related to dispersal limitation (Nordén et al. 2014). Our sampling design was designed to disentangle the relative effect of dispersal limitation from habitat limitation and our results show that stand maturity was indeed

independent from forest continuity. Habitat quality can therefore be regarded as homogeneous between ancient and recent forests. Although forest continuity may have acted on soil properties and associated plant communities, no effects were observed for saproxylic beetles. This indicates that, in unfragmented montane forests, dispersal limitation is not a major driver in shaping saproxylic beetle diversity patterns.

1.6.2. Habitat limitation

Habitat limitation was powerful to explain variation in species diversity. In accordance with our second hypothesis, the richness and abundance of saproxylic beetles increased with stand maturity, in both ancient and recent forests, from the regional species pool scale to the local diversity scale. This indicates that species requirements were best supported in overmature stands and that stand maturity allowed greater species coexistence regardless of forest continuity. This pattern may be related to a diversification in resource availability, given that habitat heterogeneity usually positively correlates to stand maturity (McElhinny et al. 2005). In our sampling design, structural attributes such as the number of diameter classes of standing trees, the number of very large living trees or the diversity of deadwood types, strongly increased with stand maturity. Stand maturity may therefore be viewed as a surrogate for habitat heterogeneity, which is known to have significant effects on biodiversity patterns, e.g. for wood-inhabiting fungi (Junninen et al. 2006), epiphytic bryophytes (Dittrich et al. 2013) and birds (Poulsen 2002). For saproxylic beetles, numerous studies have also reported a positive relationship between stand maturity and diversity patterns (e.g. Martikainen et al. 2000; Stenbacka et al. 2010; Lassaue et al. 2012). Our results are therefore consistent with knowledge related to the ecological niche theory and highlight the significance of habitat limitation as a major driver in shaping biodiversity patterns. However, low-dispersal saproxylic beetles were not influenced by stand maturity. This finding may indicate that, in our study, the variation in habitat quality between mature and overmature stands was not strong enough. Indeed, flightless saproxylic weevils depend on twigs for their development (Heijerman 2004), which are not a limiting resource in mountain forests (Barbati et al. 2014). Flightless saproxylic beetles, on the other hand, may be more dependent on environmental factors related to litter depth, soil moisture (Sroka and Finch 2006), altitude (Horák et al. 2013), climate and topography (Buse 2012).

1.6.3. Key parameters at stand scale

At the stand scale, parameters related to stand maturity, especially those linked to deadwood quality, provided relevant explanatory variables for species richness and abundance variation patterns. Although stand structural attributes have been pointed out as key parameters for saproxylic beetles (Ranius and Jansson 2000; Grove 2002), in our study, the diversity of deadwood types was by far the most powerful explanatory variable for diversity patterns. Deadwood diversity is related to habitat diversity and allows a larger range of species, including specialists, to coexist through an increase in the heterogeneity of the resource supply. The importance of deadwood diversity for saproxylic beetles has already been pointed out in boreal (Økland et al. 1996; Similä et al. 2003) and temperate forests (Brin et al. 2011; Bouget et al. 2013). However, contrary to our expectations, deadwood quantity was not as powerful as deadwood diversity in explaining diversity patterns. While richness of high-dispersal species was significantly influenced by large snag density, large log volume had no significant effect on saproxylic beetles. Large log volume has been pointed out as a key parameter for saproxylic species (e.g. Økland et al. 1996; Lachat et al. 2012; Bouget et al.

2014) and is a commonly used indicator for sustainable forest management (Forest Europe, UNECE and FAO 2011). Müller and Bütler (2010) stated that the amount and diversity of deadwood are usually correlated and, consequently, that it may be difficult to disentangle their relative influence. In our montane mixed forests, as in others forests (Grove 2002; Similä et al. 2003; Bouget et al. 2013), the total amount and diversity of deadwood were correlated ($R = 0.75$). Nevertheless, our deadwood diversity models consistently performed better than our deadwood amount models in explaining richness patterns of saproxylic beetles, even when controlling for species abundance. In line with Lassauce et al.'s meta-analysis (2011), our results confirm that deadwood diversity is of more importance than deadwood amount in shaping saproxylic diversity patterns in forest ecosystems.

1.6.4. Key parameters at landscape scale

At the landscape scale, parameters related to forest continuity had contrasting effects on saproxylic beetles but were found to be relevant in explaining abundance patterns. The proportion of beech-fir stands in the surrounding landscape increased the abundance of all dependent variables, except for low-dispersal species, while the proportion of forests and ancient forests had no effect. As previously demonstrated for plant species recovery in recent forests (De Frenne et al. 2011), our results underlines the importance for saproxylic beetles of suitable habitat availability at a larger scale. The abundance of many saproxylic species has been shown to increase with the proportion of suitable habitat at landscape scale in boreal forests (Gibb et al. 2006; Laaksonen et al. 2008). These findings may indicate that larger source populations are available for colonization in stands surrounded by a larger proportion of suitable habitat (Gibb et al. 2006). This may be viewed as an additive effect of habitat limitation versus dispersal limitation at the landscape scale. However, total and high-dispersal species abundance decreased with distance to forest edge. This may be related to the attractiveness of the sunny conditions found along forest edges (Vodka and Cizek 2013). Moreover, several adult forms of saproxylic beetles are floricolous. The likelihood of them being captured increases with the availability of flowering plants, i.e. with the proximity to forest edge. This response pattern may be linked to edge effect, rather than to a negative effect of forest continuity. Our overall results highlight the relevance of considering multiple spatial scales to better characterize diversity patterns, in accordance with previous studies (e.g. Økland et al. 1996; Janssen et al. 2009).

1.7. Conclusion

We found that habitat limitation was the main ecological mechanism explaining saproxylic beetle diversity patterns in unfragmented montane forests. Habitat limitation was primarily driven by variations in deadwood diversity at the stand scale and by availability of suitable habitat at the landscape scale. In the ecological context of the Northern Alps, i.e. unfragmented forests, our results clearly show that dispersal limitation was not a causative factor for saproxylic beetle diversity. This suggests that biodiversity responses to forest continuity may depend on species groups and/or on the regional setting. Indeed, caution must be used in studies based on a limited group of taxa when generalizing the ecological mechanisms resulting from complex ecosystem modifications such as land use change. Saproxylic beetle conservation would benefit from forestry practices that maintain a diversity of deadwood types within stands, e.g. snags and logs of various diameters and in different stages of decay, and a high availability of overmature stands in the surrounding landscape.

1.8. Acknowledgements

We thank Gilles Favier, Sophie Labonne, Fanny Lebagousse, Carl Moliard and Pascal Tardif from IRSTEA for help on the field. We are grateful to Thierry Noblecourt (Scolytinae) and Olivier Rose (Ciidae) from ONF, Olivier Courtin, Julien Haran (Curculionidae) and Julien Delnatte (Elateridae) for taxonomic assistance. We also thank George Kunstler for his comments on the paper and Vicki Moore for correcting the English manuscript. The Vercors, Chartreuse and Bauges Natural Regional Parks as well as public (ONF) and private forest managers facilitated our work in the study area. Financial support was provided by IRSTEA and local contributors (Conseil Général de l'Isère and Bauges Natural Regional Park).

1.9. References

- Assmann T (1999) The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae). *Biodivers Conserv* 8:1499–1517.
- Baeten L, Hermy M, Verheyen K (2009) Environmental limitation contributes to the differential colonization capacity of two forest herbs. *J Veg Sci* 20:209–223.
- Barbati A, Marchetti M, Chirici G, Corona P (2014) European forest types and forest Europe SFM indicators: tools for monitoring progress on forest biodiversity conservation. *For Ecol Manag* 321:145–157.
- 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.
- Bouget C, Larrieu L, Brin A (2014) Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecol Indic* 36:656–664.
- 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.
- 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.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. Springer-Verlag, New York
- Buse J (2012) “Ghosts of the past”: flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. *J Insect Conserv* 16:93–102.
- Cateau E, Courtin O, Brustel H (2016) How and when should flightless, saproxylic, litter-dwelling coleoptera be surveyed? *Insect Conserv Divers Early View* (Online Version)
- 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.
- Clobert J, Baguette M, Benton TG, Bullock (eds) JM (2012) Dispersal ecology and evolution. Oxford University Press, New York
- De Frenne P, Baeten L, Graae BJ, et al (2011) Interregional variation in the floristic recovery of post-agricultural forests: Recovery of post-agricultural forest. *J Ecol* 99:600–609.

- Devictor V, Clavel J, Julliard R, et al (2010) Defining and measuring ecological specialization. *J Appl Ecol* 47:15–25.
- Dittrich S, Hauck M, Jacob M, et al (2013) Response of ground vegetation and epiphyte diversity to natural age dynamics in a Central European mountain spruce forest. *J Veg Sci* 24:675–687.
- Dupouey J-L, Dambrine E, Laffite JD, Moares C (2002) Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83:2978–2984.
- Forest Europe, UNECE and FAO (2011) State of Europe's forests 2011: status and trends in sustainable forest management in Europe. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Oslo
- Fritz Ö, Brunet J (2010) Epiphytic bryophytes and lichens in Swedish beech forests – effects of forest history and habitat quality. *Ecol Bull* 53:95–107.
- Gibb H, Hjältén J, Ball JP, et al (2006) Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forests: a study using experimental logs for monitoring assemblages. *Ecography* 29:191–204.
- Gossner MM, Engel K, Jessel B (2008) Plant and arthropod communities in young oak stands: are they determined by site history? *Biodivers Conserv* 17:3165–3180.
- Grove SJ (2002) Tree basal area and dead wood as surrogate indicators of saproxylic insect faunal integrity: a case study from the Australian lowland tropics. *Ecol Indic* 1:171–188.
- Heijerman T (2004) The weevil genera *Acalles*, *Ruteria* and *Kyklioacalles* in the Netherlands (Coleoptera: Curculionidae). *Ned Faun Meded* 21:61–78.
- Hermly M, Verheyen K (2007) Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecol Res* 22:361–371.
- Hodgson JA, Moilanen A, Wintle BA, Thomas CD (2011) Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *J Appl Ecol* 48:148–152.
- Honnay O, Bossuyt B, Verheyen K, et al (2002) Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. *Biodivers Conserv* 11:213–242.
- Horák J, Vodka Š, Pavlíček J, Boža P (2013) Unexpected visitors: flightless beetles in window traps. *J Insect Conserv* 17:441–449.
- Hutchinson GE (1957) Concluding Remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 22:415–427.
- Irmeler U, Arp H, Nötzold R (2010) Species richness of saproxylic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. *J Insect Conserv* 14:227–235.
- Jamoneau A, Chabrierie O, Closset-Kopp D, Decocq G (2012) Fragmentation alters beta-diversity patterns of habitat specialists within forest metacommunities. *Ecography* 35:124–133.
- 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.
- Jonsell M, Hansson J, Wedmo L (2007) Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden – Comparisons between tree species and diameters. *Biol Conserv* 138:89–99.

- Junninen K, Similä M, Kouki J, Kotiranta H (2006) Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia. *Ecography* 29:75–83.
- 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.
- Lachat T, Wermelinger B, Gossner MM, et al (2012) Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. *Ecol Indic* 23:323–331.
- 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 Manag* 266:273–285.
- 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.
- Lassau SA, Hochuli DF, Cassis G, Reid CA (2005) Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? *Divers Distrib* 11:73–82.
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical ecology*, 2nd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam
- Lowe WH (2009) What drives long-distance dispersal? A test of theoretical predictions. *Ecology* 90:1456–1462.
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ Press, Princeton
- 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.
- McElhinny C, Gibbons P, Brack C, Bauhus J (2005) Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *For Ecol Manag* 218:1–24.
- Meyer P, Schmidt M (2011) Accumulation of dead wood in abandoned beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in northwestern Germany. *For Ecol Manag* 261:342–352.
- 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* 122:981–992.
- Nordén B, Dahlberg A, Brandrud TE, et al (2014) Effects of ecological continuity on species richness and composition in forests and woodlands: a review. *Ecoscience* 21:34–45.
- 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.
- Parmain G, Bouget C, Müller J, et al (2015) Can rove beetles (Staphylinidae) be excluded in studies focusing on saproxylic beetles in central European beech forests? *Bull Entomol Res* 105:101–109.
- Poulsen BO (2002) Avian richness and abundance in temperate Danish forests: tree variables important to birds and their conservation. *Biodivers Conserv* 11:1551–1566.

- Pulliam HR (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecol Lett* 3:349–361.
- 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.
- R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Sciama D, Augusto L, Dupouey J-L, et al (2009) Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *For Ecol Manag* 258:600–608.
- Siitonen J (2001) Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecol Bull* 49:11–41.
- Similä M, Kouki J, Martikainen P (2003) Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *For Ecol Manag* 174:365–381.
- Speight MCD (1989) Saproxylic invertebrates and their conservation. Council of Europe, Strasbourg
- Sroka K, Finch O-D (2006) Ground beetle diversity in ancient woodland remnants in north-western Germany (Coleoptera, Carabidae). *J Insect Conserv* 10:335–350.
- Stenbacka F, Hjalten J, Hilszczanski 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.
- Sutherland WJ, Freckleton RP, Godfray HCJ, et al (2013) Identification of 100 fundamental ecological questions. *J Ecol* 101:58–67.
- Verheyen K, Guntenspergen GR, Biesbrouck B, Hermy M (2003) An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. *J Ecol* 91:731–742.
- Vodka š., Cizek L (2013) The effects of edge-interior and understory-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. *For Ecol Manag* 304:33–41.
- Whitman AA, Hagan JM (2007) An index to identify late-successional forest in temperate and boreal zones. *For Ecol Manag* 246:144–154.
- Winter S, Möller GC (2008) Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For Ecol Manag* 255:1251–1261.
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems: Data exploration. *Methods Ecol Evol* 1:3–14.

1.10. Appendix**Table 1** Saproxylic beetles species list and abundance (N). Dispersal abilities: LDsp = low-dispersal species, HDsp = high-dispersal species, NA = not available information

Family	Species	Dispersal	N
Alexidae	Sphaerosoma globosum (Sturm, 1807)	LDsp	11
	Sphaerosoma pilosum (Panzer, 1793)	LDsp	40
	Sphaerosoma quercus Samouelle, 1819	LDsp	150
	Sphaerosoma reitteri (Ormay 1888)	LDsp	1
	Sphaerosoma sp.	LDsp	3
Anobiidae	Dryophilus pusillus (Gyllenhal, 1808)	HDsp	3
	Episernus gentilis (Rosenhauer, 1847)	HDsp	9
	Episernus striatellus (Brisout de Barneville in Grenier, 1863)	HDsp	2
	Ernobius abietinus (Gyllenhal, 1808)	HDsp	3
	Ernobius mollis (Linnaeus, 1758)	HDsp	4
	Grynobius planus (Fabricius, 1787)	HDsp	206
	Hadrobregmus denticollis (Creutzer in Panzer, 1796)	HDsp	6
	Hemicoelus costatus (Aragona, 1830)	HDsp	973
	Hemicoelus fulvicornis (Sturm, 1837)	HDsp	12
	Homophthalmus rugicollis (Mulsant & Rey, 1853)	HDsp	7
	Microbregma emarginatum (Duftschmid, 1825)	HDsp	43
	Ochina (Cittobium) ptinoides (Marsham, 1802)	HDsp	1
	Ptilinus pectinicornis (Linnaeus, 1758)	HDsp	165
	Ptinomorphus imperialis (Linnaeus, 1767)	HDsp	113
	Xestobium (Hyperisus) declive (Dufour, 1843)	HDsp	1
	Xestobium (Xestobium) rufovillosum (De Geer, 1774)	HDsp	1
Anthribidae	Dissoleucas niveirostris (Fabricius, 1798)	HDsp	1
Biphyllidae	Diplocoelus fagi Guérin-Ménéville, 1837	HDsp	7
Cantharidae	Malthinus flaveolus (Herbst, 1786)	HDsp	1
	Malthinus sp.	HDsp	5
	Malthodes (Malthodes) brevicollis (Paykull, 1798)	HDsp	7
	Malthodes (Malthodes) marginatus (Latreille, 1806)	HDsp	17
	Malthodes sp.	HDsp	7
Cerambycidae	Alosterna tabacicolor (De Geer, 1775)	HDsp	1
	Anaglyptus mysticus (Linnaeus, 1758)	HDsp	2
	Anastrangalia dubia (Scopoli, 1763)	HDsp	5
	Callidium aeneum (De Geer, 1775)	HDsp	2
	Clytus arietis (Linnaeus, 1758)	HDsp	10
	Cortodera humeralis (Schaller, 1783)	HDsp	5
	Evodinus clathratus (Fabricius, 1792)	HDsp	2
	Gaurotes (Carilia) virginea (Linnaeus, 1758)	HDsp	8
	Grammoptera ruficornis (Fabricius, 1781)	HDsp	1
	Leiopus nebulosus (Linnaeus, 1758)	HDsp	3
	Molorchus minor (Linnaeus, 1758)	HDsp	29
	Obrium brunneum (Fabricius, 1792)	HDsp	18
Oxymirus cursor Linnaeus, 1758	HDsp	7	

	<i>Parmena balteus</i> (Linnaeus, 1767)	HDsp	13
	<i>Phymatodes testaceus</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	3
	<i>Pogonocherus decoratus</i> Fairmaire, 1855	HDsp	1
	<i>Pogonocherus hispidulus</i> (Piller & Mitterpacher , 1783)	HDsp	6
	<i>Pogonocherus hispidus</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	1
	<i>Pogonocherus ovatus</i> (Goeze, 1777)	HDsp	10
	<i>Rhagium</i> (<i>Hagrium</i>) <i>bifasciatum</i> Fabricius, 1775	HDsp	17
	<i>Rhagium</i> (<i>Megarhagium</i>) <i>mordax</i> (De Geer, 1775)	HDsp	3
	<i>Rhagium</i> (<i>Rhagium</i>) <i>inquisitor</i> Linnaeus,1758	HDsp	42
	<i>Rutpela maculata</i> (Poda, 1761)	HDsp	18
	<i>Stenocorus meridianus</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	2
	<i>Stenurella melanura</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	3
	<i>Stictoleptura rubra</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	2
	<i>Stictoleptura scutellata</i> (Fabricius, 1781)	HDsp	1
	<i>Tetropium castaneum</i> (Linnaeus,1758)	HDsp	18
	<i>Tetropium fuscum</i> (Fabricius, 1787)	HDsp	2
	<i>Tetropium gabrieli</i> Weise, 1905	HDsp	1
Cerylonidae	<i>Cerylon deplanatum</i> Gyllenhal, 1827	HDsp	1
	<i>Cerylon fagi</i> Brisout de Barneville, 1867	HDsp	26
	<i>Cerylon ferrugineum</i> Stephens, 1830	HDsp	79
	<i>Cerylon histeroides</i> (Fabricius, 1792)	HDsp	1
	<i>Cerylon impressum</i> Erichson, 1845	HDsp	2
Cetoniidae	<i>Protaetia cuprea</i> (Fabricius, 1775)	HDsp	1
Ciidae	<i>Cis bidentatus</i> (Olivier, 1790)	HDsp	13
	<i>Cis boleti</i> (Scopoli, 1763)	HDsp	66
	<i>Cis castaneus</i> Herbst, 1793	HDsp	2
	<i>Cis dentatus</i> Mellié, 1848	HDsp	6
	<i>Cis fagi</i> Walth, 1839	HDsp	4
	<i>Cis festivus</i> (Panzer, 1793)	HDsp	51
	<i>Cis glabratus</i> Mellié, 1848	HDsp	15
	<i>Cis micans</i> (Fabricius, 1792)	HDsp	11
	<i>Cis punctulatus</i> Gyllenhal, 1827	HDsp	39
	<i>Cis quadridens</i> Mellié, 1848	HDsp	11
	<i>Cis rugulosus</i> Mellié, 1848	HDsp	1
	<i>Cis submicans</i> Abeille de Perrin, 1874	HDsp	1
	<i>Cis vestitus</i> (Mellié, 1848)	HDsp	1
	<i>Cis villosulus</i> Marsham, 1802	HDsp	1
	<i>Ennearthron cornutum</i> (Gyllenhal ,1827)	HDsp	7
	<i>Octotemnus glabriculus</i> (Gyllenhal, 1827)	HDsp	4
	<i>Orthocis alni</i> (Gyllenhal, 1813)	HDsp	4
Clambidae	<i>Clambus</i> sp.	HDsp	12
Cleridae	<i>Opilo mollis</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	2
	<i>Thanasimus formicarius</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	18
	<i>Tillus elongatus</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	3
Corylophidae	<i>Arthrolips</i> sp.	HDsp	2
	<i>Corylophidae</i> sp.	HDsp	2

	<i>Orthoperus</i> sp.	HDsp	15
	<i>Sericoderus</i> sp.	HDsp	1
Cryptophagidae	<i>Atomaria</i> sp.	HDsp	205
	<i>Caenoscelis ferruginea</i> (C.R.Sahlberg, 1820)	HDsp	1
	<i>Cryptophagus</i> sp.	HDsp	975
	<i>Pteryngium crenatum</i> (Fabricius, 1798)	HDsp	3
Cucujidae	<i>Pediacus dermestoides</i> (Fabricius, 1792)	HDsp	140
Curculionidae	<i>Acalles</i> (<i>Acalles</i>) <i>camelus</i> (Fabricius 1792)	LDsp	14
	<i>Acalles</i> (<i>Acalles</i>) <i>lemur</i> (Germar 1824)	LDsp	7
	<i>Acalles</i> (<i>Acalles</i>) <i>micros</i> Dieckmann 1982	LDsp	92
	<i>Acalles</i> (<i>Acalles</i>) <i>parvulus</i> Boheman 1837	LDsp	6
	<i>Acalles</i> (<i>Acalles</i>) <i>temperei</i> Péricart 1987	LDsp	41
	<i>Anisandrus dispar</i> (Fabricius, 1792)	HDsp	97
	<i>Cotaster</i> (<i>Cotaster</i>) <i>cuneipennis</i> (Aubé 1850)	LDsp	20
	<i>Cotaster</i> (<i>Cotaster</i>) <i>uncipes</i> (Boheman 1838)	LDsp	30
	<i>Cryphalus asperatus</i> Gyllenhal, 1813	HDsp	769
	<i>Cryphalus piceae</i> (Ratzeburg 1837)	HDsp	720
	<i>Crypturgus cinereus</i> (Herbst 1793)	HDsp	6
	<i>Crypturgus pusillus</i> (Gyllenhal 1813)	HDsp	14
	<i>Cyclorhipidion bodoanum</i> (Reitter 1913)	HDsp	2
	<i>Dendroctonus micans</i> (Kugelann 1794)	HDsp	2
	<i>Dryocoetes autographus</i> (Ratzeburg 1837)	HDsp	502
	<i>Dryocoetes hectographus</i> Reitter 1913	HDsp	21
	<i>Dryocoetes villosus</i> (Fabricius 1792)	HDsp	3
	<i>Echinodera</i> (<i>Ruteria</i>) <i>hypocrita</i> (Boheman, 1837)	LDsp	5
	<i>Ernoporicus caucasicus</i> (Lindemann 1876)	HDsp	30
	<i>Ernoporicus fagi</i> (Fabricius 1798)	HDsp	937
	<i>Hylastes angustatus</i> (Herbst 1793)	HDsp	1
	<i>Hylastes ater</i> (Paykull 1800)	HDsp	21
	<i>Hylastes cunicularius</i> Erichson 1836	HDsp	1219
	<i>Hylastinus obscurus</i> (Marsham 1802)	HDsp	3
	<i>Hylesinus crenatus</i> (Fabricius 1787)	HDsp	21
	<i>Hylesinus toranio</i> (Danthoine 1788)	HDsp	52
	<i>Hylesinus varius</i> Fabricius, 1775	HDsp	5
	<i>Hylurgops palliatus</i> (Gyllenhal 1813)	HDsp	209
	<i>Ips typographus</i> Motschulsky, 1860	HDsp	49
	<i>Kyklioacalles aubei</i> Boheman 1837	LDsp	110
	<i>Kyklioacalles pyrenaeus</i> (Boheman, 1844)	LDsp	53
	<i>Magdalis</i> (<i>Magdalis</i>) <i>punctulata</i> (Mulsant & Rey 1859)	HDsp	1
	<i>Magdalis</i> (<i>Magdalis</i>) <i>violacea</i> (Linnaeus 1758)	HDsp	22
	<i>Magdalis</i> (<i>Odontomagdalis</i>) <i>carbonaria</i> (Linnaeus 1758)	HDsp	3
	<i>Orthotomicus laricis</i> (Fabricius, 1792)	HDsp	2
	<i>Palaeoacalles navieresi</i> Boheman 1837	LDsp	243
	<i>Palaeoacalles roboris</i> Curtis 1834	LDsp	4
	<i>Phloeotribus spinulosus</i> (Rey, 1883)	HDsp	33
	<i>Pissodes</i> (<i>Pissodes</i>) <i>piceae</i> (Illiger, 1807)	HDsp	3

	<i>Pissodes (Pissodes) pini</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	7
	<i>Pityogenes chalcographus</i> (Linnaeus, 1760)	HDsp	20
	<i>Pityokteines spinidens</i> (Reitter, 1895)	HDsp	4
	<i>Pityophthorus pityographus</i> (Ratzeburg, 1837)	HDsp	115
	<i>Pityophthorus pubescens</i> (Marsham, 1802)	HDsp	6
	<i>Polygraphus poligraphus</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	24
	<i>Pselactus spadix</i> (Herbst, 1795)	NA	2
	<i>Rhyncolus (Rhyncolus) ater</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	1
	<i>Rhyncolus (Rhyncolus) elongatus</i> (Gyllenhal, 1827)	HDsp	19
	<i>Scolytus intricatus</i> (Ratzeburg, 1837)	HDsp	1
	<i>Scolytus laevis</i> Chapuis, 1869	HDsp	36
	<i>Stereocorynes truncorum</i> (Germar, 1824)	HDsp	1
	<i>Taphrorychus bicolor</i> (Herbst, 1793)	HDsp	51
	<i>Trachodes (Trachodes) hispidus</i> (Linnaeus, 1758)	LDsp	5
	<i>Trypodendron domesticum</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	293
	<i>Trypodendron lineatum</i> (Olivier, 1795)	HDsp	2050
	<i>Xyleborinus saxesenii</i> (Ratzeburg, 1837)	HDsp	23
	<i>Xyleborus dryographus</i> (Ratzeburg, 1837)	HDsp	1
	<i>Xyleborus monographus</i> (Fabricius, 1792)	HDsp	1
	<i>Xylechinus pilosus</i> (Ratzeburg, 1837)	HDsp	428
	<i>Xylosandrus germanus</i> (Blandford, 1894)	HDsp	538
Dasytidae	<i>Aplocnemus (Aplocnemus) nigricornis</i> (Fabricius, 1792)	HDsp	2
	<i>Dasytes (Mesodasytes) aeratus</i> (Stephens, 1830)	HDsp	8
	<i>Dasytes plumbeus</i> (Müller, 1776)	HDsp	1
	<i>Dasytes virens</i> (Marsham, 1802)	HDsp	1
Dermestidae	<i>Ctesias serra</i> (Fabricius, 1792)	HDsp	1
	<i>Megatoma (Megatoma) undata</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	4
Dryophthoridae	<i>Dryophthorus corticalis</i> (Paykull, 1792)	NA	1
Elateridae	<i>Ampedus (Ampedus) balteatus</i> (Linné, 1758)	HDsp	1
	<i>Ampedus (Ampedus) elongatulus</i> (Fabricius, 1787)	HDsp	7
	<i>Ampedus (Ampedus) erythrogonus</i> (Ph. W. Müller, 1821)	HDsp	128
	<i>Ampedus (Ampedus) melanurus</i> Mulsant et Guillebeau, 1855	HDsp	7
	<i>Ampedus (Ampedus) pomorum</i> (Herbst, 1784)	HDsp	1
	<i>Ampedus (Ampedus) quercicola</i> (Buysson, 1887)	HDsp	25
	<i>Ampedus (Ampedus) scrofa</i> Germar, 1844	HDsp	8
	<i>Denticollis linearis</i> (Linné, 1758)	HDsp	42
	<i>Denticollis rubens</i> (Piller et Mitterpacher, 1783)	HDsp	27
	<i>Diacanthous undulatus</i> (DeGeer, 1774)	HDsp	1
	<i>Hypoganus inunctus</i> Lacordaire, 1835	HDsp	27
	<i>Melanotus castanipes</i> (Paykull, 1800)	HDsp	280
	<i>Melanotus villosus</i> (Geoffroy, 1785)	HDsp	4
	<i>Stenagostus rhombeus</i> (Olivier, 1790)	HDsp	4
Endomychidae	<i>Endomychus coccineus</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	2
	<i>Mycetina cruciata</i> (Schaller, 1783)	HDsp	33
Erotylidae	<i>Dacne (Dacne) bipustulata</i> (Thunberg, 1781)	HDsp	34
Eucnemidae	<i>Dromaeolus barnabita</i> (Villa, 1837)	HDsp	1

	<i>Epiphanis cornutus</i> Eschscholtz, 1829	HDsp	8
	<i>Hylis cariniceps</i> (Reitter, 1902)	HDsp	8
	<i>Hylis foveicollis</i> (Thomson, 1874)	HDsp	6
	<i>Melasis buprestoides</i> (Linnaeus, 1761)	HDsp	88
	<i>Microrhagus pygmaeus</i> (Fabricius, 1792)	HDsp	27
	<i>Xylophilus corticalis</i> (Paykull, 1800)	HDsp	31
Histeridae	<i>Paromalus</i> (<i>Paromalus</i>) <i>flavicornis</i> (Herbst, 1791)	HDsp	1
	<i>Paromalus</i> (<i>Paromalus</i>) <i>parallelepipedus</i> (Herbst, 1791)	HDsp	2
	<i>Plegaderus</i> (<i>Plegaderus</i>) <i>vulneratus</i> (Panzer, 1797)	HDsp	1
Laemophloeidae	<i>Cryptolestes duplicatus</i> (Waltl, 1834)	HDsp	1
	<i>Cryptolestes ferrugineus</i> (Stephens, 1831)	HDsp	85
	<i>Cryptolestes</i> sp.	HDsp	1
Latridiidae	<i>Cartodere</i> (<i>Aridius</i>) <i>nodifer</i> (Westwood, 1839)	HDsp	43
	<i>Corticaria elongata</i> (Gyllenhal, 1827)	HDsp	2
	<i>Corticaria foveola</i> Beck, 1817	HDsp	1
	<i>Corticaria</i> sp.	HDsp	80
	<i>Dienerella</i> (<i>Cartoderema</i>) <i>vincenti</i> Johnson, 2007	HDsp	2
	<i>Dienerella clathrata</i> (Mannerheim, 1844)	HDsp	1
	<i>Dienerella</i> sp.	HDsp	51
	<i>Enicmus brevicornis</i> (Mannerheim, 1844)	HDsp	16
	<i>Enicmus histrio</i> Joy & Tomlin, 1910	HDsp	1
	<i>Enicmus rugosus</i> (Herbst, 1793)	HDsp	9
	<i>Enicmus</i> sp.	HDsp	4
	<i>Enicmus testaceus</i> (Stephens, 1830)	HDsp	347
	<i>Enicmus transversus</i> (Olivier, 1790)	HDsp	1
	<i>Latridius hirtus</i> (Gyllenhal, 1827)	HDsp	8
	<i>Stephostethus alternans</i> (Mannerheim, 1844)	HDsp	247
	<i>Stephostethus angusticollis</i> (Gyllenhal, 1827)	HDsp	26
	<i>Stephostethus pandellei</i> (Brisout, 1863)	HDsp	5
	<i>Stephostethus rugicollis</i> (Olivier, 1790)	HDsp	5
Leiodidae	<i>Agathidium</i> (<i>Agathidium</i>) <i>dentatum</i> Mulsant & Rey, 1861	HDsp	9
	<i>Agathidium</i> (<i>Neoceleble</i>) <i>varians</i> Beck, 1817	HDsp	312
	<i>Agathidium</i> sp.	HDsp	1
	<i>Anisotoma humeralis</i> (Fabricius, 1791)	HDsp	14
	<i>Anisotoma orbicularis</i> (Herbst, 1792)	HDsp	1
	<i>Leiodes</i> sp.	HDsp	2
Lucanidae	<i>Ceruchus chrysomelinus</i> (Hochenwart, 1785)	HDsp	2
	<i>Platycerus caprea</i> (De Geer, 1774)	HDsp	42
	<i>Sinodendron cylindricum</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	6
Lycidae	<i>Dictyoptera aurora</i> (Herbst, 1784)	HDsp	28
	<i>Platycis minutus</i> (Fabricius, 1787)	HDsp	4
	<i>Pyropterus nigroruber</i> (De Geer, 1774)	HDsp	7
Lymexylidae	<i>Elateroides dermestoides</i> (Linnaeus, 1761)	HDsp	292
Melandryidae	<i>Abdera flexuosa</i> (Paykull, 1799)	HDsp	4
	<i>Dolotarsus lividus</i> (C.R. Sahlberg, 1833)	HDsp	48
	<i>Marolia leseigneuri</i> Nicolas, 1977	HDsp	2

	<i>Marolia variegata</i> (Bosc,1791)	HDsp	1
	<i>Melandrya Melandrya caraboides</i> (Linnaeus, 1760)	HDsp	8
	<i>Orchesia minor</i> Walker,1837	HDsp	14
	<i>Orchesia undulata</i> Kraatz, 1853	HDsp	7
	<i>Phloiotrya rufipes</i> (Gyllenhal, 1810)	HDsp	5
	<i>Serropalpus barbatus</i> (Schaller, 1783)	HDsp	63
	<i>Xylita laevigata</i> (Hellenius, 1786)	HDsp	1
	<i>Zilora obscura</i> (Fabricius, 1794)	HDsp	1
Melyridae	<i>Psilothrix viridicoerulea</i> (Geoffroy ,1785)	HDsp	7
Monotomidae	<i>Rhizophagus (Anomophagus) cribratus</i> Gyllenhal, 1827	HDsp	19
	<i>Rhizophagus (Rhizophagus) bipustulatus</i> (Fabricius, 1792)	HDsp	13
	<i>Rhizophagus (Rhizophagus) dispar</i> (Paykull, 1800)	HDsp	22
	<i>Rhizophagus (Rhizophagus) ferrugineus</i> (Paykull, 1800)	HDsp	12
	<i>Rhizophagus (Rhizophagus) nitidulus</i> (Fabricius, 1798)	HDsp	9
	<i>Rhizophagus (Rhizophagus) perforatus</i> Erichson, 1845	HDsp	7
Mordellidae	<i>Mordellochroa abdominalis</i> (Fabricius, 1775)	HDsp	27
Mycetophagidae	<i>Litargus (Litargus) connexus</i> (Geoffroy, 1785)	HDsp	3
	<i>Mycetophagus (Mycetophagus) quadripustulatus</i> (Linnaeus, 1761)	HDsp	5
	<i>Mycetophagus (Philomyces) populi</i> Fabricius, 1798	HDsp	1
	<i>Mycetophagus (Ulolendus) atomarius</i> (Fabricius, 1787)	HDsp	5
Nitidulidae	<i>Cryptarcha strigata</i> (Fabricius, 1787)	HDsp	7
	<i>Epurea</i> sp.	HDsp	279
	<i>Glischrochilus (Librodor) hortensis</i> (Fourcroy, 1785)	HDsp	2
	<i>Glischrochilus (Librodor) quadriguttatus</i> (Fabricius, 1777)	HDsp	44
	<i>Glischrochilus (Librodor) quadrisignatus</i> (Say, 1835)	HDsp	21
	<i>Glischrochilus quadripunctatus</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	1
	<i>Ipidia binotata</i> Reitter, 1875	HDsp	9
	<i>Pityophagus ferrugineus</i> (Linnaeus, 1761)	HDsp	33
	<i>Pityophagus laevior</i> Abeille, 1872	HDsp	4
	<i>Pocadius ferrugineus</i> (Fabricius,1775)	HDsp	1
	<i>Soronia grisea</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	12
	<i>Soronia punctatissima</i> (Illiger, 1794)	HDsp	33
Oedemeridae	<i>Calopus serraticornis</i> (Linnaeus, 1758)	HDsp	4
	<i>Ischnomera cyanea</i> (Fabricius, 1792)	HDsp	1
	<i>Ischnomera sanguinicollis</i> (Fabricius, 1787)	HDsp	2
	<i>Nacerdes (Xanthochroa) carniolica</i> (Gistel,1834)	HDsp	5
	<i>Oedemera (Oncomera) femoralis</i> Olivier, 1803	HDsp	8
Phloeostichidae	<i>Phloeostichus denticollis</i> Redtenbacher ,1842	NA	7
Ptiliidae	Ptiliidae sp.	HDsp	586
Ptinidae	<i>Ptinus (Ptinus) subpilosus</i> Sturm , 1837	HDsp	11
Pyrochroidae	<i>Pyrochroa coccinea</i> (Linnaeus, 1760)	HDsp	1
	<i>Pyrochroa serraticornis</i> (Scopoli, 1763)	HDsp	1
Salpingidae	<i>Lissodema denticolle</i> (Gyllenhal,1813)	HDsp	2
	<i>Rabocerus foveolatus</i> (Ljungh, 1823)	HDsp	156
	<i>Salpingus planirostris</i> (Fabricius, 1787)	HDsp	153
	<i>Salpingus ruficollis</i> (Linnaeus, 1761)	HDsp	375

	Vincenzellus ruficollis (Panzer, 1794)	HDsp	43
Scarabaeidae	Gnorimus nobilis (Linnaeus, 1758)	HDsp	1
Scraptiidae	Anaspis (Anaspis) ruficollis (Fabricius, 1792)	HDsp	1
	Anaspis sp.	HDsp	250
	Cyrtanaspis phalerata (Germar, 1847)	HDsp	3
Scydmaenidae	Cephennium (Cephennium) laticolle (Aubé, 1842)	LDsp	183
	Neuraphes (Neuraphes) elongatulus (Müller & Kunze, 1822)	LDsp	8
	Stenichnus (Cyrtoscydmus) collaris (Müller & Kunze, 1822)	LDsp	24
Silvanidae	Dendrophagus crenatus (Paykull, 1799)	HDsp	1
	Silvanus unidentatus (Olivier, 1790)	HDsp	8
	Uleiota planatus (Linnaeus, 1761)	HDsp	1
Sphaeritidae	Sphaerites glabratus (Fabricius, 1792)	NA	1
Sphindidae	Aspidiphorus orbiculatus (Gyllenhal, 1808)	HDsp	9
Staphylinidae	Bibloporus bicolor (Denny, 1825)	HDsp	13
	Bryaxis bulbifer (Reichenbach, 1816)	LDsp	1
	Bryaxis curtisii (Leach, 1817)	LDsp	3
	Bryaxis picteti (Tournier, 1859)	LDsp	138
	Bryaxis puncticollis (Denny, 1825)	LDsp	1
	Bryaxis pyrenaicus (Saulcy, 1863)	LDsp	2
	Dasycerus sulcatus Brongniart 1800	HDsp	40
	Trimium brevicorne (Reichenbach, 1816)	NA	20
Tenebrionidae	Corticeus unicolor Piller & Mitterpacher, 1783	HDsp	6
	Gonodera luperus (Herbst, 1783)	HDsp	1
	Mycetochara humeralis (Fabricius, 1787)	HDsp	1
	Mycetochara maura (F., 1792)	HDsp	6
	Mycetochara thoracica (Gredler, 1854)	HDsp	1
Tetratomidae	Hallomenus binotatus (Quensel, 1790)	HDsp	61
	Tetratoma ancora Fabricius, 1790	HDsp	31
Throscidae	Aulonothroscus brevicollis (Bonvouloir, 1859)	HDsp	74
Trogossitidae	Nemozoma elongatum (Linnaeus, 1761)	HDsp	5
	Peltis ferruginea (Linnaeus, 1758)	HDsp	17
	Thymalus limbatus (Fabricius, 1787)	HDsp	17
Zopheridae	Colydium elongatum (Fabricius, 1787)	HDsp	1
	Coxelus pictus (Sturm, 1807)	LDsp	471
	Synchita undata (Guérin-Méneville, 1844)	HDsp	6
	Synchita variegata Hellwig, 1792	HDsp	1

Fig. 1 Correlation matrix of forest continuity associated variables used to model saproxylic beetle richness and abundance in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Northern Alps, France (r = Pearson product-moment correlation coefficient, CI = confidence interval, black dot = ancient forest sites, grey dot = recent forest sites)

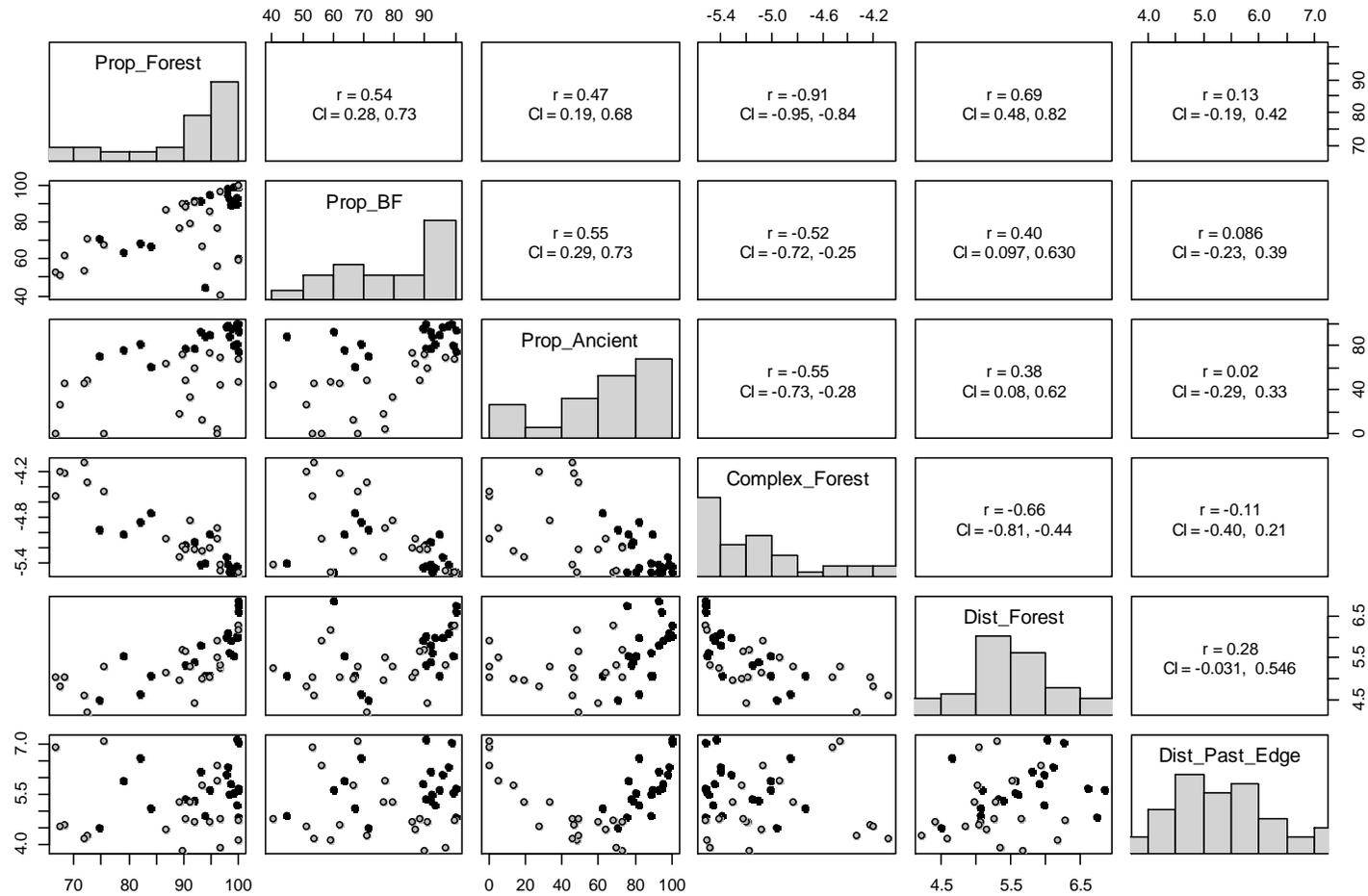


Fig. 2 Correlation matrix of stand maturity associated variables used to model saproxylic beetle richness and abundance in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Northern Alps, France (r = Pearson product-moment correlation coefficient, CI = confidence interval, black dot = ancient forest sites, grey dot = recent forest sites)

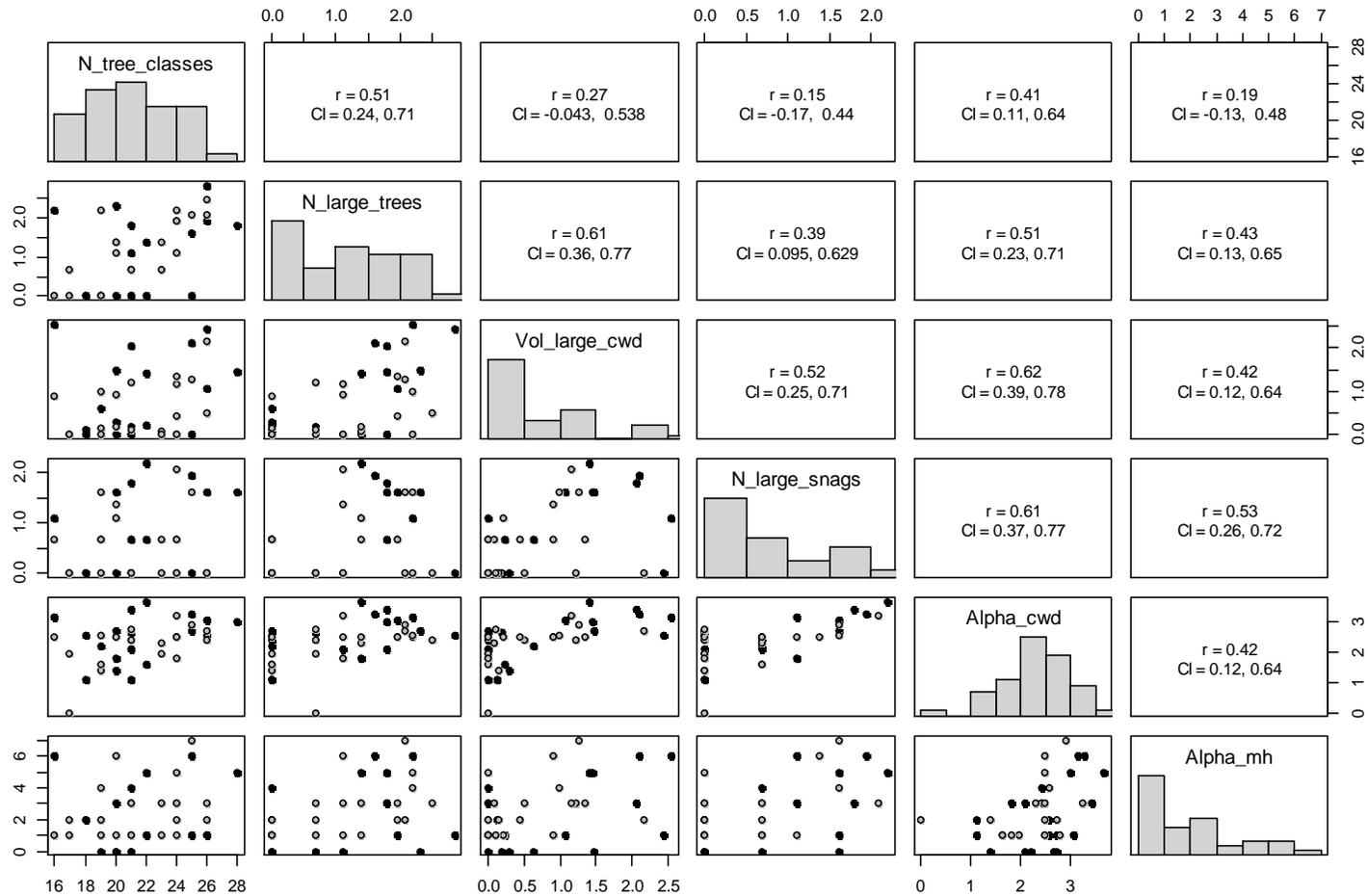


Table 2 Candidate models used to relate saproxylic beetle richness and abundance to forest continuity and stand maturity, in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Northern Alps, France. Independent variables used in the models are defined in Table 1

#	Model parameters	k
Stand maturity models		
1	Alpha_cwd	2
2	Vol_large_cwd	2
3	N_large_snags	2
4	N_tree_classes	2
5	N_large_trees	2
6	Alpha_mh	2
7	Alpha_cwd + N_tree_classes	3
8	Alpha_cwd + N_large_trees + Alpha_mh	4
9	Vol_large_cwd + N_large_snags + N_tree_classes	4
10	Vol_large_cwd + N_large_snags + N_large_trees + Alpha_mh	5
Forest continuity models		
11	Prop_forest	2
12	Prop_BF	2
13	Prop_Ancient	2
14	Complex_Forest	2
15	Dist_Forest	2
16	Dist_Past_Edge	2
17	Prop_forest + Dist_Forest	3
18	Prop_Ancient + Dist_Past_Edge	3
19	Prop_BF + Dist_Forest + Complex_Forest	4
20	Prop_BF + Dist_Past_Edge + Complex_Forest	4
Stand maturity + forest continuity models		
21	Alpha_cwd + Prop_forest + Dist_Forest	4
22	Alpha_cwd + Prop_Ancient + Dist_Past_Edge	4
23	Vol_large_cwd + N_large_snags + Prop_forest + Dist_Forest	5
24	Vol_large_cwd + N_large_snags + Prop_Ancient + Dist_Past_Edge	5
25	N_tree_classes + Prop_forest + Dist_Forest	4
26	N_tree_classes + Prop_Ancient + Dist_Past_Edge	4
27	N_large_snags + Alpha_mh + Prop_forest + Dist_Forest	5
28	N_large_snags + Alpha_mh + Prop_Ancient + Dist_Past_Edge	5
29	Alpha_cwd + N_large_trees + Alpha_mh + PropHS + Dist_Forest. + Dist_Past_Edge + Complex_Forest	9
30	Vol_large_cwd + N_large_snags + N_large_trees + Alpha_mh + PropHS + Dist_Forest. + Dist_Past_Edge + Complex_Forest	9
Null model		
31	Null	1

Fig. 3 Species accumulation curves for comparing saproxylic beetles species pool between ancient and recent forests (forest continuity), mature and overmature stands (stand maturity), ancient mature stands and ancient overmature stands (interaction), recent mature stands and recent overmature stands (interaction). Errors bars indicate \pm standard deviation

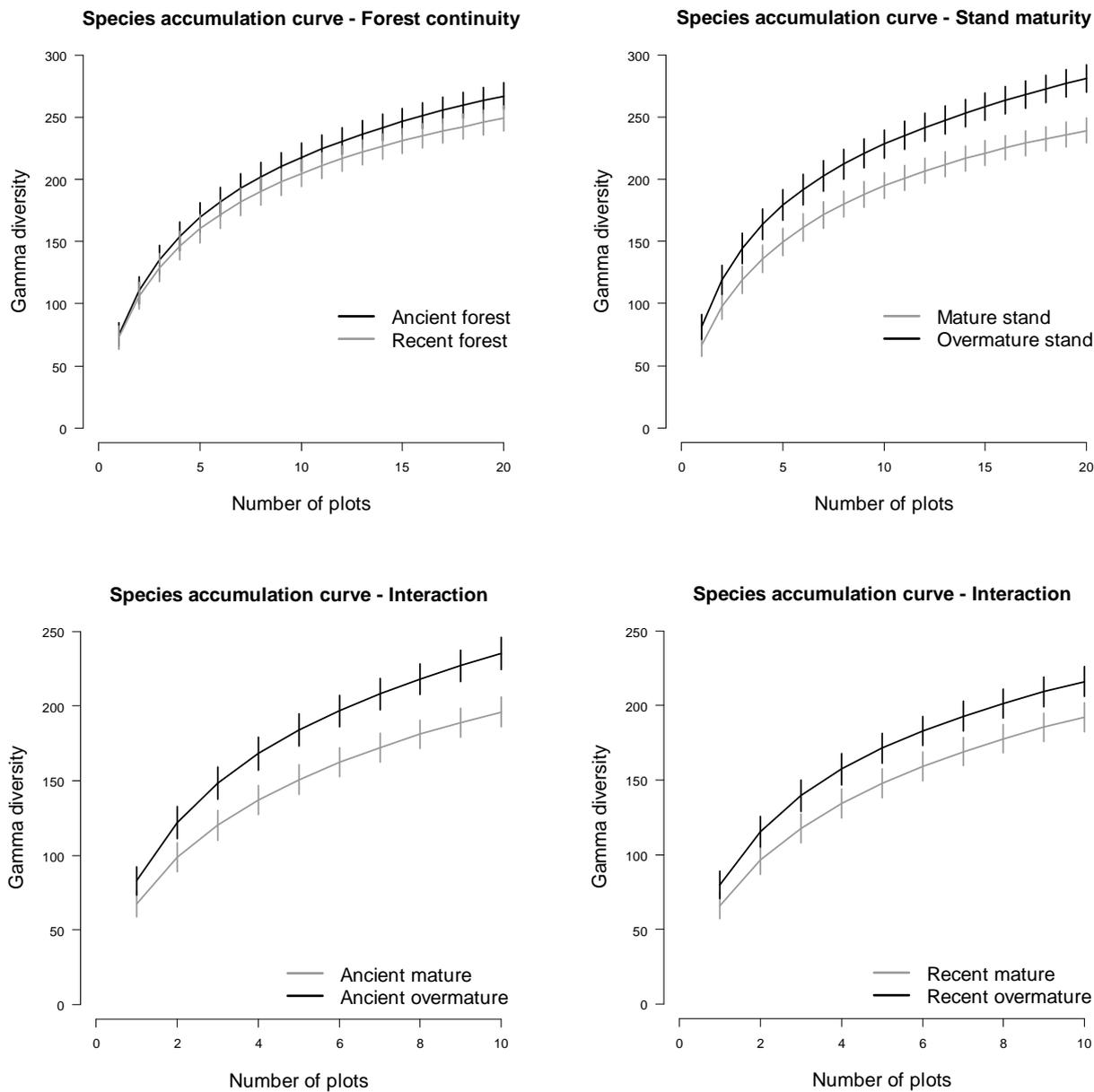
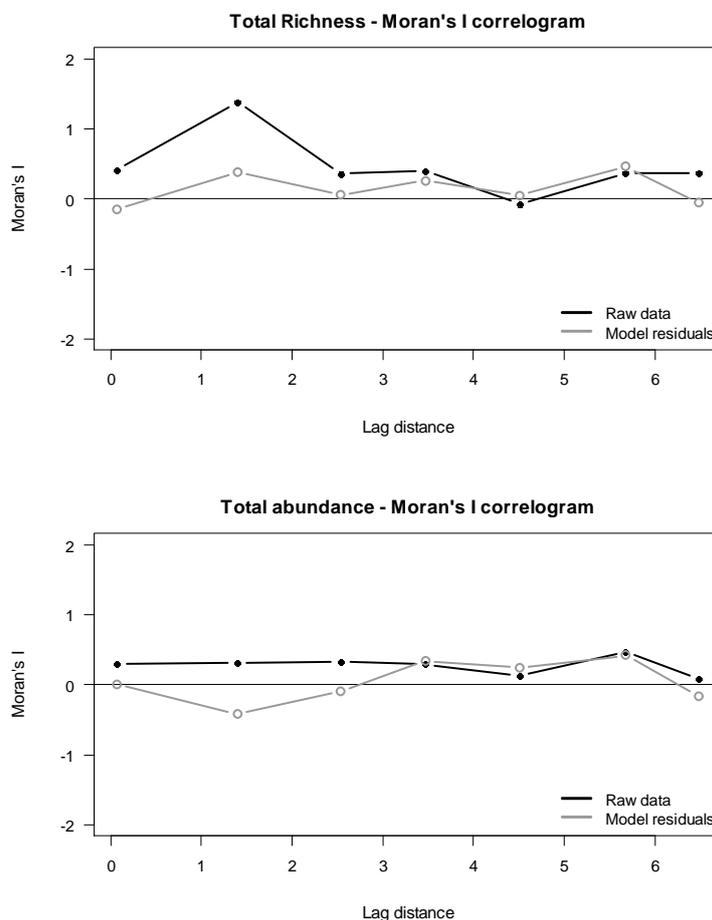
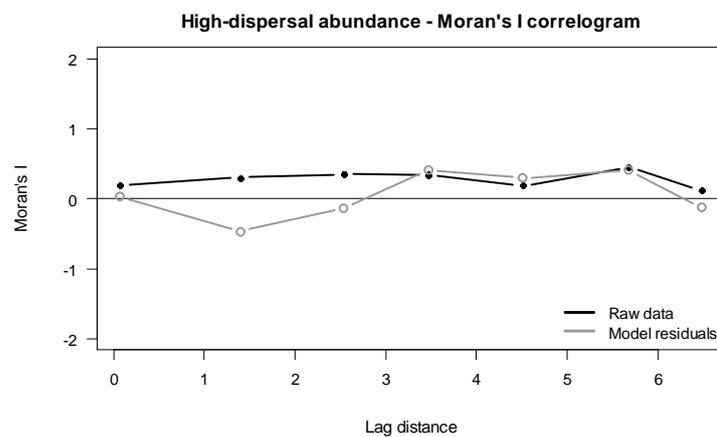
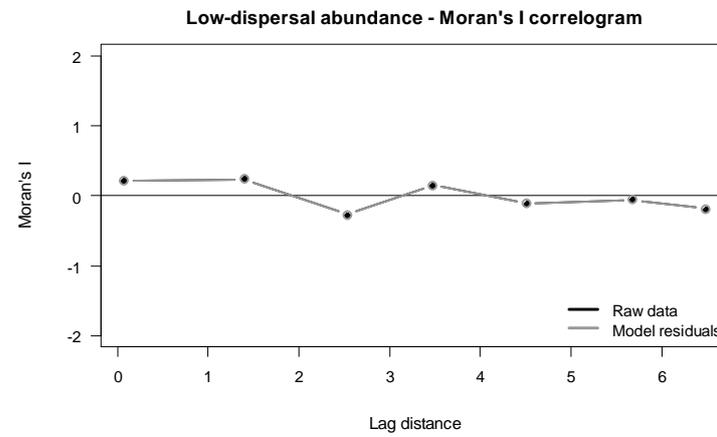


Fig. 4 Moran's *I* correlogram on raw data and top model residuals (lowest AIC_c value) used to predict saproxylic beetles richness and abundance in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Northern Alps, France. Correlograms were computed using 7 lag classes (following Sturges rule) and a randomization test with 999 permutations was used to determine the probability of observing a value of *I* as large as the observed value. Significance of Moran's *I* coefficient for each distance classes was tested using Bonferroni's correction ($0.05/7 = 0.0071$)





Objectif de la deuxième partie :

Apport de l'approche par les traits pour l'étude de l'influence relative de l'ancienneté et de la maturité

Au-delà de la diversité taxinomique (α , β ou γ), de nombreux travaux ont montré que la diversité fonctionnelle permettait de mieux appréhender l'influence de modifications dans les conditions environnementales sur la biodiversité (e.g. Brunet et al., 2012; Gossner et al., 2013; Malmström, 2012; Verheyen et al., 2003b). L'approche par les traits est en effet pertinente pour démêler des patrons complexes reliant changements environnementaux, structure des assemblages et processus écosystémiques (Lavorel et al., 2008). Dans ce cadre, les traits des espèces ou traits fonctionnels sont définis comme des descripteurs morphologiques, physiologiques ou phénologiques d'un organisme, souvent mesurés à l'échelle de l'individu, et qui ont une influence indirecte sur la fitness des individus via un effet direct sur leur croissance, leur reproduction et leur survie (Violle et al., 2007). En supposant un lien mécanistique entre les traits fonctionnels et les processus écologiques, cette approche permet de dépasser la notion d'espèce pour s'intéresser à son rôle fonctionnel en tant que tel dans l'écosystème (Cadotte et al., 2011).

De nombreuses études ont d'ores et déjà démontré l'intérêt de l'approche par les traits pour mieux comprendre l'influence de l'ancienneté des forêts sur la flore herbacée. Il a ainsi été montré que des traits liés à la taille des graines, à la production des graines, au type de dispersion ou bien encore à la longévité des graines répondaient significativement à la continuité de l'état boisé (Hermý et Verheyen, 2007). Ces résultats ont permis de statuer sur le fait que les espèces des forêts anciennes avaient bien de plus faibles capacités de dispersion que les espèces des forêts récentes (Bellemare et al., 2002; De Frenne et al., 2011; Graae et Sunde, 2000; Sciama et al., 2009; Verheyen et al., 2003b), confirmant ainsi des conclusions antérieures basées sur les caractéristiques écologiques des espèces (Bossuyt et al., 1999; Hermý et al., 1999; Wulf, 2003). L'intérêt de transposer cette approche à d'autres groupes taxinomiques apparaît donc évident. Pourtant, l'approche par les traits a jusqu'à présent été encore très peu appliquée à la faune, notamment pour ce qui est des invertébrés terrestres (Fountain-Jones et al., 2015a).

Pour les coléoptères saproxyliques, des études récentes ont considéré, en plus de la taille corporelle, des traits de niche reliés aux habitats préférentiels de ces espèces (Gossner et al., 2013; Müller et al., 2014; Seibold et al., 2015b). Ces traits de niche permettent de renseigner de manière directe la réponse des espèces à des modifications dans les ressources dont dépendent leurs populations (Violle et Jiang, 2009), i.e. du bois mort pour ce qui est des coléoptères saproxyliques. Dans le cadre de cette thèse, l'approche par les traits a été utilisée afin de détecter de manière plus fine les conséquences des changements environnementaux induits par l'ancienneté et la maturité sur les coléoptères saproxyliques. L'**article 3**, ci-après, vise ainsi à contraster la réponse des assemblages d'espèces et de la composition fonctionnelle, i.e. de la moyenne et de la dispersion des traits, à l'ancienneté et à la maturité. Plus spécifiquement, l'hypothèse (**H₃**) d'un effet additif de l'ancienneté sur la maturité, permettant la mise à disposition avec le temps d'habitats uniques (e.g. gros bois morts très décomposés) intéressant particulièrement les espèces ayant une taille corporelle plus importante et une préférence pour les bois morts de gros diamètres, dans des stades de décomposition avancés, y est testée.

Article 3 :

Forest continuity acts congruently

with stand maturity in structuring

the functional composition of saproxylic beetles

Philippe Janssen, Marc Fuhr, Eugénie Cateau, Benoit Nusillard and Christophe Bouget

Biological Conservation (2017) 207 :1-10

<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.021>

1.1. Résumé

En forêt, il a été montré que la continuité temporelle de l'état boisé influençait la biodiversité à travers des limites de dispersion et de recrutement. Cependant, pour des espèces mobiles, dépendantes des attributs de maturité du peuplement, ces limites peuvent paraître moins pertinentes. Aussi, alors que certains habitats peuvent être créés rapidement, le développement d'autres types d'habitats peut prendre beaucoup plus de temps. Cela suggère un effet additif de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité. Dans un objectif de conservation, comprendre l'influence relative de ces deux qualités est crucial. Utilisant un dispositif d'étude balancé, dans lequel ont été croisées l'ancienneté (forêts anciennes vs récentes) et la maturité (peuplements peu matures vs peuplements très matures), nous avons exploré la réponse de la composition spécifique et de la composition fonctionnelle des assemblages de coléoptères saproxyliques. En forêt de montagne, 40 sites ont été mis en place dans lesquels nous avons échantillonné les coléoptères. La maturité des peuplements, en lien avec la ressource en bois mort, induisait un filtre environnemental fort, à la fois sur les espèces et la composition fonctionnelle des traits. Indépendamment de l'ancienneté, les espèces préférant les gros bois morts, en état de décomposition avancée, étaient plus abondantes dans les peuplements très matures. De plus, la co-occurrence des espèces de coléoptères saproxyliques ayant des besoins contrastés en termes de ressources augmentait dans les peuplements très matures. L'ancienneté, en interaction avec la maturité, induisait des changements taxinomiques et fonctionnels dans les communautés. Comparés aux autres types de forêts, les peuplements très matures en forêts anciennes hébergeaient des assemblages incluant plus d'espèces caractéristiques, ayant une taille moyenne corporelle plus élevée et une préférence pour les bois morts de gros diamètre. Finalement, une plus grande diversité de tailles corporelles a été trouvée dans ce type de forêts. La conservation des coléoptères saproxyliques bénéficierait de stratégies visant à la protection des forêts anciennes très matures ainsi qu'à la mise à disposition de plus importantes quantité et diversité de bois morts dans les peuplements.

Mots-clefs : structure des assemblages, conservation de la biodiversité, composition fonctionnelle, continuité de l'habitat, qualité de l'habitat.

1.2. **Abstract**

Long temporal continuity in forests has been shown to influence biodiversity through dispersal and recruitment limitations. However, for motile taxa that depend on stand maturity attributes, these limitations may be less relevant. Moreover, while certain habitats may be created rapidly, the development of other habitats may take a long time. Forest continuity and stand maturity may therefore have additive effects on biodiversity. Understanding their relative influence on biodiversity is crucial for conservation. We explored the response of species and functional trait composition of saproxylic beetle assemblages using a balanced sampling design in which we crossed forest continuity (ancient vs recent) and stand maturity (mature vs overmature). We established forty plots in montane forests where we sampled beetles. Stand maturity, related to deadwood resources, induced a strong environmental filtering on both species and functional trait composition. Regardless of forest continuity, species preferring large wood of late decay stages were more abundant in overmature stands. Moreover, overmature stands enhanced the co-occurrence of different saproxylic beetles with contrasting resource requirements. Forest continuity interacting with stand maturity induced taxonomic and functional changes in communities. Compared to other forest types, overmature stands in ancient forests hosted assemblages with many more characteristic species, with a larger average body size and species that prefer large deadwood pieces. Finally, a greater diversity of body sizes was found in these forests. Saproxylic species conservation should therefore benefit from strategies that favor setting-aside overmature stands in ancient forests, promoting sites with higher amounts and heterogeneity of deadwood.

Keywords: assemblage structure, biodiversity conservation, functional composition, habitat continuity, habitat quality.

1.3. Introduction

Forest cover has consistently increased since the mid-nineteenth century in western Europe and the eastern United States (Hermý and Verheyen, 2007), despite a worldwide trend toward loss of forest cover (Hansen et al., 2010). This afforestation has mainly occurred on abandoned agricultural land, both by spontaneous growth and by deliberate replantation. It allows distinguishing between two basic categories: ancient forests, which have existed for centuries, and recent forests, which result from afforestation after a certain threshold date (Hermý and Verheyen, 2007). Forest continuity is thus defined as a minimum residence time of the wooded state since a threshold date, which differs between countries in northwestern Europe due to the complex land use history and availability of historical maps (e.g. 1600 or 1700 in GB; 1750 or 1800 in Germany; 1770-1800 in Belgium & Denmark; 1820 in Sweden; 1820-1850 in France & Netherlands; Hermý and Verheyen, 2007). In a context of ongoing global biodiversity loss, forecasting the relative importance of ancient versus recent forests for conservation is of primary importance.

Plant assemblages, for instance, have been shown to be driven by forest continuity (Flinn and Vellend, 2005; Hermý and Verheyen, 2007). Two processes have been highlighted: dispersal limitations due to poor ability of ancient-forest plant species to colonize recent forests (e.g. Verheyen and Hermý, 2004), and recruitment limitations due to modifications in soil properties and competitive interactions (e.g. Baeten et al., 2009). However, these limitations may be less relevant for motile taxa that depend on stand structural properties (Nordén and Appelqvist, 2001; Rolstad et al., 2002). Indeed, the diversity of many forest taxa increases with stand maturity, i.e. the continuous process of tree and stand ageing, depending on the lifespan, the traditional harvest age of the dominant tree species and the type of forest management. These taxa are associated to the availability of stand structural attributes, e.g. deadwood and tree-related microhabitats (Bouget et al., 2014), that may accumulate with time in both ancient and recent forests. This raises the question of the relative contribution of forest continuity versus stand maturity for biodiversity conservation. Moreover, while certain microhabitats may develop rapidly, e.g. broken twigs, other microhabitats, e.g. tree cavities with mould, may take decades or even centuries to develop (Müller et al., 2014). This should be kept in our memory that the oldest stands in recent forests are at most 200 years of age. Past deforestation and temporary lack of deadwood may also have caused local extinctions of species which could experience difficulty in recolonizing the recent forests. Therefore, the long-term past habitat continuity and the iteration of several forest cycles has only occurred in ancient forests. This may suggest an additive effect of forest continuity on stand maturity, indicating that overmature stands in ancient forests may be of greater value for conservation than overmature stands in recent forests.

We aimed to study the effect of forest continuity and stand maturity on species and functional trait composition of saproxylic beetle assemblages. Saproxylic beetles belong to a rich group of species that depend on deadwood for at least a part of their lifecycle (Stokland et al., 2012). They are among the first organisms to colonize dying trees and, consequently, play a functionally important role in wood decomposition (Stokland et al., 2012). Previous studies have shown that saproxylic diversity is closely linked to stand maturity parameters such as deadwood volume and heterogeneity (e.g. Brin et al., 2011; Lassauce et al., 2011). Among studies about the effects of forest continuity on saproxylic beetles, several reported that recent forests were species-poor sites (Gossner et al., 2008; Irmeler et al., 2010). However, most of these studies were carried out in fragmented landscapes, where recent forests were disconnected from ancient forests. Since isolated

forest fragments are less prone to be colonized by low-dispersal species (Jamoneau et al., 2012), it makes it difficult to disentangle the effect of forest continuity from the effect of spatio-temporal isolation. Moreover most studies did not control for stand maturity parameters between ancient and recent forests, making it difficult to distinguish the effect of stand maturity from the effect of forest continuity per se (Nordén et al., 2014).

Unlike classical measures of species diversity, the range and distribution of functional trait values in a community are useful measures in unraveling complex patterns linking environmental change, assemblage structures and ecosystem processes (Lavorel et al., 2008). Strategies that combine measures of the mean and the dispersion of traits, within a given species assemblage, have been showed to describe two complementary aspects of the relationship between community structure and ecosystem functioning (de Bello et al., 2013; Ricotta and Moretti, 2011): (i) shifts in trait values due to environmental selection and (ii) patterns of trait convergence or divergence due to niche differentiation. For European saproxylic beetles, data are now available concerning niche position traits (preferred canopy cover and diameter and decay stage of deadwood in which larvae develop) and morphological traits (mean body size) (Gossner et al., 2013). The mean trait values of a species determine its niche position along environmental gradients, referring to some dimensions of the distribution of resources which a population responds to (Violle and Jiang, 2009). Deadwood diameter and decay stage are especially useful to evaluate the effects of habitat change (e.g. Gossner et al. 2013) because (i) they are closely related to the resource required by saproxylic beetles and (ii) their distribution is strongly affected by forest management practices such as selective harvest of large-diameter wood. For example, an increase in large-deadwood availability may lead to an increase in the mean and dispersion of the diameter niche (Gossner et al. 2013). Among the morphological traits, body size correlates well with many life-history traits – foraging capacity, duration of larval development... – and thus captures a significant proportion of the ecologically relevant characteristics of the ecosystem (Woodward et al., 2005). As such, an increase in mean body size, which usually depends on the duration of larval development, may indicate an increase in habitat stability, and thus in the availability of long-lasting habitats (Brin et al., 2011). The use of these traits may give new insights into the potential effects of habitat changes (deadwood profile, stand openness...) induced by forest continuity and stand maturity on saproxylic beetles.

In order to assess the influence of forest continuity on saproxylic beetle species and functional composition, we developed a balanced sampling design in which we controlled for effects of stand maturity and spatial isolation between ancient and recent forests. Assuming that saproxylic communities are mostly shaped by habitat features related to maturity, we tackled the following questions. First, how do structural features differ between mature and overmature stands, as well as between recent and ancient forests? For instance, higher amount and diversity of deadwood are expected in overmature than in mature stands, regardless of forest continuity. Secondly, how do maturity or continuity affect beetle assemblages, specifically species composition, mean and diversity of single trait values? Regarding this second part, we made three basic assumptions:

(1) Stand maturity induces a filtering related to the availability of deadwood, independently of forest continuity. In mature stands, a lower amount and more homogeneous deadwood supply is expected to cause environmental filtering on the regional species pool. Due to high resource variability (in quantity and quality), species or traits adapted to specific resources, e.g. specialist species dependent on large deadwood or on advanced decay stages, may be favored in overmature stands. Species and trait diversity of saproxylic beetles is therefore expected to be higher, i.e. rather

overdispersed and less filtered, in overmature than in mature stands. This should induce (1.1) a shift in saproxylic beetle species composition due to nestedness; (1.2) a shift in mean trait values due to environmental selection for certain traits (deadwood of large diameter and in advanced decay stages); and (1.3) an increase in the dispersion of traits related to specific deadwood resources (diameter and decay) from mature to overmature stands.

(2) Forest continuity induces filtering related to difference in the dispersal abilities of species, independently of stand maturity. As compared to ancient forests, species may be absent in recent forests, even at a comparable level of stand maturity, due to contrasting time for colonization. This should induce (2.1) a shift in saproxylic beetle species composition due to turnover; but should not influence (2.2) the mean and (2.3) the dispersion of body size and niche position traits.

(3) Forest continuity, in interaction with stand maturity, makes unique long-lasting habitat features available, thus increasing niche differentiation within stands. In ancient overmature stands, the availability of these unique resources (e.g. large decayed wood) may allow the habitat requirements of certain specialized species (i.e. characteristic species) to be better fulfilled, which may result in an increase in their abundance or occurrence. Moreover, niche differentiation may enhance local resource heterogeneity, which in turn may promote functional divergence in the assemblage. This should lead to (3.1) an increase in the number of characteristic species; and (3.2) an increase in the dispersion of traits related to cryptic differences in habitat quality (i.e. body size) from recent to ancient forests, at a comparable level of stand maturity.

1.4. Materials and methods

1.4.1. Study area and experimental design

The study was carried out in the French pre-Alps, in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges (see Appendix A); these areas are characterized by a limestone substratum and a temperate climate. The landscapes are mostly covered by unfragmented forests (63 % of landscape cover of the three areas) and afforestation has mainly occurred above and below the persistent forest belt, as elsewhere in European mountain areas (e.g. Gellrich et al., 2007). Moreover, due to physical constraints and the lack of logging roads, mountain forests has hitherto been less intensively managed than lowland forests (Paillet et al., 2015). Therefore, compared to recent lowland forests, recent montane forests in the Northern Alps, i.e. forest that have established after 1864, are mostly adjacent to ancient forests and have the potential to develop towards stand structures similar to those found in ancient forests.

In 2014, we selected 40 sites, among a larger sampling design ($n = 70$), that perfectly cross forest continuity (ancient forests = 20; recent forests = 20) with stand maturity (mature stands = 20; overmature stands = 20). Forest continuity was characterized using historical maps and stand maturity was a priori approached by forest prospections and confirmed after stand attribute measurements were taken. This sampling scheme was located in montane beech-fir forests (800 – 1500 m in altitude). The dominant tree species were European beech (*Fagus sylvatica*), silver fir (*Abies alba*) and Norway spruce (*Picea abies*) (see structural and compositional variations between treatments in Appendix C & D). To improve the independence among our observations and avoid edge influence, all sampling sites were established > 1.2 km away from any other site, were located in ancient or recent forests > 5 ha in area, and were > 68 m from the nearest stand edge.

1.4.2. Insect sampling

We used two complementary sampling methods to characterize saproxylic beetle communities: flight-interception traps efficient at capturing flying beetles and Winkler-Berlese litter sample extractors efficient at capturing flightless soil-dwelling beetles. From May to August 2014, three flight-interception traps were installed at each site, approximately 30 m apart and 1.5 m above the ground (total = 120 traps). Each trap consisted of two perpendicularly intercepting transparent plastic panes (40–60 cm) with a funnel below leading to collecting vials filled with a killing and preservative mixture of 50 % propylene glycol and 50 % water with detergent. The flight-interception traps were emptied monthly. Soil-dwelling beetles were sampled by sifting litter through 0.5 cm-mesh Winkler bags. At each site, 1 liter of litter was collected at the base of the six largest living trees (for a total volume of 6 liters of litter per site). Litter sifting was conducted in September 2014 and insects were extracted at the laboratory through Berlese funnels for one month (Cateau et al., 2016). Except for the Staphylinidae (excl. Pselaphinae and Dasycerinae), all saproxylic beetles were identified to the species or genus level.

1.4.3. Species traits

We estimated four quantitative ecological traits describing crucial dimensions of ecological requirements (abiotic conditions, quality of deadwood substrate) of each species: i) mean body size, ii) diameter and iii) decay stage of the deadwood in which the species was recorded, and iv) canopy cover of forests in which the species is known to occur. The traits were extracted from Gossner et al. (2013) and completed for missing values (Appendix B), using the ecological information stored in the Frisbee database (Bouget et al., 2008). For niche position traits, these authors used the frequency of occurrence (0.5 = very rare; 1 = rare; 2 = common; 3 = preferred) of each species in ordered classes – diameter: < 15, 15 - 35, 35 - 70, > 70 cm; decay stage: alive, freshly dead, initiated decomposition, advanced decomposition, extremely decomposed; canopy cover: open, semi-open, closed – and calculated a weighted score for each niche value.

We computed community-weighted means (CWM) and functional dispersion (FDis) for each trait value (dbFD function, FD package, Laliberté and Legendre, 2010). CWM is defined as the mean of trait values weighted by the relative abundance of each species bearing each value (Lavorel et al., 2008). FDis is defined as the mean distance of individual species to the weighted centroid of all species in the assemblage and is unaffected by species richness (Laliberté and Legendre, 2010). Since we knew that stand maturity influenced richness of saproxylic beetles (Janssen et al. 2016), this multidimensional index was preferred over other potential functional dispersion measures. To reduce the influence of very abundant species (10 species > 50 % of the cumulative abundance), log-transformation was applied before CWM and FDis were calculated. This transformation does not affect the robustness of these indices and their interpretation (Májeková et al., 2016).

1.4.4. Forest continuity and stand maturity characterization

We characterized forest continuity by crossing digitized 1:40 000 État-Major maps of France charted in the middle of the 19th century with 1:10 000 recently updated vegetation maps in a Geographic Information System managed using ArcGIS 10.1 (Environmental Systems Research Inst., Redlands, CA, USA). Forest cover overlapping in both maps was considered to indicate ancient forests, while current forest cover overlapping with crops or meadows in the État-Major maps was

considered to indicate recent forests. We then characterized landscape composition (i.e. proportion of forests, beech-fir stands and ancient forests) and spatial configuration (i.e. perimeter-area ratio, distance to the nearest forest edge and distance to nearest ancient/recent forest edge) variables within a 500-m radius around each sampling site, and tested for the effect of forest continuity on these variables (Appendix C).

In each selected plots, stand maturity was characterized based on two concentric subplots: (a) a 10-m-radius subplot, where all living and dead trees as well as lying trunks (≥ 7.5 cm in DBH or basis diameter; ≥ 1 m in length) were recorded, and (b) a 20-m-radius plot, where all large living and dead trees and lying trunks (≥ 30 cm in DBH or basis diameter; ≥ 1 m in length) were recorded (for further details, see Janssen et al., 2016). For each tree and lying trunk, tree species, decay stage and tree-related microhabitats (cavities, sporophores of saproxylic fungi, ivy, sap runs, missing bark, cracks and shelter bark) were recorded. Diameters at both ends and at the middle section as well as the length of the portion of each lying trunk located inside the plot were recorded. We estimated decay stage by crossing five classes of inner wood hardness (based on resistance to tree caliper penetration) and four classes of remaining bark cover. Deadwood heterogeneity was estimated as the number of combinations formed by position (snags versus logs), species, decay class and 2-cm-diameter classes. We estimated canopy openness with a spherical densiometer by taking readings from four points in the cardinal directions, 10 m from the plot center. We used hierarchical cluster analysis (Ward method) based on the first three axes of a principal component analysis (cumulative projected inertia = 88.30 %) to distinguish between mature and overmature stands (`dudi.pca` and `hclust` function, `ade4` package, Dray and Dufour, 2007) (Appendix A). PCA was conducted considering four environmental variables closely related to stand maturity: volume of large logs, number of large snags, number of very large living trees and microhabitat heterogeneity (i.e. the number of microhabitat types). The effect of stand maturity on stand attributes was then tested using simple two-way ANOVA in order to confirm the validity of the classification (Appendix C).

1.4.5. Statistical analysis

Analyses were performed with R 3.1.2 (R Core Team, 2015).

To determine if saproxylic beetle assemblages were influenced by forest continuity and/or stand maturity, we performed PERMANOVA (`adonis` function) and PERMDISP (`betadisper` function) analyses (Anderson and Walsh, 2013) based on a Bray-Curtis distance, with 999 permutations (`vegan` package, Oksanen et al., 2013). Non-metric multidimensional scaling (NMDS) provided a graphical representation of dissimilarity (`metaMDS` function, `vegan` package). Since dissimilarity may be related to differences in richness, we quantified the nestedness pattern in a presence/absence matrix using the NODF metric (`nestednodf` function, `vegan` package, Almeida-Neto et al., 2008) and compared observed patterns with those resulting from a fixed-fixed null model (999 permutations, `oecosimu` function, `vegan` package) (Ulrich et al., 2009).

To determine the relative contribution of variables associated with forest continuity and stand maturity on saproxylic beetle assemblage variations, we used canonical analysis of principal coordinates (CAP, Anderson and Willis, 2003) based on a Bray-Curtis distance, with 999 permutations (`capscale` function, `vegan` package) (Appendix E). As we knew that differences in richness were driving variations in saproxylic beetles assemblages, we added the species richness as a condition in the CAP in order to remove its effect from the analysis. Then, we calculated the marginal contribution

of eight uncorrelated and a priori biologically important variables indicative of stand structure ($n = 4$) and deadwood ($n = 4$) features and of three variables indicatives of landscape composition and configuration to total constrained inertia (with all other variables accounted for in the model) and tested for their individual significance (after all other variables were partialled out).

To determine the individual species response to forest continuity and/or stand maturity, we used indicator species analysis (multipatt function, indicpecies package, De Cáceres and Legendre, 2009), based on the indicator values index (IndVal), actually combining two features, i.e. the concentration of abundance within a particular cluster of sites (exclusivity), and the relative frequency of species within this group (fidelity). Low-frequency and low-abundance species (occupied sites $< 10\%$, < 10 individuals in total) were discarded ($n = 184$). We used the IndVal index to investigate the preferences of individual species for ancient overmature, ancient mature, recent overmature and recent mature plots, and a permutation test ($n = 9999$) to test for the statistical significance of indicator species (called “characteristic species” hereafter).

To determine whether functional composition was influenced by forest continuity and/or stand maturity, we used two-way ANOVAs. We tested the response of the CWM and FDis of each individual trait to both factors individually and to their interaction. We also conducted pairwise comparisons of the individual effect of forest continuity (controlling for stand maturity) and of stand maturity (controlling for forest continuity) using one-way ANOVAs ($\alpha = 0.025$ after Bonferroni correction).

To determine whether functional composition was influenced by variation in stand attributes between ancient and recent forests, we used linear models (family = Gaussian). We developed 16 a priori models plus null model that tested the main effect and the interaction effect of forest continuity factor with eight variables indicative of stand structure ($n = 4$) and deadwood ($n = 4$) features (see correlation matrix in appendix F), on the CWM and FDis of saproxylic beetle traits. The most parsimonious model was identified using Akaike’s information criterion corrected for small sample sizes (Burnham and Anderson, 2002) and model averaging was used to estimate parameter and associated unconditional standard errors (model.sel and model.aveg functions, MuMIn package, Barton, 2015).

To determine whether traits mediate differences in abundance across saproxylic beetle species and forest continuity and/or stand maturity, i.e. measured through the interaction terms between factors and trait variables, we used community assembly via trait selection (CATS) regression (Warton et al., 2015). This multisite extension of CATS is closely related to recent model-based solutions to the fourth-corner problem (e.g. Brown et al., 2014). Based on a generalized linear modeling framework, extended CATS is better able to handle the strong mean-variance relationship in abundance data. Models were fitted using negative binomial distribution and the significance of the interaction terms was calculated using PIT-trap methods with 999 bootstrap resamples (manyglm function, mvabund package, Wang et al., 2012). PIT-trap is a new method which bootstraps probability integral transform residuals, and which have been found to give the most reliable Type I error rates. Finally, in order to understand the relative importance of species traits in explaining differences in abundance across environmental factors, we extracted and plotted the related interactions’ standardized coefficients.

1.5. Results

1.5.1. Variations in stand-maturity- and forest-continuity-associated variables

Two-way ANOVAs showed that the variation in stand-maturity- and forest-continuity-associated variables was consistent with the classification of the two categorical variables used (Appendix C). Indeed, nearly all of the variables related to stand structural complexity, deadwood quantity and heterogeneity, and tree-related microhabitat diversity increased from mature to overmature stands. The landscape pattern around each site varied accordingly: the ancient forest sites were included in a landscape matrix that contained more forests, more beech-fir stands and more ancient forests; and were located at a greater distance from the forest edge and in patches with less complex shapes than the recent forest sites.

The interaction term between forest continuity and stand maturity was only significant for the perimeter-area ratio of forest cover and for the volume of large logs (Appendix D). All other environmental variables varied consistently between ancient and recent forests, at a comparable maturity level.

1.5.2. Assemblage structure and individual species response to forest continuity and stand maturity

A total of 307 saproxylic beetle species (18 729 individuals) were captured at the 40 sites: 284 species (16 884 individuals) with flight intercept traps, among which 255 species were exclusives, and 52 species (1 845 individuals) with Winkler-Berlese extractors, among which 23 species were exclusives. Data per site were pooled before analysis.

Saproxylic beetle assemblage composition was not influenced by forest continuity (Fig. 1) or maturity-continuity interaction, but significantly differed between mature and overmature stands (PERMANOVA pseudo- $F_{1,38} = 2.409$, $p = 0.003$). Since PERMDISP revealed no significant difference in the average within-group distances, we conclude that variation in assemblage structures revealed by PERMANOVA was clearly related to location effect (Anderson and Walsh, 2013), i.e. to differences between mature and overmature stands. The nestedness metric for all species-by-site matrix was significantly different from the simulated mean under the null model (NODF = 41.14, $p = 0.019$), indicating that species-poor sites were a subset of species-rich sites. Therefore, the observed shift in species composition revealed by PERMANOVA between mature and overmature stands should probably be viewed as a result of nestedness rather than of species turnover.

CAP ordination revealed that 29.6 % ($p = 0.004$) of the variation in species composition was explained by environmental variables (see Appendix E for elementary contributions of variables to inertia), after that the effect of species richness was removed from the analysis. The first CAP axis was positively related to distance to forest edge (11.2 %) but negatively related to the basal area of living trees (9.7 %) and to lesser extent to the number of diameter classes of standing trees (9.3 %). The second CAP axis was positively related to canopy openness (11.8 %) and the number of large snags (9.2 %). All other variables slightly influenced saproxylic beetle assemblages.

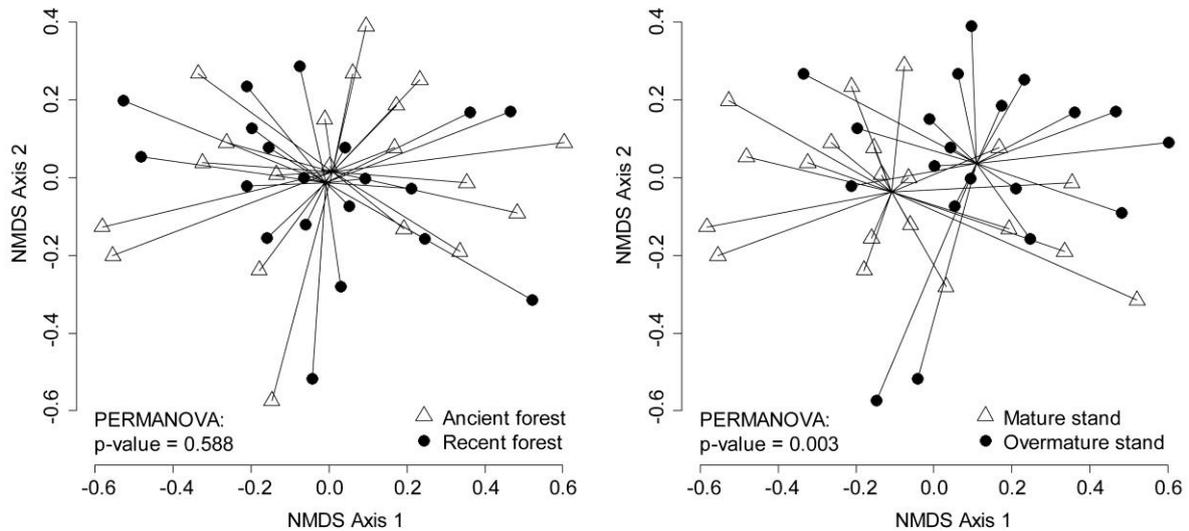


Fig. 1 Nonmetric multidimensional scaling ordination plot of the Bray – Curtis dissimilarity matrix of recent vs ancient forest or mature vs overmature stand samples. The two axes with highest correlation to forest continuity and stand maturity factors are represented (NMDS stress = 0.211) and centroid are displayed to help visualizing the difference between treatments. PERMANOVA analysis of similarities (1000 permutations) tested the difference of assemblages.

Indicator species analysis (Fig. 2 & Appendix G) showed that, among the 123 species considered, only a few species were influenced by forest continuity and/or stand maturity: two were characteristic of ancient forests, two of recent forests, one was characteristic of mature stands and 13 of overmature stands. No species were characteristic of ancient-mature stands, ten species were characteristic of ancient-overmature stands, no species were characteristic of recent-mature stands and one species was characteristic of recent-overmature stands.

1.5.3. Responses of individual traits in mean and dispersion to forest continuity and stand maturity

Two-way ANOVAs showed that the mean trait value for decay preference (mean decay niche) ($p = 0.012$) increased from mature to overmature stands (Table 1); however, mean body size ($p = 0.016$) and the mean trait value for diameter preference (mean diameter niche) ($p = 0.014$) increased differently in ancient and recent forests (Table 2). The mean trait value for canopy preference (mean canopy niche) was influenced neither by stand maturity nor forest continuity. Pairwise comparison revealed that mean body size ($p = 0.007$) and mean diameter niche ($p < 0.001$) increased between ancient-mature and ancient-overmature stands, and that mean decay niche ($p = 0.013$) increased between recent-mature and recent-overmature stands. For trait dispersion, two-way ANOVAs showed that the diversity of decay ($p = 0.030$) and canopy cover ($p = 0.043$) preferences increased from mature to overmature stands (Table 1); however, trait dispersion for body size ($p = 0.015$) increased differently in ancient and recent forests (Table 2). Trait dispersion for diameter preference was influenced neither by stand maturity nor forest continuity. Pairwise comparison revealed that only body size dispersion ($p = 0.015$) increased between ancient-mature and ancient-overmature stands.

Factor	Species	N	IndVal	p-value	Body	Diam	Decay	Canop	Factor	Species	N	IndVal	p-value	Body	Diam	Decay	Canop		
Mat		Rhizophagus dispar	22	0.652	0.034	3	2.50	2.50	1.60	Mat									
		Over		Cis bidentatus	13	0.588	0.030	2	3.00			3.40	2.50	Over					
		Xylechinus pilosus	428	0.810	0.033	2	2.17	2.00	1.40										
		Trimium brevicorne	20	0.618	0.036	1	1.80	2.00	2.00										
		Phloeotribus spinulosus	33	0.688	0.020	2	1.50	1.30	1.20			Pediacus dermestoides	140	0.632	0.041	4	2.50	2.00	1.00
		Melanotus castanipes	280	0.839	0.001	17	3.00	3.67	2.40			Glischrochilus quadripunctatus	21	0.753	0.001	4	2.29	2.00	1.50
		Ampedus erythrogonus	128	0.835	0.001	6	3.50	3.86	2.50				Dryocoetes autographus	502	0.684	0.015	3	2.40	2.00
		Grynobius planus	206	0.818	0.012	5	2.29	3.00	1.50			Pityophagus ferrugineus	33	0.635	0.026	5	2.50	2.00	1.50
		Ptilinus pectinicornis	165	0.799	0.030	4	2.50	3.00	1.50			Melanotus castanipes	280	0.624	0.038	17	3.00	3.67	2.40
		Pediacus dermestoides	140	0.799	0.004	4	2.50	2.00	1.00			Denticollis rubens	27	0.624	0.017	13	2.29	3.40	2.60
		Enicmus testaceus	347	0.797	0.019	1	1.67	3.00	2.25			Rhizophagus ferrugineus	12	0.612	0.023	3	2.50	2.00	2.00
		Hallomenus binotatus	61	0.774	0.014	4	2.50	3.40	2.00			Thanasimus formicarius	18	0.606	0.021	8	2.29	2.25	1.50
		Denticollis rubens	27	0.760	0.001	13	2.29	3.40	2.60			Crypturgus pusillus	14	0.598	0.018	1	1.20	2.00	1.00
		Melasis buprestoides	88	0.715	0.031	7	2.29	3.00	1.40			Rhizophagus cribratus	13	0.582	0.014	3	3.00	2.71	2.40
		Pityophagus ferrugineus	33	0.661	0.032	5	2.50	2.00	1.50			Orchesia minor	14	0.567	0.031	3	1.00	3.40	2.00
		Rhizophagus bipustulatus	19	0.613	0.041	2	2.50	2.50	1.60										
		Thanasimus formicarius	18	0.612	0.026	8	2.29	2.25	1.50										
		Aulonothroscus brevicollis	74	0.588	0.023	2	1.50	3.50	2.50										

Fig. 2 Characteristic species, abundance (N), correlation values (IndVal) and p-value for saproxylic beetles related to forest continuity (Anc = ancient, Rec = recent), stand maturity (Mat = mature, Over = overmature) and interaction. Mean trait values of each characteristic species are provided (Body = body size in mm, Diam = preferred deadwood diameter, Decay = preferred deadwood decay stage, Canop = preferred canopy cover).

Table 1 Variation in individual traits, measured by CWM and FDis, related to forest continuity and stand maturity (p-value based on two-way ANOVAs).

Variable	Ancient forest Mean (\pm SD)	Recent forest Mean (\pm SD)	p-value	Mature stand Mean (\pm SD)	Overmature stand Mean (\pm SD)	p-value
CWM Body size	3.69 (\pm 0.43)	3.71 (\pm 0.34)	0.8901	3.60 (\pm 0.37)	3.80 (\pm 0.38)	0.0969
CWM Diameter	2.03 (\pm 0.09)	2.01 (\pm 0.05)	0.3680	1.99 (\pm 0.05)	2.05 (\pm 0.07)	0.0024
CWM Decay stage	2.54 (\pm 0.12)	2.50 (\pm 0.08)	0.1684	2.48 (\pm 0.09)	2.56 (\pm 0.10)	0.0124
CWM Canopy cover	1.78 (\pm 0.05)	1.77 (\pm 0.04)	0.7366	1.77 (\pm 0.04)	1.78 (\pm 0.05)	0.3252
FDis Body size	0.54 (\pm 0.10)	0.55 (\pm 0.10)	0.7572	0.53 (\pm 0.10)	0.56 (\pm 0.09)	0.3825
FDis Diameter	0.73 (\pm 0.05)	0.73 (\pm 0.07)	0.9530	0.72 (\pm 0.06)	0.74 (\pm 0.07)	0.2710
FDis Decay stage	0.79 (\pm 0.06)	0.80 (\pm 0.04)	0.7208	0.78 (\pm 0.05)	0.81 (\pm 0.04)	0.0281
FDis Canopy cover	0.78 (\pm 0.06)	0.77 (\pm 0.08)	0.6743	0.75 (\pm 0.06)	0.80 (\pm 0.07)	0.0429

Table 2 Variation in individual traits, measured by CWM and FDis, related to the interaction between forest continuity and stand maturity (p-value based on two-way ANOVAs).

Variable	Ancient mature Mean (\pm SD)	Ancient overmature Mean (\pm SD)	Recent mature Mean (\pm SD)	Recent overmature Mean (\pm SD)	p-value
CWM Body size	3.45 (\pm 0.35)	3.93 (\pm 0.37)	3.75 (\pm 0.34)	3.67 (\pm 0.34)	0.0159
CWM Diameter	1.97 (\pm 0.04)	2.09 (\pm 0.08)	2.00 (\pm 0.06)	2.02 (\pm 0.05)	0.0142
CWM Decay stage	2.51 (\pm 0.11)	2.58 (\pm 0.13)	2.46 (\pm 0.07)	2.55 (\pm 0.08)	0.7907
CWM Canopy cover	1.77 (\pm 0.05)	1.79 (\pm 0.06)	1.77 (\pm 0.04)	1.78 (\pm 0.04)	0.9096
FDis Body size	0.49 (\pm 0.09)	0.59 (\pm 0.08)	0.57 (\pm 0.10)	0.53 (\pm 0.09)	0.0144
FDis Diameter	0.74 (\pm 0.05)	0.72 (\pm 0.06)	0.70 (\pm 0.06)	0.76 (\pm 0.07)	0.0676
FDis Decay stage	0.78 (\pm 0.06)	0.81 (\pm 0.05)	0.78 (\pm 0.04)	0.81 (\pm 0.03)	0.9122
FDis Canopy cover	0.77 (\pm 0.06)	0.79 (\pm 0.06)	0.74 (\pm 0.07)	0.80 (\pm 0.08)	0.3408

Model results showed that none of the competing models best predicted the mean and dispersion of individual trait values, since associated delta AICc and AICc weight were relatively low (Appendix H). Model averaging revealed that mean body size increased more in ancient forests with the number of very large trees, the diversity of tree diameter classes, the volume of large logs and deadwood heterogeneity (Table 3). Moreover, regardless of forest continuity, mean body size increased with the availability of large snags. For niche traits, mean diameter increased more in ancient forests with the number of very large trees. Moreover, regardless of forest continuity, mean diameter and decay niche increased with the availability of snags and logs, and the diversity in microhabitats. Mean decay niche increased also with the heterogeneity of deadwood. For trait dispersion, model averaging revealed that body size dispersion increased more in ancient forests with the number of very large trees and deadwood heterogeneity (Table 4). For niche traits, the dispersion of trait values for diameter preferences increased more in ancient forests with the number of very large trees, while the dispersion of trait values for decay preference increased with the diversity of microhabitats in both ancient and recent forests.

Table 3 Average coefficients (Estimate), standard error (\pm SE) and confidence intervals (95 % CI) for each variable predicting the mean of individual trait values of saproxylic beetles in the French pre-Alps. The 95 % confidence interval of coefficients in bold excluded 0 [FC: forest continuity; Canop: canopy openness; Gtrees: tree basal area; Nvlt: number of very large living trees ($\varnothing > 62.5$ cm); Ndiam: number of diameter classes of standing trees; Nlsnags: number of large snags ($\varnothing > 30$ cm); Vllogs: volume of large logs ($\varnothing > 30$ cm) in m^3 ; Dcwd: deadwood heterogeneity; Dmicro: diversity of tree-related microhabitats].

Variable	CWM Body size		CWM Canopy cover		CWM Decay stage		CWM Diameter	
	Estimate (\pm SE)	(95 % CI)	Estimate (\pm SE)	(95 % CI)	Estimate (\pm SE)	(95 % CI)	Estimate (\pm SE)	(95 % CI)
Canop	-0.001 (\pm 0.151)	(-0.306; 0.306)	0.008 (\pm 0.019)	(-0.030; 0.045)	-0.027 (\pm 0.048)	(-0.123; 0.069)	0.044 (\pm 0.027)	(-0.009; 0.097)
Gtrees	0.055 (\pm 0.046)	(-0.037; 0.145)	-0.002 (\pm 0.005)	(-0.010; 0.008)	0.007 (\pm 0.009)	(-0.012; 0.025)	0.004 (\pm 0.007)	(-0.010; 0.017)
Nvlt	0.244 (\pm 0.092)	(0.060; 0.428)	0.006 (\pm 0.01)	(-0.014; 0.026)	0.034 (\pm 0.020)	(-0.006; 0.074)	0.045 (\pm 0.017)	(0.011; 0.079)
Ndiam	0.039 (\pm 0.033)	(-0.027; 0.103)	-0.001 (\pm 0.004)	(-0.007; 0.006)	0.005 (\pm 0.007)	(-0.008; 0.017)	0.002 (\pm 0.005)	(-0.008; 0.010)
Nlsnags	0.207 (\pm 0.088)	(0.029; 0.385)	0.005 (\pm 0.012)	(-0.020; 0.028)	0.064 (\pm 0.023)	(0.018; 0.110)	0.059 (\pm 0.020)	(0.019; 0.098)
Vllogs	0.267 (\pm 0.096)	(0.075; 0.459)	0.005 (\pm 0.011)	(-0.018; 0.027)	0.050 (\pm 0.022)	(0.006; 0.094)	0.038 (\pm 0.018)	(0.003; 0.072)
Dcwd	0.294 (\pm 0.114)	(0.065; 0.522)	0.007 (\pm 0.014)	(-0.021; 0.035)	0.075 (\pm 0.023)	(0.029; 0.120)	0.039 (\pm 0.021)	(-0.002; 0.080)
Dmicro	0.232 (\pm 0.118)	(-0.006; 0.468)	0.023 (\pm 0.014)	(-0.005; 0.050)	0.071 (\pm 0.028)	(0.015; 0.127)	0.057 (\pm 0.020)	(0.019; 0.096)
FC	0.469 (\pm 0.528)	(-0.575; 1.511)	-0.015 (\pm 0.037)	(-0.087; 0.059)	-0.030 (\pm 0.052)	(-0.134; 0.074)	0.004 (\pm 0.038)	(-0.071; 0.079)
FC*Canop	0.169 (\pm 0.284)	(-0.408; 0.745)	0.019 (\pm 0.035)	(-0.052; 0.089)	0.118 (\pm 0.074)	(-0.031; 0.267)	0.014 (\pm 0.051)	(-0.088; 0.116)
FC*Gtrees	-0.109 (\pm 0.059)	(-0.228; 0.010)	0.002 (\pm 0.008)	(-0.014; 0.017)	0.005 (\pm 0.017)	(-0.029; 0.038)	-0.006 (\pm 0.012)	(-0.029; 0.017)
FC*Nvlt	-0.337 (\pm 0.128)	(-0.595; -0.079)	0.013 (\pm 0.018)	(-0.023; 0.048)	0.013 (\pm 0.037)	(-0.062; 0.087)	-0.049 (\pm 0.024)	(-0.096; -0.002)
FC*Ndiam	-0.089 (\pm 0.040)	(-0.169; -0.010)	0.005 (\pm 0.006)	(-0.006; 0.015)	0.004 (\pm 0.012)	(-0.020; 0.026)	-0.001 (\pm 0.008)	(-0.017; 0.015)
FC*Nlsnags	-0.044 (\pm 0.166)	(-0.379; 0.291)	0.011 (\pm 0.022)	(-0.033; 0.055)	0.018 (\pm 0.042)	(-0.068; 0.104)	-0.050 (\pm 0.028)	(-0.107; 0.007)
FC*Vllogs	-0.353 (\pm 0.154)	(-0.664; -0.042)	0.019 (\pm 0.022)	(-0.024; 0.062)	-0.030 (\pm 0.044)	(-0.118; 0.059)	-0.047 (\pm 0.030)	(-0.107; 0.014)
FC*Dcwd	-0.502 (\pm 0.159)	(-0.824; -0.180)	0.027 (\pm 0.022)	(-0.017; 0.070)	-0.008 (\pm 0.042)	(-0.092; 0.077)	-0.042 (\pm 0.031)	(-0.104; 0.022)
FC*Dmicro	-0.273 (\pm 0.226)	(-0.730; 0.184)	-0.004 (\pm 0.029)	(-0.061; 0.055)	0.014 (\pm 0.059)	(-0.105; 0.133)	-0.026 (\pm 0.040)	(-0.106; 0.055)

Table 4 Average coefficients (Estimate), standard error (\pm SE) and confidence intervals (95 % CI) for each variable predicting the dispersion of individual trait values of saproxylic beetles in the French pre-Alps. The 95 % confidence interval of coefficients in bold excluded 0 [FC: forest continuity; Canop: canopy openness; Gtrees: tree basal area; Nvlt: number of very large living trees ($\varnothing > 62.5$ cm); Ndiam: number of diameter classes of standing trees; Nlsnags: number of large snags ($\varnothing > 30$ cm); Vllogs: volume of large logs ($\varnothing > 30$ cm) in m^3 ; Dcwd: deadwood heterogeneity; Dmicro: diversity of tree-related microhabitats].

Variable	FDis Body size		FDis Canopy cover		FDis Decay stage		FDis Diameter	
	Estimate (\pm SE)	(95 % CI)	Estimate (\pm SE)	(95 % CI)	Estimate (\pm SE)	(95 % CI)	Estimate (\pm SE)	(95 % CI)
Canop	0.003 (\pm 0.039)	(-0.075; 0.080)	0.030 (\pm 0.030)	(-0.030; 0.090)	-0.010 (\pm 0.021)	(-0.051; 0.033)	-0.007 (\pm 0.026)	(-0.058; 0.046)
Gtrees	0.003 (\pm 0.012)	(-0.021; 0.026)	-0.001 (\pm 0.008)	(-0.016; 0.016)	0.001 (\pm 0.005)	(-0.008; 0.010)	0.004 (\pm 0.007)	(-0.010; 0.018)
Nvlt	0.050 (\pm 0.024)	(0.003; 0.097)	0.015 (\pm 0.017)	(-0.021; 0.049)	0.016 (\pm 0.010)	(-0.004; 0.034)	-0.011 (\pm 0.016)	(-0.043; 0.022)
Ndiam	0.002 (\pm 0.009)	(-0.015; 0.019)	0.001 (\pm 0.006)	(-0.010; 0.012)	-0.001 (\pm 0.004)	(-0.007; 0.006)	0.004 (\pm 0.004)	(-0.005; 0.012)
Nlsnags	0.042 (\pm 0.023)	(-0.005; 0.089)	0.021 (\pm 0.018)	(-0.016; 0.057)	0.017 (\pm 0.012)	(-0.008; 0.040)	-0.003 (\pm 0.021)	(-0.043; 0.039)
Vllogs	0.038 (\pm 0.025)	(-0.012; 0.088)	0.031 (\pm 0.017)	(-0.002; 0.064)	0.020 (\pm 0.010)	(-0.001; 0.041)	0.010 (\pm 0.016)	(-0.022; 0.040)
Dcwd	0.054 (\pm 0.030)	(-0.007; 0.113)	0.007 (\pm 0.023)	(-0.040; 0.053)	0.023 (\pm 0.012)	(-0.001; 0.046)	0.007 (\pm 0.020)	(-0.034; 0.047)
Dmicro	0.054 (\pm 0.031)	(-0.008; 0.115)	0.041 (\pm 0.022)	(-0.003; 0.084)	0.037 (\pm 0.013)	(0.011; 0.062)	0.019 (\pm 0.020)	(-0.022; 0.059)
FC	0.163 (\pm 0.155)	(-0.143; 0.468)	-0.037 (\pm 0.057)	(-0.150; 0.077)	-0.001 (\pm 0.024)	(-0.048; 0.048)	-0.040 (\pm 0.056)	(-0.151; 0.071)
FC*Canop	0.039 (\pm 0.073)	(-0.108; 0.185)	0.062 (\pm 0.050)	(-0.040; 0.162)	0.045 (\pm 0.035)	(-0.026; 0.114)	0.034 (\pm 0.047)	(-0.062; 0.130)
FC*Gtrees	-0.029 (\pm 0.015)	(-0.059; 0.002)	0.017 (\pm 0.011)	(-0.006; 0.039)	0.002 (\pm 0.008)	(-0.015; 0.017)	0.014 (\pm 0.010)	(-0.006; 0.034)
FC*Nvlt	-0.092 (\pm 0.033)	(-0.159; -0.025)	0.045 (\pm 0.024)	(-0.005; 0.093)	-0.006 (\pm 0.017)	(-0.041; 0.029)	0.056 (\pm 0.022)	(0.012; 0.100)
FC*Ndiam	-0.020 (\pm 0.011)	(-0.040; 0.002)	0.012 (\pm 0.008)	(-0.004; 0.027)	0.005 (\pm 0.006)	(-0.007; 0.015)	0.005 (\pm 0.007)	(-0.010; 0.019)
FC*Nlsnags	-0.006 (\pm 0.044)	(-0.094; 0.082)	0.026 (\pm 0.032)	(-0.039; 0.090)	0.014 (\pm 0.022)	(-0.030; 0.056)	0.052 (\pm 0.029)	(-0.006; 0.109)
FC*Vllogs	-0.068 (\pm 0.043)	(-0.153; 0.019)	0.040 (\pm 0.029)	(-0.019; 0.099)	-0.006 (\pm 0.021)	(-0.047; 0.037)	0.033 (\pm 0.029)	(-0.025; 0.091)
FC*Dcwd	-0.126 (\pm 0.041)	(-0.209; -0.044)	0.056 (\pm 0.032)	(-0.007; 0.119)	0.009 (\pm 0.021)	(-0.034; 0.051)	0.046 (\pm 0.029)	(-0.013; 0.103)
FC*Dmicro	-0.071 (\pm 0.058)	(-0.188; 0.047)	0.056 (\pm 0.040)	(-0.025; 0.136)	-0.005 (\pm 0.027)	(-0.059; 0.050)	0.046 (\pm 0.039)	(-0.033; 0.124)

1.5.4. How traits mediate abundance patterns across forest continuity and stand maturity

The CATS regression showed that the interaction term between stand maturity and trait variables was significant (log-likelihood ratio = 17.6, $p = 0.001$). Differences in mean beetle abundance between mature and overmature stands was therefore mediated by traits, especially deadwood diameter. This pattern was more specifically related to ancient-overmature stands, as shown by the interaction term between the continuity-maturity combination and trait variables (log-likelihood ratio = 27.1, $p = 0.034$). Compared to other interaction terms, deadwood diameter niche was the trait that best explained variations across species in their response to stand maturity and to the continuity-maturity combination (Fig. 3). Difference in deadwood diameter niche was especially marked between mature and overmature stands in ancient forests, as compared to recent forests, indicating that saproxylic beetles that had preferences for large deadwood pieces were more abundant in ancient-overmature stands.

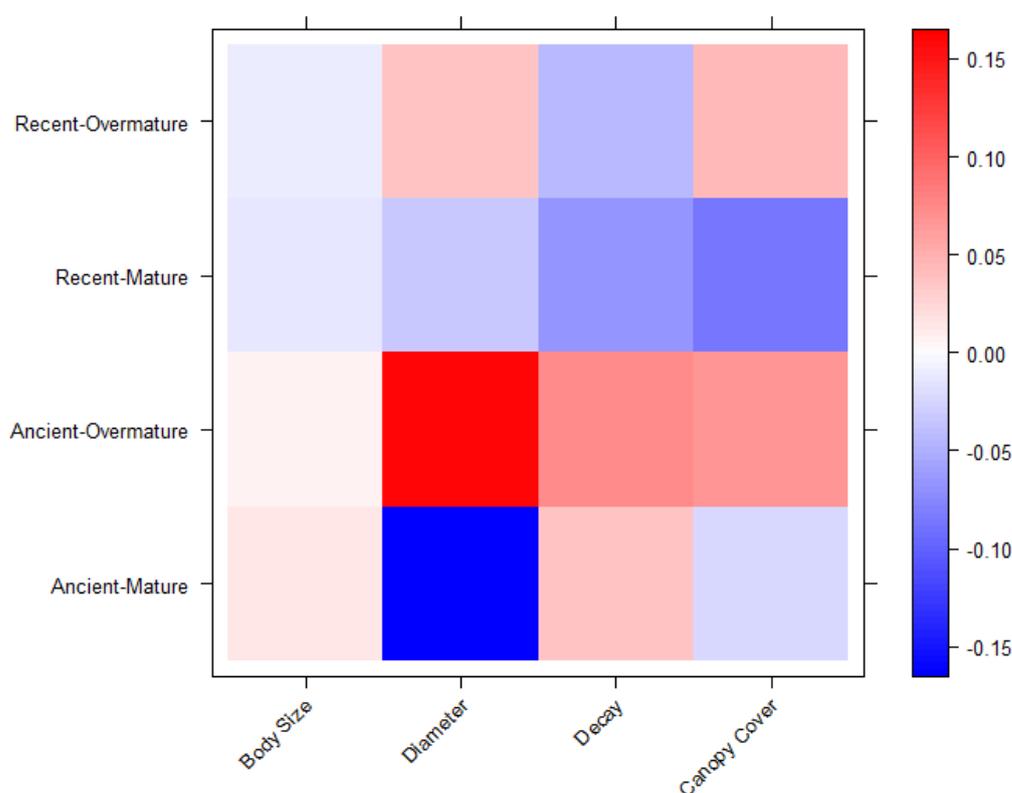


Fig. 3 Interaction standardized coefficients estimated under the sum-to-zero constraint from community assembly via trait selection (CATS) regressions testing the relationship between morphological and niche position traits and environmental factors, accounting for saproxylic beetles abundance. Red represents a positive association, blue represents a negative association; the relative tone of color indicates the strength of the association.

1.6. Discussion

Our results show that stand maturity was more important than forest continuity in shaping the assemblage structure and the functional composition of saproxylic beetles. Moreover, beyond the effect of stand maturity per se, the additive effect of forest continuity on stand maturity induces several habitat changes which, although not directly measurable considering the resolution of the forest descriptors used, influenced the functional composition of saproxylic beetle assemblages. We here demonstrated that stand maturity acts congruently with forest continuity in providing valuable resources for both saproxylic beetle assemblages and functional composition. Specifically, we highlighted the fact that the functional structure of saproxylic beetle assemblages is shaped by the quantity of large deadwood and by the heterogeneity of resources available (i.e. deadwood and light microsites).

1.6.1. Stand maturity rather than forest continuity shapes saproxylic beetles assemblage and functional composition

In accordance with our first hypothesis, we found a strong influence of stand maturity on assemblage structure. However, forest continuity had no effect on assemblage structure. The nestedness analysis reveals that dissimilarity in assemblages was related to difference in species richness, indicating that saproxylic beetle diversity in mature stands was generally a subset of the diversity in overmature stands. Thus, in accordance with numerous previous studies (e.g. Janssen et al., 2016; Martikainen et al., 2000; Stenbacka et al., 2010), our results report a positive relationship between stand maturity and saproxylic diversity. Moreover, far more species were characteristic of overmature stands than mature stands and several of these species have clear preferences for large deadwood (trait values >3 for diameter) and decayed wood (trait values >3 for decay stages). By improving habitat conditions for saproxylic beetles, i.e. deadwood availability, stand maturity acts by decreasing the environmental filter on the regional species pool, i.e. by opening selection to a larger diversity of species, notably those dependent on more specific deadwood attributes. However, contrary to a previous study by Buse (2012), we found very few characteristic species for ancient forests, and none of these were flightless species. No methodological argument could be advanced to explain this trend, since we actually set up complementary protocols to sample both flying and flightless species with a standardized effort in each plot. This may confirm that, in unfragmented forests, flightless beetles are able to disperse and successfully colonize recent forests (e.g. Janssen et al., 2016; Marcus et al., 2015), and thus that habitat limitation is of more importance than dispersal limitation in shaping assemblage structure.

The functional structure of saproxylic beetle assemblages was significantly influenced by stand maturity but not by forest continuity. Variations in mean trait values confirm that the abundance of species that prefer large deadwood and/or deadwood in advanced stages of decay increase with stand maturity. This shift in trait values was mostly due to an increase in both deadwood amount and heterogeneity, from mature to overmature stands, confirming previous results (Gossner et al., 2013). Moreover, probably due to the larger habitat heterogeneity, overmature stands seemingly allowed for higher co-occurrence among saproxylic beetles with contrasting resource requirements. Indeed, divergence in trait related to decay stage of deadwood in which larvae develop and preferred canopy cover increased with stand maturity. Several studies have pointed out the turnover of saproxylic beetles during the decaying process (e.g. Saint-Germain et al., 2007). Our results confirmed that, as maturity increases, the co-occurrence of species

associated with fresh and decayed wood also increases. This highlights the importance of supplying different deadwood types, which, as demonstrated by recent studies (Gossner et al., 2016; Seibold et al., 2016), give indirect support for the importance of deadwood heterogeneity. Likewise, the increase in saproxylic beetle species light tolerances with stand maturity may be due to the fact that, during forest succession, changes in the canopy - gap structure lead to an increase in light heterogeneity on the forest floor (Vieilledent et al., 2010). Opening conditions influence saproxylic beetles in different ways, through microclimatic effects directly stimulating adult activity or larval development, or through complementation effects based on increased flower availability used by adults (e.g. Bouget et al., 2013). Thus, light heterogeneity may promote a diversity of microsites that benefits a larger diversity of species with contrasting light requirements. Overall and in accordance with recent studies (Gossner et al., 2013; Müller et al., 2014), our results show that not only the species richness of saproxylic beetles (Janssen et al., 2016) but also the functional trait composition, in mean (decay and diameter preference) and in dispersion (decay and canopy preference), benefits from habitat heterogeneity.

1.6.2. Forest continuity in interaction with stand maturity structures the species and trait composition of saproxylic beetle assemblages

In accordance with our third hypothesis, the individual species response of saproxylic beetles was largely influenced by the additive effect of forest continuity on stand maturity, with almost all characteristic species being associated to ancient-overmature stands. Those species are quite diverse in terms of body size and niche preferences, though some species appear more specifically associated to large-diameter decayed wood, as in the case of *Melanotus castanipes* and *Rhizophagus cribratus*. Considering that, in our study area, recent-overmature stands are at best 200 years old, unique habitat resources such as tree cavities with mould or large-diameter decayed wood could only have developed in ancient-overmature stands. The importance of long-term continuous availability of suitable habitat has been pointed out as a key factor for the conservation of several saproxylic beetle species (e.g. Müller et al., 2005; Siitonen and Saaristo, 2000). Our results pointed out that the additive effect of forest continuity on stand maturity provides better ecological conditions for saproxylic beetles, with higher niche differentiation in ancient-overmature stands. This indicates that recent forests, even at an advanced stage of maturity, still do not fulfill the requirements of certain specialist species. However, since forest cover in the surrounding landscape was actually higher for ancient (ca 94 %) than recent forests (ca 87 %) (Appendix C), it cannot be ruled out that habitat amount could be a driver behind this observed additive effect (e.g. Sverdrup-Thygeson and Lindenmayer, 2003).

The functional structure of saproxylic beetle assemblages was significantly influenced by the interaction between forest continuity and stand maturity. As compared to recent forests and even mature-ancient forests, the mean trait values for deadwood diameter and beetle body size increased most in ancient-overmature stands. The CATS regression confirmed that saproxylic beetles which develop in large-diameter deadwood were more abundant in ancient-overmature stands. This shift in trait value was mostly due to an increase in the availability of very large trees as well as an increase in both deadwood amount and heterogeneity. Larger insects are generally associated with a long larval development phase and require stable and long-lasting habitats (Stokland et al., 2012). Large deadwood provides long-lasting habitats, stable microclimatic conditions and a large diversity of available resources (Stokland et al., 2012). Hence, large saproxylic beetles are often associated with

large deadwood pieces (Brin et al., 2011). Several studies have pointed out the importance of large deadwood for saproxylic beetle diversity (e.g. Bouget et al., 2014); our results emphasize that this specific stand attribute not only impacts the diversity (Janssen et al., 2016) but also induces a shift in the mean body size and the mean deadwood diameter preferred by saproxylic beetles. Beyond a shift in body size, the additive effect of forest continuity on stand maturity also induces trait divergence, with an increase in small and large species co-occurrence in ancient-overmature stands. This increase in body size dispersion was closely related to an increase in deadwood heterogeneity and in the availability of very large trees within stands. In beech forests, Gossner et al. (2013) found that the increase in body size diversity was linked to an increase in deadwood amount. Deadwood amount and heterogeneity are usually correlated (Müller and Bütler, 2010), as they were in our montane mixed forests. Since body size is a morphological trait that correlated well with many life-history traits (Woodward et al., 2005), changes in the mean and the dispersion of this trait may indicate the existence of cryptic differences in niches occupied by saproxylic beetles, between overmature stands in ancient or recent forests. We therefore suspect that body size diversity was linked to a higher diversity of deadwood pieces in ancient than in recent forests.

1.7. Conclusion

Silvicultural practices, by truncating the late developmental phases of forest dynamics, remove overmature forest attributes, which may contribute to biodiversity loss among associated taxa (Stokland et al., 2012). Here, we have shown that habitat conditions promoted by forest continuity also influence the functional composition of saproxylic beetles. The need to disentangle interactions among deadwood factors is of importance and improved knowledge of these interactions could improve the efficiency of conservation strategies (Seibold et al., 2015a). In line with recent studies (Gossner et al., 2013; Müller et al., 2014; Seibold et al., 2015b), our results confirm that not only the species composition but also the functional composition of saproxylic beetle assemblages is shaped by resource quantity and heterogeneity. Even in a quite extensive montane forest context (Paillet et al., 2015), saproxylic species conservation would benefit from strategies that not only promote higher amounts of deadwood in stands, but also ones that favor the diversity of deadwood substrates, especially in terms of diameter and decay stage. From our results, not only deadwood heterogeneity, but also the volume of large logs and the density of very large trees fostered the dispersion of several trait values. Silvicultural practices raising these noteworthy stand metrics, through selective cutting and extended rotations, should be encouraged in mature and recent forests. Since large-bodied saproxylic beetles and those species that rely on large deadwood, run a higher risk of extinction (Seibold et al., 2015b), set-aside conservation strategies should primarily focus on overmature stands in ancient forests, secondly on overmature stands regardless of forest continuity.

1.8. Acknowledgements

We thank Gilles Favier, Sophie Labonne, Fanny Lebagousse, Carl Moliard and Pascal Tardif from IRSTEA for help in the field. We are grateful to Hervé Brustel, Olivier Courtin, Julien Delnatte, Julien Haran, Thierry Noblecourt and Olivier Rose for their taxonomic assistance. We also thank Fabien Laroche for his comments on the paper and Vicki Moore for correcting the English manuscript. Financial support was provided by IRSTEA and local contributors (Conseil Général de l'Isère and Bauges Natural Regional Park).

1.9. References

- Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimarães, P.R., Loyola, R.D., Ulrich, W., 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117, 1227–1239.
- Anderson, M.J., Walsh, D.C., 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecol. Monogr.* 83, 557–574.
- Anderson, M.J., Willis, T.J., 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84, 511–525.
- Baeten, L., Hermy, M., Verheyen, K., 2009. Environmental limitation contributes to the differential colonization capacity of two forest herbs. *J. Veg. Sci.* 20, 209–223.
- Barton, K., 2015. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.13.4. <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn>
- Bauhus, J., Puettmann, K., Messier, C., 2009. Silviculture for old-growth attributes. *For. Ecol. Manag.* 258, 525–537.
- 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. Ecol. -Terre Vie suppt.* 10, 33–36.
- Bouget, C., Larrieu, L., Brin, A., 2014. Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecol. Indic.* 36, 656–664.
- 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.
- 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.
- Brown, A.M., Warton, D.I., Andrew, N.R., Binns, M., Cassis, G., Gibb, H., 2014. The fourth-corner solution - using predictive models to understand how species traits interact with the environment. *Methods Ecol. Evol.* 5, 344–352.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. Springer-Verlag, New York.
- Buse, J., 2012. “Ghosts of the past”: flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. *J. Insect Conserv.* 16, 93–102.
- Cateau, E., Courtin, O., Brustel, H., 2016. How and when should flightless, saproxylic, litter-dwelling coleoptera be surveyed? *Insect Conserv. Divers.* 9, 282–289.
- de Bello, F., Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C.H., Boulangeat, I., Mazel, F., Thuiller, W., 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography* 36, 393–402.

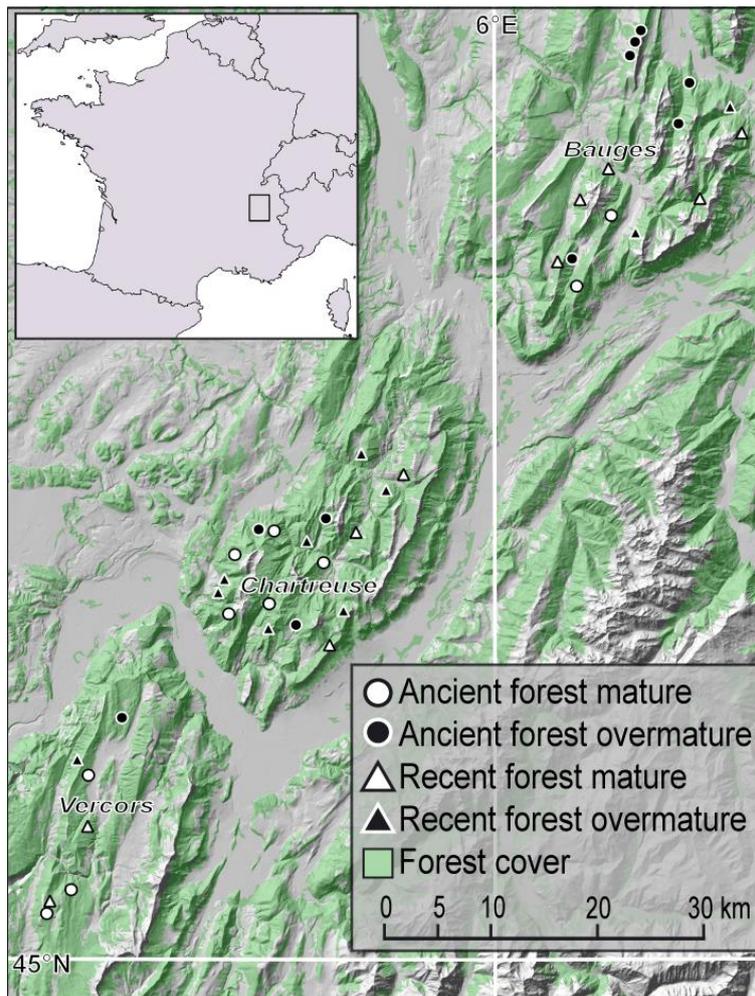
- De Cáceres, M., Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90, 3566–3574.
- Dray, S., Dufour, A.B., 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J. Stat. Softw.* 22, 1–20.
- Flinn, K.M., Vellend, M., 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Front. Ecol. Environ.* 3, 243–250.
- Gellrich, M., Baur, P., Koch, B., Zimmermann, N.E., 2007. Agricultural land abandonment and natural forest re-growth in the Swiss mountains: A spatially explicit economic analysis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 118, 93–108.
- Gossner, M.M., Engel, K., Jessel, B., 2008. Plant and arthropod communities in young oak stands: are they determined by site history? *Biodivers. Conserv.* 17, 3165–3180.
- Gossner, M.M., Lachat, T., Brunet, J., Isacson, G., Bouget, C., Brustel, H., Brandl, R., Weisser, W.W., Müller, J., 2013. Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conserv. Biol.* 27, 605–614.
- Gossner, M.M., Wende, B., Levick, S., Schall, P., Floren, A., Linsenmair, K.E., Steffan-Dewenter, I., Schulze, E.-D., Weisser, W.W., 2016. Deadwood enrichment in European forests – Which tree species should be used to promote saproxylic beetle diversity? *Biol. Conserv.* 201, 92–102.
- Hansen, M.C., Stehman, S.V., Potapov, P.V., 2010. Quantification of global gross forest cover loss. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 8650–8655.
- Hermy, M., Verheyen, K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecol. Res.* 22, 361–371.
- Irmeler, U., Arp, H., Nötzold, R., 2010. Species richness of saproxylic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. *J. Insect Conserv.* 14, 227–235.
- Jamoneau, A., Chabrierie, O., Closset-Kopp, D., Decocq, G., 2012. Fragmentation alters beta-diversity patterns of habitat specialists within forest metacommunities. *Ecography* 35, 124–133.
- Janssen, P., Cateau, E., Fuhr, M., Nusillard, B., Brustel, H., Bouget, C., 2016. Are biodiversity patterns of saproxylic beetles shaped by habitat limitation or dispersal limitation? A case study in unfragmented montane forests. *Biodivers. Conserv.* 25, 1167–1185.
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305.
- Lassaue, 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.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., Bonis, A., 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Funct. Ecol.* 22, 134–147.
- Májeková, M., Paal, T., Plowman, N.S., Bryndová, M., Kasari, L., Norberg, A., Weiss, M., Bishop, T.R., Luke, S.H., Sam, K., Le Bagousse-Pinguet, Y., Lepš, J., Götzenberger, L., de Bello, F., 2016.

- Evaluating functional diversity: missing trait data and the importance of species abundance structure and data transformation. *PLOS ONE* 11, e0149270.
- Marcus, T., Boch, S., Durka, W., Fischer, M., Gossner, M.M., Müller, J., Schöning, I., Weisser, W.W., Drees, C., Assmann, T., 2015. Living in heterogeneous woodlands – Are habitat continuity or quality drivers of genetic variability in a flightless ground beetle? *PLOS ONE* 10, e0144217.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L., Rauh, J., 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biol. Conserv.* 94, 199–209.
- Müller, J., Bussler, H., Bense, U., Brustel, H., Flechtner, G., Fowles, A., Kahlen, M., Möller, G., Mühle, H., Schmidl, J., Zabransky, P., 2005. Urwald relict species - saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. *Waldökologie Online* 2, 106–113.
- 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.* 122, 981–992.
- Müller, J., Jarzabek-Müller, A., Bussler, H., Gossner, M.M., 2014. Hollow beech trees identified as keystone structures for saproxylic beetles by analyses of functional and phylogenetic diversity. *Anim. Conserv.* 17, 154–162.
- Nordén, B., Appelqvist, T., 2001. Conceptual problems of Ecological Continuity and its bioindicators. *Biodivers. Conserv.* 10, 779–791.
- Nordén, B., Dahlberg, A., Brandrud, T.E., Fritz, Ö., Ejrnaes, R., Ovaskainen, O., 2014. Effects of ecological continuity on species richness and composition in forests and woodlands: a review. *Ecoscience* 21, 34–45.
- Oksanen, J., Blanchet, G.F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O’Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-10.
- 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. Manag.* 346, 51–64.
- R Core Team, 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ricotta, C., Moretti, M., 2011. CWM and Rao’s quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167, 181–188.
- Rolstad, J., Gjerde, I., Gundersen, V.S., Sætersdal, M., 2002. Use of indicator species to assess forest continuity: a critique. *Conserv. Biol.* 16, 253–257.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P., Buddle, C.M., 2007. Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *Ecography* 30, 737–748.
- Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Büche, B., Szallies, A., Thorn, S., Ulyshen, M.D., Müller, J., 2016. Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *J. Appl. Ecol.* 53, 934–943.

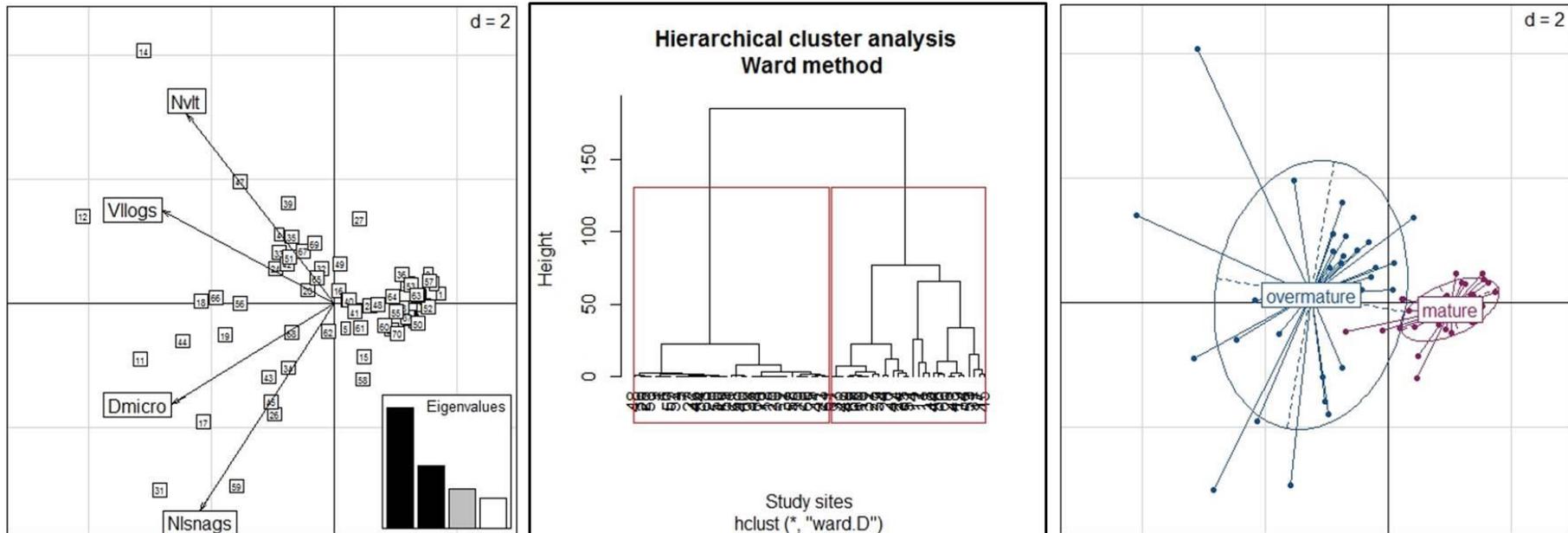
- Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Gossner, M.M., Thorn, S., Ulyshen, M.D., Müller, J., 2015a. Experimental studies of dead-wood biodiversity — A review identifying global gaps in knowledge. *Biol. Conserv.* 191, 139–149.
- Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn, S., Müller, J., 2015b. Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conserv. Biol.* 29, 382–390.
- Siitonen, J., Saaristo, L., 2000. Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. *Biol. Conserv.* 94, 211–220.
- Stenbacka, F., Hjalten, J., Hilszczanski, 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.
- Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G., 2012. *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sverdrup-Thygeson, A., Lindenmayer, D.B., 2003. Ecological continuity and assumed indicator fungi in boreal forest: the importance of the landscape matrix. *For. Ecol. Manag.* 174, 353–363.
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M., Gotelli, N.J., 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118, 3–17.
- Verheyen, K., Hermy, M., 2004. Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. *J. Veg. Sci.* 15, 125–134.
- Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G., Dhôte, J.-F., Clark, J.S., 2010. Individual variability in tree allometry determines light resource allocation in forest ecosystems: a hierarchical Bayesian approach. *Oecologia* 163, 759–773.
- Violle, C., Jiang, L., 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. *J. Plant Ecol.* 2, 87–93.
- Wang, Y., Naumann, U., Wright, S.T., Warton, D.I., 2012. mvabund - an R package for model-based analysis of multivariate abundance data. *Methods Ecol. Evol.* 3, 471–474.
- Warton, D.I., Shipley, B., Hastie, T., 2015. CATS regression - a model-based approach to studying trait-based community assembly. *Methods Ecol. Evol.* 6, 389–398.
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J.M., Olesen, J.M., Valido, A., Warren, P.H., 2005. Body size in ecological networks. *Trends Ecol. Evol.* 20, 402–409.

1.10. Appendix

Appendix A.1. Study area and distribution of the 40 sampling sites in the Northern Alps, France. Sites were selected among a larger dataset ($n = 70$) in a way that perfectly cross forest continuity with stand maturity.



Appendix A.2. Biplot showing site ($n = 70$) repartition along the two first axis of PCA, in relation to the four environmental variables considered (Vllogs: volume of large logs, Nvlt: number of large snags, Nlsnags: number of very large living trees, Dmicro: microhabitat heterogeneity), and site classification according to CAH results.



Appendix B. Species trait of saproxylic beetles in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, Northern Alps, France: body size (mm) and niche positions for dead-wood diameter, dead-wood decay stage and canopy cover used by species (for details on niche position calculation see Gossner et al. 2013, Appendix S3).

Family	Species	Body size	Diameter	Decay	Canopy cover
Alexidae	<i>Sphaerosoma globosum</i>	2.00	1.30	2.00	2.00
Alexidae	<i>Sphaerosoma pilosum</i>	1.50	1.40	2.00	2.00
Alexidae	<i>Sphaerosoma quercus</i>	1.30	1.40	2.00	2.00
Alexidae	<i>Sphaerosoma reitteri</i>	1.50	1.30	2.00	2.00
Alexidae	<i>Sphaerosoma sp.</i>	1.50	1.40	2.00	2.00
Anobiidae	<i>Dryophilus pusillus</i>	2.00	1.00	2.50	1.50
Anobiidae	<i>Episernus gentilis</i>	3.00	1.00	2.33	1.50
Anobiidae	<i>Episernus striatellus</i>	3.00	1.00	2.33	1.50
Anobiidae	<i>Ernobius abietinus</i>	3.00	1.00	1.86	1.50
Anobiidae	<i>Ernobius mollis</i>	4.00	1.20	2.50	1.50
Anobiidae	<i>Grynobius planus</i>	5.00	2.29	3.00	1.50
Anobiidae	<i>Hadrobregmus denticollis</i>	5.00	2.50	3.00	1.50
Anobiidae	<i>Hemicoelus costatus</i>	4.00	1.00	2.50	2.00
Anobiidae	<i>Hemicoelus fulvicornis</i>	3.00	1.20	2.50	2.00
Anobiidae	<i>Homophthalmus rugicollis</i>	2.00	2.00	2.00	2.00
Anobiidae	<i>Microbregma emarginatum</i>	4.00	2.20	1.80	1.50
Anobiidae	<i>Ochina ptinoides</i>	3.00	1.00	3.00	1.40
Anobiidae	<i>Ptilinus pectinicornis</i>	4.00	2.50	3.00	1.50
Anobiidae	<i>Ptinomorphus imperialis</i>	4.00	1.86	3.00	1.50
Anobiidae	<i>Xestobium declive</i>	4.50	3.20	3.00	1.80
Anobiidae	<i>Xestobium rufovillosum</i>	7.00	3.00	3.25	2.00
Anthribidae	<i>Dissoleucas niveirostris</i>	3.00	1.00	3.00	1.40
Biphyllidae	<i>Diplocoelus fagi</i>	3.00	2.29	2.50	1.50
Cantharidae	<i>Malthinus flaveolus</i>	6.00	1.70	2.00	3.20
Cantharidae	<i>Malthinus sp.</i>	5.00	2.00	2.00	3.00
Cantharidae	<i>Malthodes brevicollis</i>	2.00	2.29	3.20	1.67
Cantharidae	<i>Malthodes marginatus</i>	4.00	2.29	3.20	1.50
Cantharidae	<i>Malthodes sp.</i>	4.00	2.00	2.00	2.50
Cerambycidae	<i>Allosterna tabacicolor</i>	7.00	2.50	3.60	2.50
Cerambycidae	<i>Anaglyptus mysticus</i>	9.00	1.86	2.75	1.50
Cerambycidae	<i>Anastrangalia dubia</i>	12.00	2.50	3.00	1.50
Cerambycidae	<i>Callidium aeneum</i>	12.00	2.00	1.30	3.40
Cerambycidae	<i>Clytus arietis</i>	10.00	2.00	2.50	1.50
Cerambycidae	<i>Cortodera humeralis</i>	9.00	1.20	3.50	1.50
Cerambycidae	<i>Evodinus clathratus</i>	11.00	1.80	3.00	1.50
Cerambycidae	<i>Gaurotes virginea</i>	10.00	2.29	3.40	1.50
Cerambycidae	<i>Grammoptera ruficornis</i>	5.00	1.00	2.75	1.40
Cerambycidae	<i>Leiopus nebulosus</i>	8.00	1.20	2.00	1.50
Cerambycidae	<i>Molorchus minor</i>	11.00	1.20	2.00	1.50
Cerambycidae	<i>Obrium bruneum</i>	5.00	1.00	2.00	1.50
Cerambycidae	<i>Oxymirus cursor</i>	23.00	2.50	3.60	1.80
Cerambycidae	<i>Parmena balteus</i>	6.00	2.00	2.00	3.00

Cerambycidae	<i>Phymatodes testaceus</i>	12.00	2.29	2.00	1.50
Cerambycidae	<i>Pogonocherus decoratus</i>	5.00	1.00	2.00	1.75
Cerambycidae	<i>Pogonocherus hispidulus</i>	6.00	1.00	2.25	2.00
Cerambycidae	<i>Pogonocherus hispidus</i>	6.00	1.00	2.25	2.00
Cerambycidae	<i>Pogonocherus ovatus</i>	5.00	1.00	2.00	2.00
Cerambycidae	<i>Rhagium bifasciatum</i>	17.00	2.50	3.40	2.50
Cerambycidae	<i>Rhagium inquisitor</i>	15.00	2.50	2.40	1.80
Cerambycidae	<i>Rhagium mordax</i>	17.00	2.50	2.25	1.50
Cerambycidae	<i>Rutpela maculata</i>	17.00	2.50	3.25	1.50
Cerambycidae	<i>Stenocorus meridianus</i>	20.00	2.29	3.40	1.83
Cerambycidae	<i>Stenurella melanura</i>	7.00	1.00	3.40	1.50
Cerambycidae	<i>Stictoleptura rubra</i>	14.00	2.50	3.50	1.50
Cerambycidae	<i>Stictoleptura scutellata</i>	17.00	3.00	3.40	1.40
Cerambycidae	<i>Tetropium castaneum</i>	13.00	2.20	2.00	1.50
Cerambycidae	<i>Tetropium fuscum</i>	12.00	2.20	2.00	1.50
Cerambycidae	<i>Tetropium gabrielli</i>	11.00	2.20	2.00	1.50
Cerylonidae	<i>Cerylon deplanatum</i>	1.00	2.50	2.00	1.40
Cerylonidae	<i>Cerylon fagi</i>	2.00	3.00	3.67	2.50
Cerylonidae	<i>Cerylon ferrugineum</i>	1.00	2.50	2.40	1.50
Cerylonidae	<i>Cerylon histeroides</i>	2.00	2.50	3.67	2.50
Cerylonidae	<i>Cerylon impressum</i>	2.00	2.50	3.00	2.00
Cetoniidae	<i>Protaetia cuprea</i>	19.00	3.00	3.40	3.50
Ciidae	<i>Cis bidentatus</i>	2.00	3.00	3.40	2.50
Ciidae	<i>Cis boleti</i>	3.00	2.50	3.40	1.75
Ciidae	<i>Cis castaneus</i>	1.00	2.50	3.40	1.67
Ciidae	<i>Cis dentatus</i>	2.00	2.50	3.25	1.50
Ciidae	<i>Cis fagi</i>	1.00	2.50	3.25	1.50
Ciidae	<i>Cis festivus</i>	2.00	1.86	3.00	1.75
Ciidae	<i>Cis glabratus</i>	1.00	2.50	3.25	2.00
Ciidae	<i>Cis micans</i>	2.00	2.50	3.25	1.50
Ciidae	<i>Cis punctulatus</i>	2.00	2.20	3.25	1.50
Ciidae	<i>Cis quadridens</i>	1.00	2.50	3.25	2.00
Ciidae	<i>Cis rugulosus</i>	3.00	2.50	3.25	1.50
Ciidae	<i>Cis submicans</i>	2.00	1.30	2.00	2.00
Ciidae	<i>Cis vestitus</i>	1.00	1.86	3.00	1.40
Ciidae	<i>Cis villosulus</i>	2.00	2.00	2.00	3.00
Ciidae	<i>Ennearthron cornutum</i>	1.00	2.29	3.40	1.75
Ciidae	<i>Octotemnus glabriculus</i>	1.00	2.50	3.40	2.50
Ciidae	<i>Orthocis alni</i>	2.00	1.00	2.75	2.00
Clambidae	<i>Clambus sp.</i>	1.00	2.00	3.00	3.00
Cleridae	<i>Opilo mollis</i>	10.00	2.50	3.00	1.50
Cleridae	<i>Thanasimus formicarius</i>	8.00	2.29	2.25	1.50
Cleridae	<i>Tillus elongatus</i>	8.00	2.71	3.00	1.50
Corylophidae	<i>Arthrolips sp.</i>	1.00	2.29	3.50	1.50
Corylophidae	<i>Corylophidae sp.</i>	NA	NA	NA	NA
Corylophidae	<i>Orthoperus sp.</i>	0.90	1.67	3.29	2.20

Corylophidae	<i>Sericoderus sp.</i>	1.00	2.00	3.00	2.00
Cryptophagidae	<i>Atomaria sp.</i>	1.00	2.00	3.00	2.00
Cryptophagidae	<i>Caenoscelis ferruginea</i>	1.00	2.29	4.00	2.50
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus sp.</i>	2.00	2.00	3.00	1.50
Cryptophagidae	<i>Pteryngium crenatum</i>	1.00	2.50	3.00	2.00
Cucujidae	<i>Pediacus dermestoides</i>	4.00	2.50	2.00	1.00
Curculionidae	<i>Acalles camelus</i>	2.00	2.00	3.25	2.50
Curculionidae	<i>Acalles lemur</i>	2.00	1.20	3.25	2.00
Curculionidae	<i>Acalles micros</i>	1.00	1.20	3.25	2.33
Curculionidae	<i>Acalles parvulus</i>	2.00	1.20	3.25	2.00
Curculionidae	<i>Acalles temperei</i>	3.00	1.30	3.00	2.00
Curculionidae	<i>Anisandrus dispar</i>	1.00	2.00	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Cotaster cuneipennis</i>	2.00	3.30	2.00	2.50
Curculionidae	<i>Cotaster uncipes</i>	2.00	3.50	2.00	2.50
Curculionidae	<i>Cryphalus asperatus</i>	1.00	2.00	1.60	1.50
Curculionidae	<i>Cryphalus piceae</i>	1.00	1.00	2.00	1.00
Curculionidae	<i>Crypturgus cinereus</i>	1.00	2.20	2.00	2.00
Curculionidae	<i>Crypturgus pusillus</i>	1.00	1.20	2.00	1.00
Curculionidae	<i>Cyclorhipidion bodoanum</i>	2.00	2.00	1.50	1.50
Curculionidae	<i>Dendroctonus micans</i>	8.00	1.60	1.00	1.50
Curculionidae	<i>Dryocoetes autographus</i>	3.00	2.40	2.00	1.60
Curculionidae	<i>Dryocoetes hectographus</i>	3.00	2.00	2.00	0.00
Curculionidae	<i>Dryocoetes villosus</i>	3.00	3.00	2.00	1.60
Curculionidae	<i>Echinodera hypocrita</i>	4.00	1.20	3.25	2.00
Curculionidae	<i>Ernoporicus caucasicus</i>	1.00	1.20	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Ernoporicus fagi</i>	1.00	1.00	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Hylastes angustatus</i>	3.00	2.50	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Hylastes ater</i>	4.00	2.50	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Hylastes cunicularius</i>	3.00	2.50	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Hylastinus obscurus</i>	2.30	2.00	1.50	2.00
Curculionidae	<i>Hylesinus crenatus</i>	5.00	3.00	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Hylesinus toranio</i>	2.00	1.20	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Hylesinus varius</i>	3.00	2.71	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Hylurgops palliatus</i>	2.00	2.50	2.00	2.20
Curculionidae	<i>Ips typographus</i>	4.00	2.50	1.75	1.50
Curculionidae	<i>Kyklioacalles aubei</i>	4.00	1.00	2.00	2.50
Curculionidae	<i>Kyklioacalles pyrenaeus</i>	3.00	1.20	3.25	2.00
Curculionidae	<i>Magdalis carbonaria</i>	3.00	1.00	2.00	1.40
Curculionidae	<i>Magdalis punctulata</i>	3.00	1.00	2.00	1.40
Curculionidae	<i>Magdalis violacea</i>	3.00	1.00	2.00	1.40
Curculionidae	<i>Orthotomicus laricis</i>	3.00	1.80	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Palaeoacalles navieresi</i>	3.00	1.00	2.00	2.50
Curculionidae	<i>Palaeoacalles roboris</i>	3.00	1.20	3.25	2.00
Curculionidae	<i>Phloeotribus spinulosus</i>	2.00	1.50	1.30	1.20
Curculionidae	<i>Pissodes piceae</i>	8.00	2.20	2.00	1.40
Curculionidae	<i>Pissodes pini</i>	7.00	2.00	1.00	2.00

Curculionidae	<i>Pityogenes chalcographus</i>	2.00	1.67	1.75	1.40
Curculionidae	<i>Pityokteines spinidens</i>	2.00	2.20	1.75	1.50
Curculionidae	<i>Pityophthorus pityographus</i>	1.00	1.00	1.75	1.50
Curculionidae	<i>Pityophthorus pubescens</i>	1.00	1.00	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Polygraphus poligraphus</i>	2.00	1.80	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Pselactus spadix</i>	3.00	2.00	1.50	1.30
Curculionidae	<i>Rhyncholus ater</i>	3.00	2.29	3.00	2.40
Curculionidae	<i>Rhyncholus elongatus</i>	4.00	3.00	3.00	1.50
Curculionidae	<i>Scolytus intricatus</i>	3.00	1.20	1.75	1.50
Curculionidae	<i>Scolytus laevis</i>	4.00	1.20	1.75	1.00
Curculionidae	<i>Stereocorynes truncorum</i>	2.00	3.00	3.00	2.00
Curculionidae	<i>Taphrorychus bicolor</i>	2.00	1.80	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Trachodes hispidus</i>	3.00	1.00	3.50	2.25
Curculionidae	<i>Trypodendron domesticum</i>	3.00	2.50	2.00	1.60
Curculionidae	<i>Trypodendron lineatum</i>	3.00	2.29	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Xyleborinus saxesenii</i>	2.00	2.29	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Xyleborus dryographus</i>	2.00	2.50	2.00	1.50
Curculionidae	<i>Xyleborus monographus</i>	2.00	2.50	2.00	1.40
Curculionidae	<i>Xylechinus pilosus</i>	2.00	2.17	2.00	1.40
Curculionidae	<i>Xylosandrus germanus</i>	1.00	2.20	2.00	1.50
Dasytidae	<i>Aplocnemus nigricornis</i>	4.00	2.29	2.50	1.50
Dasytidae	<i>Dasytes aeratus</i>	4.00	1.86	3.20	1.00
Dasytidae	<i>Dasytes plumbeus</i>	4.00	1.86	3.20	1.50
Dasytidae	<i>Dasytes virens</i>	4.00	1.86	3.20	1.50
Dermestidae	<i>Ctesias serra</i>	4.50	3.50	3.40	1.40
Dermestidae	<i>Megatoma undata</i>	5.00	3.00	3.50	1.50
Dryophthoridae	<i>Dryophthorus corticalis</i>	3.00	3.80	3.40	1.50
Elateridae	<i>Ampedus balteatus</i>	8.00	2.50	3.40	1.50
Elateridae	<i>Ampedus elongatulus</i>	7.00	2.50	3.67	1.50
Elateridae	<i>Ampedus erythrogonus</i>	6.00	3.50	3.86	2.50
Elateridae	<i>Ampedus melanurus</i>	8.00	3.00	3.40	1.50
Elateridae	<i>Ampedus pomorum</i>	10.00	2.50	3.67	2.00
Elateridae	<i>Ampedus quercicola</i>	10.00	2.50	3.40	1.50
Elateridae	<i>Ampedus scrofa</i>	10.00	2.50	3.00	2.00
Elateridae	<i>Denticollis linearis</i>	10.00	2.50	3.40	2.50
Elateridae	<i>Denticollis rubens</i>	13.00	2.29	3.40	2.60
Elateridae	<i>Diacanthous undulatus</i>	15.00	3.00	3.40	2.50
Elateridae	<i>Hypoganus inunctus</i>	9.00	3.00	3.40	1.60
Elateridae	<i>Melanotus castanipes</i>	17.00	3.00	3.67	2.40
Elateridae	<i>Melanotus villosus</i>	15.00	3.00	3.67	2.40
Elateridae	<i>Stenagostus rhombeus</i>	18.00	2.71	3.40	1.60
Endomychidae	<i>Endomychus coccineus</i>	5.00	2.29	3.40	2.17
Endomychidae	<i>Mycetina cruciata</i>	4.00	3.00	3.50	2.40
Erotylidae	<i>Dacne bipustulata</i>	2.00	2.50	3.17	1.50
Eucnemidae	<i>Dromaeolus barnabita</i>	5.00	2.29	3.60	1.00
Eucnemidae	<i>Epiphanis cornutus</i>	5.00	2.50	3.50	1.50

Eucnemidae	<i>Hylis cariniceps</i>	5.00	2.29	3.50	2.17
Eucnemidae	<i>Hylis foveicollis</i>	5.00	2.29	3.50	1.80
Eucnemidae	<i>Melasis buprestoides</i>	7.00	2.29	3.00	1.40
Eucnemidae	<i>Microrhagus pygmaeus</i>	5.00	2.29	3.50	2.00
Eucnemidae	<i>Xylophilus corticalis</i>	5.00	2.71	3.50	1.40
Histeridae	<i>Paromalus flavicornis</i>	1.00	3.00	3.43	2.40
Histeridae	<i>Paromalus parallelepipedus</i>	2.00	2.50	2.00	1.40
Histeridae	<i>Plegaderus vulneratus</i>	1.00	2.29	2.00	1.50
Laemophloeidae	<i>Cryptolestes duplicatus</i>	1.00	2.00	1.75	1.60
Laemophloeidae	<i>Cryptolestes ferrugineus</i>	1.00	2.00	1.80	1.70
Laemophloeidae	<i>Cryptolestes sp.</i>	1.00	2.00	1.80	1.70
Latridiidae	<i>Cartodere nodifer</i>	2.00	2.00	2.00	2.50
Latridiidae	<i>Corticaria elongata</i>	1.00	2.00	2.00	2.00
Latridiidae	<i>Corticaria foveola</i>	1.00	2.00	2.00	2.00
Latridiidae	<i>Corticaria sp.</i>	1.00	2.00	2.00	2.00
Latridiidae	<i>Dienerella clathrata</i>	1.50	2.00	2.00	2.50
Latridiidae	<i>Dienerella sp.</i>	1.50	2.00	2.00	2.50
Latridiidae	<i>Dienerella vincenti</i>	1.50	2.00	2.00	2.50
Latridiidae	<i>Enicmus brevicornis</i>	1.00	1.86	2.50	1.50
Latridiidae	<i>Enicmus histrio</i>	1.00	2.00	3.00	2.00
Latridiidae	<i>Enicmus rugosus</i>	1.00	2.00	3.00	2.00
Latridiidae	<i>Enicmus sp.</i>	1.00	2.00	3.00	2.00
Latridiidae	<i>Enicmus testaceus</i>	1.00	1.67	3.00	2.25
Latridiidae	<i>Enicmus transversus</i>	1.00	2.00	3.00	2.00
Latridiidae	<i>Latridius hirtus</i>	1.00	2.20	4.00	2.17
Latridiidae	<i>Stephostethus alternans</i>	2.00	1.50	3.00	2.40
Latridiidae	<i>Stephostethus angusticollis</i>	2.00	2.00	2.50	2.00
Latridiidae	<i>Stephostethus pandellei</i>	2.00	2.00	2.40	2.00
Latridiidae	<i>Stephostethus rugicollis</i>	1.00	1.00	2.50	2.00
Leiodidae	<i>Agathidium dentatum</i>	3.00	2.00	3.00	2.00
Leiodidae	<i>Agathidium sp.</i>	3.00	2.00	3.00	2.00
Leiodidae	<i>Agathidium varians</i>	3.00	2.00	3.00	2.00
Leiodidae	<i>Anisotoma humeralis</i>	3.00	2.50	4.00	2.40
Leiodidae	<i>Anisotoma orbicularis</i>	2.00	2.50	4.00	2.40
Leiodidae	<i>Leiodes sp.</i>	NA	NA	NA	NA
Lucanidae	<i>Ceruchus chrysomelinus</i>	13.00	3.00	3.25	2.50
Lucanidae	<i>Platycerus caprea</i>	14.00	2.00	3.40	2.00
Lucanidae	<i>Sinodendron cylindricum</i>	14.00	3.00	3.25	2.20
Lycidae	<i>Dictyoptera aurora</i>	10.00	2.50	4.00	2.40
Lycidae	<i>Platycis minutus</i>	7.00	2.50	4.00	2.40
Lycidae	<i>Pyropterus nigroruber</i>	8.00	2.50	4.00	1.50
Lymexylidae	<i>Elateroides dermestoides</i>	12.00	3.00	2.00	1.50
Melandryidae	<i>Abdera flexuosa</i>	3.00	2.29	3.25	2.40
Melandryidae	<i>Dolotarsus lividus</i>	5.00	2.00	3.00	2.50
Melandryidae	<i>Marolia leseigneuri</i>	6.00	2.10	3.00	2.50
Melandryidae	<i>Marolia variegata</i>	6.00	2.20	3.00	2.50

Melandryidae	<i>Melandrya caraboides</i>	13.00	2.29	3.40	1.60
Melandryidae	<i>Orchesia minor</i>	3.00	1.00	3.40	2.00
Melandryidae	<i>Orchesia undulata</i>	4.00	2.50	3.50	2.50
Melandryidae	<i>Phloeotrya rufipes</i>	7.00	1.20	3.40	1.75
Melandryidae	<i>Serropalpus barbatus</i>	13.00	2.20	2.25	2.00
Melandryidae	<i>Xylita laevigata</i>	8.00	2.50	3.50	2.00
Melandryidae	<i>Zilora obscura</i>	6.00	2.00	3.00	2.50
Melyridae	<i>Psilothrix viridicoerulea</i>	7.00	2.00	2.00	1.30
Monotomidae	<i>Rhizophagus bipustulatus</i>	2.00	2.50	2.50	1.60
Monotomidae	<i>Rhizophagus cribratus</i>	3.00	3.00	2.71	2.40
Monotomidae	<i>Rhizophagus dispar</i>	3.00	2.50	2.50	1.60
Monotomidae	<i>Rhizophagus ferrugineus</i>	3.00	2.50	2.00	2.00
Monotomidae	<i>Rhizophagus nitidulus</i>	3.00	2.29	2.80	2.00
Monotomidae	<i>Rhizophagus perforatus</i>	3.00	2.50	2.00	1.60
Mordellidae	<i>Mordellochroa abdominalis</i>	5.00	2.29	3.50	1.75
Mycetophagidae	<i>Litargus connexus</i>	2.00	2.29	2.75	1.50
Mycetophagidae	<i>Mycetophagus atomarius</i>	4.00	2.00	3.17	2.40
Mycetophagidae	<i>Mycetophagus populi</i>	4.00	3.80	3.60	2.00
Mycetophagidae	<i>Mycetophagus quadripustulatus</i>	5.00	2.50	3.40	2.40
Nitidulidae	<i>Cryptarcha strigata</i>	3.00	2.50	1.14	2.00
Nitidulidae	<i>Epurea sp.</i>	2.00	2.00	2.00	1.50
Nitidulidae	<i>Glischrochilus hortensis</i>	4.00	2.00	2.00	1.70
Nitidulidae	<i>Glischrochilus quadriguttatus</i>	4.00	2.20	1.50	1.60
Nitidulidae	<i>Glischrochilus quadripunctatus</i>	4.00	2.29	2.00	1.50
Nitidulidae	<i>Glischrochilus quadrisignatus</i>	4.00	2.00	2.00	1.70
Nitidulidae	<i>Ipidia binotata</i>	4.00	3.00	2.50	1.50
Nitidulidae	<i>Pityophagus ferrugineus</i>	5.00	2.50	2.00	1.50
Nitidulidae	<i>Pityophagus laevior</i>	5.00	2.50	2.00	1.50
Nitidulidae	<i>Pocadius ferrugineus</i>	3.70	3.10	2.00	2.00
Nitidulidae	<i>Soronia grisea</i>	6.00	2.50	1.50	2.00
Nitidulidae	<i>Soronia punctatissima</i>	6.00	2.50	1.50	2.00
Oedemeridae	<i>Calopus serraticornis</i>	19.00	2.29	3.40	2.50
Oedemeridae	<i>Ischnomera cyanea</i>	8.00	3.00	3.40	2.00
Oedemeridae	<i>Ischnomera sanguinicollis</i>	10.00	3.80	3.40	2.00
Oedemeridae	<i>Nacerdes carniolica</i>	13.00	2.50	3.50	1.50
Oedemeridae	<i>Oedemera femoralis</i>	16.00	2.00	2.00	1.40
Phloeostichidae	<i>Phloeostichus denticollis</i>	4.00	2.29	1.50	1.50
Ptiliidae	<i>Ptiliidae sp.</i>	NA	NA	NA	NA
Ptinidae	<i>Ptinus subpilosus</i>	3.00	1.00	3.60	1.40
Pyrochroidae	<i>Pyrochroa coccinea</i>	16.00	3.00	2.40	2.00
Pyrochroidae	<i>Pyrochroa serraticornis</i>	12.00	2.50	2.40	2.00
Salpingidae	<i>Lissodema denticolle</i>	2.00	1.40	2.25	1.50
Salpingidae	<i>Rabocerus foveolatus</i>	3.00	1.20	2.00	1.50
Salpingidae	<i>Salpingus planirostris</i>	3.00	2.00	2.25	2.00
Salpingidae	<i>Salpingus ruficollis</i>	3.00	2.00	2.25	2.00
Salpingidae	<i>Vincenzellus ruficollis</i>	3.00	2.00	2.40	2.40

Scarabaeidae	<i>Gnorimus nobilis</i>	16.00	3.80	4.20	1.50
Scraptiidae	<i>Anaspis ruficollis</i>	2.00	2.29	4.00	1.50
Scraptiidae	<i>Anaspis sp.</i>	2.00	2.00	3.00	1.50
Scraptiidae	<i>Cyrtanaspis phalerata</i>	3.00	1.86	4.00	1.50
Scydmaenidae	<i>Cephennium laticolle</i>	1.50	2.00	2.00	2.00
Scydmaenidae	<i>Nevraphes elongatulus</i>	1.00	2.70	4.00	2.50
Scydmaenidae	<i>Stenichnus collaris</i>	1.00	3.20	3.50	1.80
Silvanidae	<i>Dendrophagus crenatus</i>	6.00	2.00	2.50	1.50
Silvanidae	<i>Silvanus unidentatus</i>	2.00	2.00	2.00	1.40
Silvanidae	<i>Uleiota planata</i>	5.00	2.00	2.50	1.50
Sphaeritidae	<i>Sphaerites glabratus</i>	6.00	2.50	3.20	2.00
Sphindidae	<i>Aspidiphorus orbiculatus</i>	1.00	2.00	2.00	1.30
Staphylinidae	<i>Bibloporus bicolor</i>	1.00	3.00	3.40	2.40
Staphylinidae	<i>Bryaxis bulbifer</i>	1.00	3.00	4.00	2.00
Staphylinidae	<i>Bryaxis curtisii</i>	1.00	3.00	4.00	2.00
Staphylinidae	<i>Bryaxis picteti</i>	1.00	3.00	4.00	2.00
Staphylinidae	<i>Bryaxis puncticollis</i>	1.00	3.00	4.00	2.00
Staphylinidae	<i>Bryaxis pyrenaeus baudueri</i>	1.00	3.00	4.00	2.00
Staphylinidae	<i>Dasycerus sulcatus</i>	2.00	2.00	2.00	2.00
Staphylinidae	<i>Trimium brevicorne</i>	1.00	1.80	2.00	2.00
Tenebrionidae	<i>Corticeus unicolor</i>	6.00	3.00	2.50	2.17
Tenebrionidae	<i>Gonodera luperus</i>	9.00	2.00	3.40	1.50
Tenebrionidae	<i>Mycetochara humeralis</i>	4.00	3.80	4.17	1.50
Tenebrionidae	<i>Mycetochara maura</i>	5.00	3.00	4.29	1.50
Tenebrionidae	<i>Mycetochara thoracica</i>	5.00	3.00	4.00	1.50
Tetratomidae	<i>Hallomenus binotatus</i>	4.00	2.50	3.40	2.00
Tetratomidae	<i>Tetratoma ancora</i>	3.00	1.86	3.00	2.50
Throscidae	<i>Aulonothroscus brevicollis</i>	2.00	1.50	3.50	2.50
Trogossitidae	<i>Nemozoma elongatum</i>	5.00	2.00	2.00	1.40
Trogossitidae	<i>Peltis ferruginea</i>	8.00	3.00	3.40	1.40
Trogossitidae	<i>Thymalus limbatus</i>	6.00	2.50	3.25	2.00
Zopheridae	<i>Colydium elongatum</i>	6.00	2.50	2.00	1.40
Zopheridae	<i>Coxelus pictus</i>	2.00	1.50	3.40	1.50
Zopheridae	<i>Synchita undata</i>	2.00	1.80	3.25	1.60
Zopheridae	<i>Synchita variegata</i>	2.00	3.00	3.40	2.17

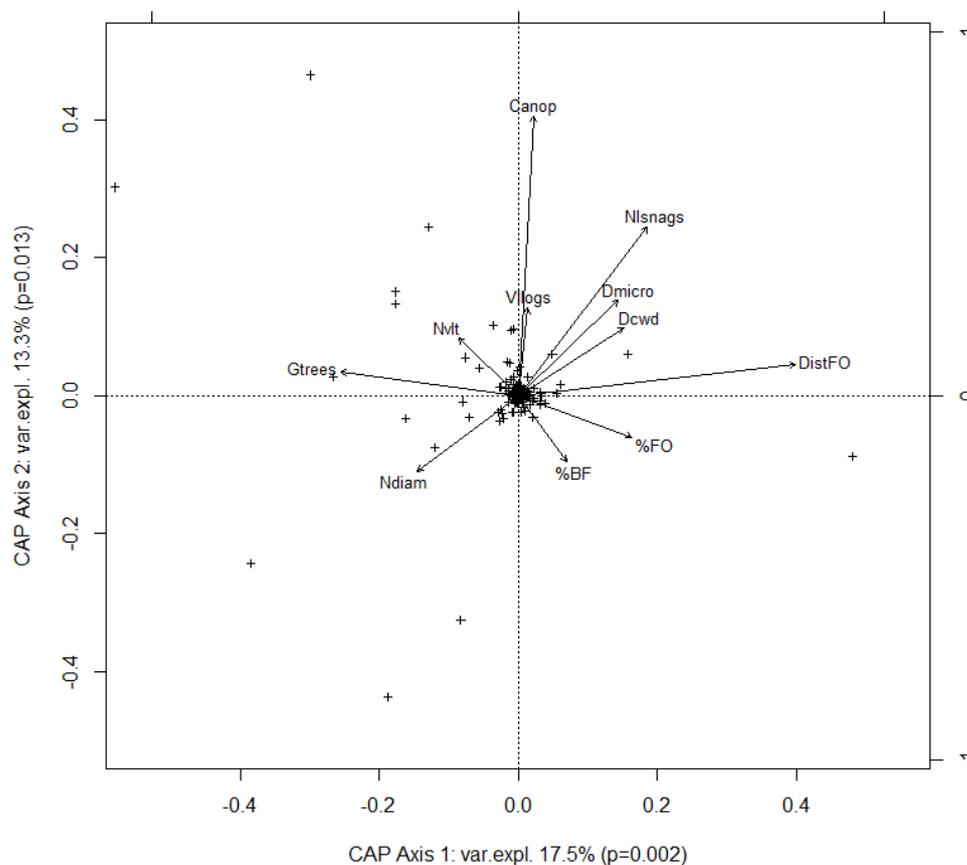
Appendix C. Variation in stand maturity and forest continuity associated variables (mean \pm SD) in relation to stand maturity and forest continuity factors (BD = basal diameter, DBH = diameter at breast height, p-value based on two-ways ANOVAs).

Variables	Forest continuity		p-value	Stand maturity		p-value
	Ancient	Recent		Mature	Overmature	
Latitude in decimal degrees	45.44 \pm 0.25	45.42 \pm 0.21	0.777	45.38 \pm 0.23	45.48 \pm 0.22	0.155
Longitude in decimal degrees	5.86 \pm 0.27	5.88 \pm 0.26	0.820	5.84 \pm 0.27	5.91 \pm 0.25	0.385
Altitude in meters	1171 \pm 156	1137.5 \pm 159	0.500	1171 \pm 160	1137 \pm 155	0.507
Slope in percentage	22.20 \pm 7.22	25.63 \pm 7.21	0.140	24.02 \pm 7.76	23.82 \pm 7.08	0.932
Exposure in degrees	216 \pm 103	226 \pm 113	0.784	206 \pm 108	236 \pm 107	0.394
Stand maturity associated variables (20-m-radius)						
Canopy openness	10.46 \pm 5.09	8.63 \pm 3.73	0.174	7.80 \pm 3.56	11.30 \pm 4.74	0.012
Number of living trees	93.8 \pm 40.6	108.1 \pm 48.3	0.247	124.5 \pm 46.9	77.4 \pm 26.9	0.000
Tree basal area	6.49 \pm 2.13	6.76 \pm 2.07	0.626	5.47 \pm 1.57	7.78 \pm 1.90	0.000
Spruce basal area in m ²	1.07 \pm 1.04	1.49 \pm 1.27	0.309	1.50 \pm 1.28	1.05 \pm 1.01	0.334
Beech basal area in m ²	1.42 \pm 0.85	1.53 \pm 1.07	0.712	1.80 \pm 0.80	1.15 \pm 1.01	0.033
Fir basal area in m ²	3.30 \pm 2.28	2.97 \pm 2.21	0.559	1.79 \pm 1.15	4.48 \pm 2.24	0.000
Number of very large living trees (DBH > 62.5 cm)	3.35 \pm 4.15	3.45 \pm 3.36	0.900	0.60 \pm 0.88	6.20 \pm 3.35	0.000
Number of diameter classes of standing trees	21.55 \pm 3.05	21.60 \pm 3.10	0.954	20.15 \pm 2.35	23.00 \pm 3.03	0.002
Number of snags (DBH > 7.5 cm)	7.55 \pm 8.86	10.05 \pm 7.25	0.332	7.55 \pm 9.10	10.05 \pm 6.95	0.332
Number of large snags (DBH > 30 cm)	1.95 \pm 2.39	1.25 \pm 1.89	0.209	0.35 \pm 0.59	2.85 \pm 2.43	0.000
Volume of logs (BD > 7.5 cm) in m ³	4.20 \pm 4.49	2.61 \pm 2.74	0.053	1.07 \pm 1.00	5.84 \pm 4.02	0.000
Volume of large logs (BD > 30 cm) in m ³	2.47 \pm 3.65	1.20 \pm 1.82	0.098	0.31 \pm 0.61	3.36 \pm 3.49	0.000
Volume of fresh logs in m ³	1.47 \pm 2.03	0.99 \pm 1.06	0.247	0.24 \pm 0.41	2.22 \pm 1.77	0.000
Volume of decayed logs in m ³	2.84 \pm 3.33	1.61 \pm 2.08	0.102	0.83 \pm 0.86	3.63 \pm 3.37	0.000
Diversity of decay stages types	6.65 \pm 3.27	5.80 \pm 2.24	0.243	4.60 \pm 2.46	7.85 \pm 2.11	0.000
Diversity of diameter classes types	9.30 \pm 5.79	7.3 \pm 3.66	0.078	5.05 \pm 2.67	11.55 \pm 4.43	0.000
Deadwood heterogeneity	13.30 \pm 9.70	10.05 \pm 5.33	0.117	7.30 \pm 4.46	16.05 \pm 8.23	0.000
Number of microhabitat-bearing trees	4.70 \pm 4.35	5.65 \pm 5.03	0.502	3.55 \pm 3.78	6.80 \pm 4.99	0.026
Diversity of tree-related microhabitats	2.20 \pm 2.07	2.60 \pm 1.76	0.421	1.25 \pm 1.02	3.55 \pm 1.90	0.000
Forest continuity associated variables (500-m-radius)						
Forest proportion (%)	93.72 \pm 7.85	86.73 \pm 11.62	0.028	88.06 \pm 12.90	92.39 \pm 6.78	0.166
Beech-fir proportion (%)	84.99 \pm 16.18	72.61 \pm 17.04	0.025	77.13 \pm 17.32	80.48 \pm 18.08	0.531
Ancient forest proportion (%)	86.06 \pm 10.71	39.35 \pm 25.65	0.000	62.90 \pm 32.09	62.51 \pm 29.86	0.950
Perimeter-area ratio of forest cover	0.005 \pm 0.001	0.008 \pm 0.004	0.005	0.007 \pm 0.004	0.006 \pm 0.001	0.101
Distance to the nearest forest edge in meters	367.3 \pm 243.4	216.8 \pm 125.2	0.021	312.5 \pm 234.8	271.6 \pm 175.5	0.516
Distance to the nearest ancient forest edge in meters	386.1 \pm 320.7	249.7 \pm 320.3	0.194	335.2 \pm 329.8	300.5 \pm 325.3	0.738

Appendix D. Variation in stand maturity and forest continuity associated variables (mean \pm SD) between ancient-mature (Anc-Mat), ancient-overmature (Anc-Over), recent-mature (Rec-Mat) and recent-overmature (Rec-Over) stands (BD = basal diameter, DBH = diameter at breast height, p-value based on two-ways ANOVAs).

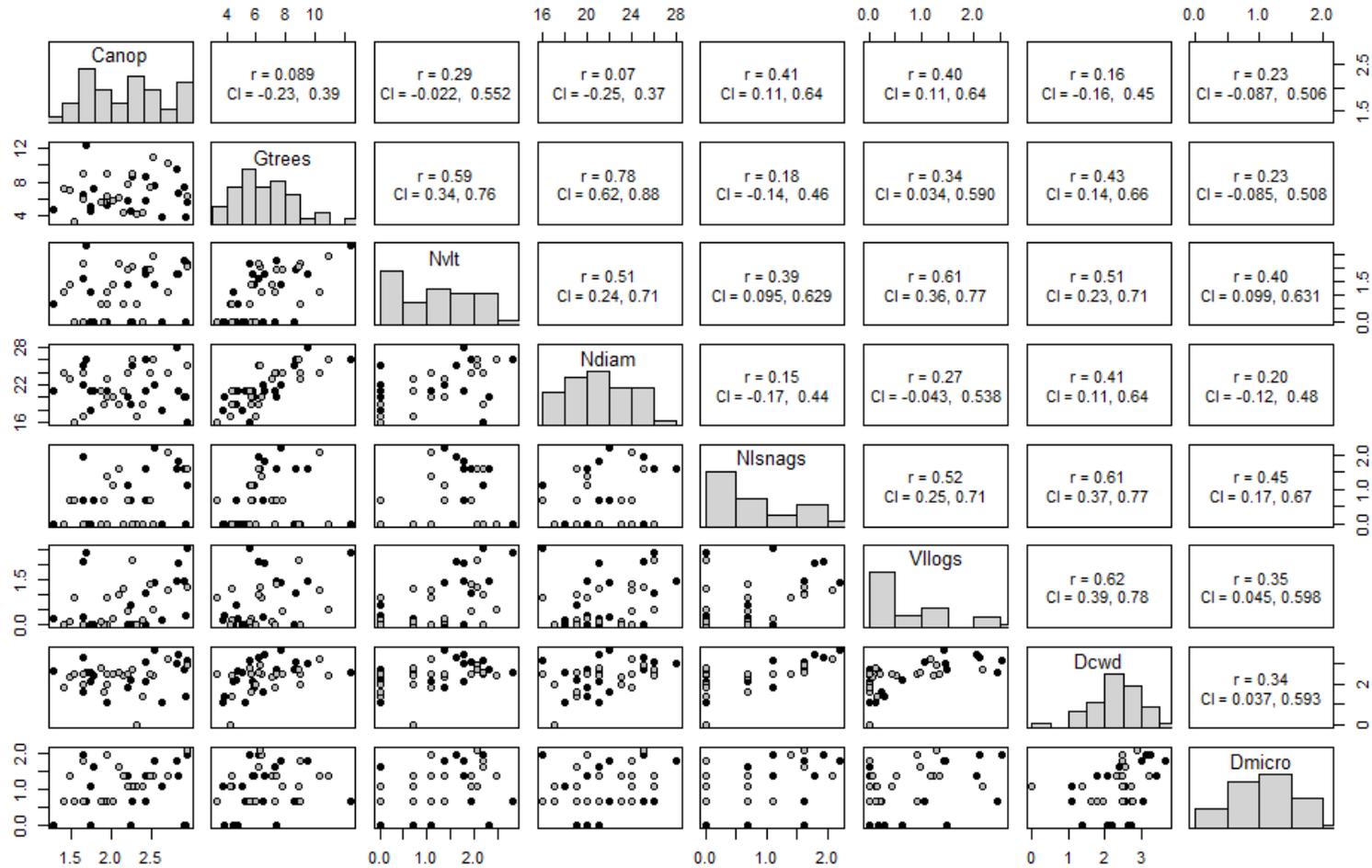
Variables	Forest continuity x stand maturity				p-value
	Anc-Mat	Anc-Over	Rec-Mat	Rec-Over	
Latitude in decimal degrees	45.31 \pm 0.19	45.56 \pm 0.23	45.45 \pm 0.24	45.39 \pm 0.17	0.024
Longitude in decimal degrees	5.74 \pm 0.23	5.99 \pm 0.25	5.94 \pm 0.28	5.82 \pm 0.24	0.027
Altitude in meters	1170 \pm 165	1173 \pm 155	1173 \pm 163	1101 \pm 155	0.463
Slope in percentage	20.69 \pm 5.82	23.71 \pm 8.43	27.34 \pm 8.28	23.93 \pm 5.89	0.167
Exposure in degrees	196 \pm 103	236 \pm 104	215 \pm 116	236 \pm 115	0.777
Stand maturity associated variables (20-m-radius)					
Canopy openness	8.45 \pm 4.57	12.48 \pm 4.97	7.15 \pm 2.23	10.11 \pm 4.42	0.689
Number of living trees	120.0 \pm 40.5	67.6 \pm 17.8	129.0 \pm 54.4	87.2 \pm 31.5	0.665
Tree basal area	5.41 \pm 1.56	7.56 \pm 2.14	5.52 \pm 1.66	8.00 \pm 1.71	0.771
Spruce basal area in m ²	1.02 \pm 0.98	1.12 \pm 1.14	1.99 \pm 1.40	0.98 \pm 0.93	0.110
Beech basal area in m ²	1.94 \pm 0.84	0.90 \pm 0.47	1.65 \pm 0.77	1.41 \pm 1.34	0.181
Fir basal area in m ²	2.17 \pm 1.07	4.43 \pm 2.65	1.42 \pm 1.16	4.52 \pm 1.90	0.529
Number of very large living trees (DBH > 62.5 cm)	0.30 \pm 0.67	6.40 \pm 3.89	0.90 \pm 0.99	6.00 \pm 2.91	0.531
Number of diameter classes of standing trees	20.60 \pm 2.07	22.50 \pm 3.66	19.70 \pm 2.63	23.50 \pm 2.32	0.279
Number of snags (DBH > 7.5 cm)	4.70 \pm 8.68	10.40 \pm 8.51	10.40 \pm 9.02	9.70 \pm 5.42	0.216
Number of large snags (DBH > 30 cm)	0.30 \pm 0.48	3.60 \pm 2.41	0.40 \pm 0.70	2.10 \pm 2.33	0.152
Volume of logs (BD > 7.5 cm) in m ³	0.96 \pm 0.65	7.65 \pm 4.14	1.18 \pm 1.29	4.03 \pm 3.11	0.030
Volume of large logs (BD > 30 cm) in m ³	0.18 \pm 0.27	4.75 \pm 4.05	0.44 \pm 0.82	1.97 \pm 2.24	0.049
Volume of fresh logs in m ³	0.28 \pm 0.46	2.65 \pm 2.31	0.20 \pm 0.37	1.78 \pm 0.92	0.334
Volume of decayed logs in m ³	0.68 \pm 0.56	5.00 \pm 3.57	0.98 \pm 1.09	2.25 \pm 2.66	0.044
Diversity of decay stages types	4.60 \pm 2.95	8.70 \pm 2.11	4.60 \pm 2.01	7.00 \pm 1.83	0.243
Diversity of diameter classes types	5.20 \pm 2.53	13.40 \pm 5.19	4.90 \pm 2.92	9.70 \pm 2.63	0.132
Deadwood heterogeneity	7.50 \pm 4.62	19.10 \pm 10.12	7.10 \pm 4.53	13.00 \pm 4.47	0.168
Number of microhabitat-bearing trees	3.90 \pm 4.70	5.50 \pm 4.06	3.20 \pm 2.78	8.10 \pm 5.69	0.247
Diversity of tree-related microhabitats	1.10 \pm 1.29	3.30 \pm 2.16	1.40 \pm 0.70	3.80 \pm 1.69	0.839
Forest continuity associated variables (500-m-radius)					
Forest proportion (%)	93.54 \pm 8.84	93.89 \pm 7.20	82.58 \pm 14.36	90.89 \pm 6.35	0.202
Beech-fir proportion (%)	85.88 \pm 14.02	84.10 \pm 18.83	68.37 \pm 16.32	76.86 \pm 17.51	0.338
Ancient forest proportion (%)	88.35 \pm 9.95	83.78 \pm 11.46	37.46 \pm 25.21	41.24 \pm 27.31	0.514
Perimeter-area ratio of forest cover	0.005 \pm 0.001	0.005 \pm 0.001	0.009 \pm 0.005	0.006 \pm 0.002	0.043
Distance to the nearest forest edge in meters	393.4 \pm 275.1	341.3 \pm 218.7	231.7 \pm 161.8	201.9 \pm 80.1	0.859
Distance to the nearest ancient forest edge in meters	445.3 \pm 336.2	326.8 \pm 310.4	225.2 \pm 299.5	274.2 \pm 354.3	0.421

Appendix E. Canonical analysis of principal coordinates (CAP) constrained ordination of saproxylic beetles communities, controlling for difference in species richness, in relation to forest continuity and stand maturity associated variables (code definition, % CI = relative contribution to total constrained inertia, significance of marginal contribution to inertia and correlation with the CAP axes 1 & 2 are provided).



Code	Variable	% CI	p-value	CAP axis 1	CAP axis 2
Stand maturity associated variables (20-m-radius)					
Canop	Canopy openness	11.8 %	0.023	0.034	0.687
Gtrees	Tree basal area	9.7 %	0.009	-0.409	0.059
Nvlt	Number of very large living trees (DBH > 62.5 cm)	7.8 %	0.146	-0.138	0.142
Ndiam	Number of diameter classes of standing trees	9.3 %	0.031	-0.231	-0.184
Nlsnags	Number of large snags (DBH > 30 cm)	9.2 %	0.029	0.297	0.414
Vlogs	Volume of large logs (BD > 30 cm) in m ³	7.9 %	0.651	0.021	0.216
Dcwd	Deadwood heterogeneity	8.6 %	0.144	0.242	0.167
Dmicro	Diversity of tree-related microhabitats	7.5 %	0.226	0.230	0.235
Forest continuity associated variables (500-m-radius)					
%FO	Forest proportion (%)	8.8 %	0.088	0.261	-0.101
%BF	Beech-fir proportion (%)	8.2 %	0.396	0.110	-0.162
DistFO	Distance to the nearest forest edge in meters	11.2 %	0.002	0.639	0.077

Appendix F. Correlation matrix of stand maturity associated variables used in general linear models [r = Pearson product-moment correlation coefficient, CI = confidence interval, black dot = ancient forest sites, grey dot = recent forest sites, code definition : Canop = canopy openness ; Gtrees = tree basal area ; Nvlt = number of very large living trees ($\varnothing > 62.5$ cm) ; Ndiam = number of diameter classes of standing trees ; Nlsnags = number of large snags ($\varnothing > 30$ cm) ; Vllogs = volume of large logs ($\varnothing > 30$ cm) in m^3 ; Dcwd = deadwood heterogeneity ; Dmicro = diversity of tree-related microhabitats].



Appendix G. Saproxyllic beetles species list and abundance (N). Base on indicator species analysis, indicator values index and indicators species (**bold**) are displayed: forest continuity (Anc = ancient, Rec = recent); stand maturity (Mat = mature, Over = Overmature); Interaction (Anc-Mat = ancient-mature, Anc-Over = ancient-overmature, Rec-Mat = recent-mature, Rec-Over = recent-overmature).

Taxons	N	Forest continuity		Stand maturity		Interaction			
		Anc	Rec	Mat	Over	Anc-Mat	Anc-Over	Rec-Mat	Rec-Over
Acalles camelus	14	0.387			0.414				0.414
Acalles micros	92		0.551		0.598				0.560
Acalles temperei	41		0.613	0.530				0.453	
Agathidium sp.	312	0.755			0.749		0.577		
Ampedus erythrogonus	128	0.671			0.835		0.592		
Ampedus quercicola	25	0.387			0.361		0.329		
Anasp.is sp.	250	0.716			0.800		0.583		
Anisandrus dispar	97		0.566		0.605				0.532
Anisotoma humeralis	14	0.423			0.548		0.507		
Atomaria sp.	205	0.753			0.783		0.702		
Aulonothroscus brevicollis	74	0.426			0.588		0.602		
Bibloporus bicolor	13		0.328		0.460		0.372		
Bryaxis picteti	138	0.623			0.719		0.542		
Cartodere nodifer	43	0.550			0.602		0.426		
Cephennium laticolle	183	0.692		0.698		0.516			
Cerylon fagi	26		0.387		0.511				0.392
Cerylon ferrugineum	79	0.724			0.683		0.595		
Cis bidentatus	13	0.588			0.430		0.480		
Cis boleti	66	0.599			0.706		0.539		
Cis festivus	51	0.604			0.649				0.579
Cis glabratus	15	0.408			0.447		0.490		
Cis micans	11	0.572			0.405	0.426			
Cis punctulatus	39	0.518			0.515	0.444			
Cis quadridens	11	0.350			0.330		0.357		
Clambus sp.	12	0.456			0.592		0.645		
Corticaria sp.	80	0.671		0.750		0.551			
Cotaster cuneipennis	20		0.545		0.474				0.510
Cotaster uncipes	30	0.367		0.432		0.520			
Coxelus pictus	471		0.781	0.759				0.588	
Cryphalus asperatus	769		0.788		0.699				0.638
Cryphalus piceae	720	0.710			0.745				0.580
Cryptolestes ferrugineus	85		0.629		0.720				0.615
Cryptophagus sp.	975	0.744			0.746		0.578		
Crypturgus pusillus	14	0.423			0.507		0.598		
Dacne bipustulata	34		0.552		0.446				0.441
Dasycerus sulcatus	40		0.524		0.559		0.418		
Denticollis linearis	42		0.561		0.681		0.500		
Denticollis rubens	27	0.487			0.760		0.624		
Dictyoptera aurora	28	0.518			0.543		0.463		
Dienerella vincenti	51		0.665	0.571				0.542	

Dolotarsus lividus	48	0.492		0.548	0.418	
Dryocoetes autographus	502	0.752		0.765	0.684	
Dryocoetes hectographus	21	0.617		0.498	0.488	
Elateroides dermestoides	292	0.732		0.729	0.606	
Enicmus brevicornis	16	0.512	0.387		0.387	
Enicmus testaceus	347		0.752	0.797		0.607
Epurea sp.	279		0.738	0.831		0.659
Ernoporicus fagi	937		0.716	0.733		0.521
Glischrochilus quadriguttatus	44		0.505	0.554		0.393
Glischrochilus quadripunctatus	21	0.532		0.586	0.753	
Grynobius planus	206	0.677		0.818	0.629	
Hallomenus binotatus	61		0.617	0.774	0.561	
Hemicoelus costatus	973	0.695		0.675	0.578	
Hemicoelus fulvicornis	12	0.323		0.474	0.365	
Hylastes ater	21		0.493	0.378		0.359
Hylastes cunicularius	1219		0.715	0.708		0.608
Hylesinus crenatus	21		0.428	0.569	0.414	
Hylesinus toranio	52	0.512		0.581	0.528	
Hylurgops palliatus	209		0.678	0.582		0.543
Hypoganus inunctus	27	0.455		0.609	0.516	
Ips typographus	49	0.521		0.586	0.589	
Kyklioacalles aubei	110		0.570	0.548		0.426
Kyklioacalles pyrenaicus	53		0.539	0.549	0.451	
Magdalis punctulata	22	0.472		0.505	0.381	
Malthodes marginatus	17		0.402	0.383		0.460
Melanotus castanipes	280	0.749		0.839	0.624	
Melasis buprestoides	88	0.560		0.715		0.543
Microbregma emarginatum	43	0.434		0.528	0.374	
Microrhagus pygmaeus	27	0.531		0.469	0.439	
Molorchus minor	29		0.541	0.498		0.394
Mordellochroa abdominalis	27	0.527		0.606	0.494	
Mycetina cruciata	33		0.532	0.537	0.408	
Obrium bruneum	18		0.516	0.408		0.394
Orchesia minor	14	0.463		0.524	0.567	
Orthoperus sp.	15	0.447		0.400	0.316	
Palaeoacalles navieresii	243		0.710	0.760		0.609
Parmena balteus	13		0.328	0.480		0.340
Pediacus dermestoides	140		0.612	0.799		0.632
Peltis ferruginea	17		0.399	0.497	0.406	
Phloeotribus spinulosus	33		0.590	0.688		0.572
Pityogenes chalcographus	20		0.520	0.524	0.387	
Pityophagus ferrugineus	33	0.560		0.661	0.635	
Pityophthorus pityographus	115		0.609	0.656	0.502	
Platycerus caprea	42		0.465	0.644		0.500
Polygraphus poligraphus	24		0.548	0.403		0.474
Ptiliidae sp.	586	0.702		0.835		0.606

<i>Ptilinus pectinicornis</i>	165	0.721		0.799	0.605	
<i>Ptinomorphus imperialis</i>	113	0.710		0.704	0.545	
<i>Ptinus subpilosus</i>	11		0.381	0.522		0.437
<i>Rabocerus foveolatus</i>	156		0.601	0.734	0.526	
<i>Rhagium bifasciatum</i>	17		0.383	0.441		0.376
<i>Rhagium mordax</i>	42		0.537	0.518		0.396
<i>Rhizophagus bipustulatus</i>	19		0.481	0.613		0.435
<i>Rhizophagus cribratus</i>	13	0.480		0.480	0.582	
<i>Rhizophagus dispar</i>	22	0.652		0.535	0.548	
<i>Rhizophagus ferrugineus</i>	12	0.433		0.500	0.612	
<i>Rhyncholus elongatus</i>	19		0.340	0.384		0.397
<i>Rutpela maculata</i>	18	0.408		0.537		0.394
<i>Salpingus planirostris</i>	153		0.707	0.744		0.604
<i>Salpingus ruficollis</i>	375	0.714		0.732	0.542	
<i>Scolytus laevis</i>	36	0.553		0.537	0.408	
<i>Serropalpus barbatus</i>	63		0.683	0.669		0.552
<i>Soronia grisea</i>	12		0.382	0.408	0.316	
<i>Soronia punctatissima</i>	33		0.535	0.564		0.461
<i>Sphaerosoma globosum</i>	11		0.381	0.286		0.270
<i>Sphaerosoma pilosum</i>	40		0.570	0.530		0.418
<i>Sphaerosoma quercus</i>	150	0.734		0.710	0.560	
<i>Stenichnus collaris</i>	24	0.548		0.483	0.433	
<i>Stephostethus alternans</i>	247	0.760		0.777	0.620	
<i>Stephostethus angusticollis</i>	26	0.526		0.351	0.416	
<i>Taphrorychus bicolor</i>	51	0.511		0.406	0.434	
<i>Tetratoma ancora</i>	31	0.425		0.425	0.381	
<i>Tetropium castaneum</i>	18		0.373	0.428		0.527
<i>Thanasimus formicarius</i>	18	0.483		0.612	0.606	
<i>Thymalus limbatus</i>	17		0.476	0.497		0.485
<i>Trimium brevicorne</i>	20		0.618	0.424		0.524
<i>Trypodendron domesticum</i>	293		0.723	0.723		0.546
<i>Trypodendron lineatum</i>	2050		0.754	0.796		0.628
<i>Vincenzellus ruficollis</i>	43		0.348	0.480		0.418
<i>Xyleborinus saxesenii</i>	23	0.417		0.511	0.493	
<i>Xylechinus pilosus</i>	428		0.810	0.647		0.649
<i>Xylophilus corticalis</i>	31		0.381	0.482		0.468
<i>Xylosandrus germanus</i>	538		0.497	0.645		0.499

Appendix H. The 3 top-ranking models among the 17 models predicting mean and spread of individual trait values of saproxylic beetles in the French pre-Alps, as assessed with Akaike's information criterion corrected for small sample size (AICc). Number of estimated parameters including the intercept (k), AICc, the difference in AICc (Δ AICc), AICc weight (W) and pseudo R-squared are provided [FC: forest continuity; Canop: canopy openness; Gtrees: tree basal area; Nvlt: number of very large living trees ($\varnothing > 62.5$ cm); Ndiam: number of diameter classes of standing trees; Nlsnags: number of large snags ($\varnothing > 30$ cm); Vllogs: volume of large logs ($\varnothing > 30$ cm) in m³; Dcwd: deadwood heterogeneity; Dmicro: diversity of tree-related microhabitats].

Variable	Model	K	AICc	Δ AICc	W	Pseudo-R ²
CWM Body size	FC*Vllogs	5	36.42	0.00	0.2720	0.253
CWM Body size	FC*Dcwd	5	36.95	0.52	0.2092	0.243
CWM Body size	FC*Nvlt	5	37.32	0.89	0.1736	0.235
CWM Canopy cover	Null	2	-128.32	0.00	0.3526	0.000
CWM Canopy cover	FC+Dmicro	4	-126.89	1.43	0.1722	0.081
CWM Canopy cover	FC+Dcwd	4	-124.91	3.40	0.0641	0.034
CWM Decay stage	FC+Dcwd	4	-73.30	0.00	0.5326	0.293
CWM Decay stage	FC+Nlsnags	4	-70.87	2.42	0.1585	0.248
CWM Decay stage	FC*Dcwd	5	-70.71	2.58	0.1460	0.293
CWM Diameter	FC*Nlsnags	5	-101.2	0.00	0.3293	0.293
CWM Diameter	FC+Nlsnags	4	-100.4	0.76	0.2243	0.231
CWM Diameter	FC+Dmicro	4	-99.80	1.43	0.1608	0.218
FDis Body size	FC*Dcwd	5	-71.74	0.00	0.3196	0.211
FDis Body size	FC*Nvlt	5	-70.74	0.99	0.1938	0.191
FDis Body size	Null	2	-69.69	2.04	0.1147	0.000
FDis Canopy cover	FC+Vllogs	4	-97.94	0.00	0.1988	0.165
FDis Canopy cover	FC+Dmicro	4	-97.63	0.30	0.1704	0.158
FDis Canopy cover	FC*Vllogs	5	-97.39	0.55	0.1505	0.207
FDis Decay stage	FC+Dmicro	4	-131.75	0.00	0.4971	0.199
FDis Decay stage	FC*Dmicro	5	-129.16	2.58	0.1364	0.199
FDis Decay stage	FC+Dcwd	4	-128.40	3.34	0.0931	0.129
FDis Diameter	FC*Nvlt	5	-103.83	0.00	0.2362	0.170
FDis Diameter	Null	2	-103.80	0.03	0.2321	0.000
FDis Diameter	FC+Gtrees	4	-101.00	2.82	0.0574	0.049

Objectif de la troisième partie :

L'ancienneté et la maturité sont-elles les meilleurs déterminants de biodiversité en forêts de montagne?

Au-delà de l'influence de l'ancienneté et de la maturité, de nombreux autres facteurs peuvent structurer les patrons de répartition des espèces en forêts. Les interactions biotiques, inter- et intra-spécifiques, sont ainsi connues pour conditionner la coexistence des espèces au sein des habitats via des processus de compétition, de prédation mais aussi de facilitation ou de coopération (Morin, 2011). Par exemple, en forêts de montagne, la présence de la chevêchette d'Europe et de la nyctale de Tengmalm est fortement dépendante de la disponibilité en très gros arbres mais aussi de la présence du pic épêche et du pic noir (Heikkinen et al., 2007). De même, les espèces d'arbres conditionnent la présence de nombreuses espèces épiphytes (e.g. Nascimbene et al., 2009b) et saproxyliques (e.g. Janssen et al., 2009). Bien qu'importantes pour mieux caractériser les patrons de diversité, les interactions biotiques n'ont pas été frontalement étudiées dans le cadre de cette thèse, si ce n'est à travers la prise en compte de la proportion de conifères dans les peuplements (**Article 3**).

Pour les facteurs abiotiques, il est établi que le climat, à travers des variations de températures, d'humidité ou des précipitations, structure fortement les communautés le long des gradients latitudinaux (Hillebrand, 2004; Willig et al., 2003) mais aussi altitudinaux (Grytnes et Vetaas, 2002; Körner, 2000; Lomolino, 2001). De même, les paramètres pédologiques et plus spécifiquement les propriétés physico-chimique des sols, pH (Fierer et Jackson, 2006; Pärtel et al., 2004), teneur en eau, en éléments nutritifs et en matières organiques (Dupouey et al., 2002a; Mäder et al., 2002), conditionnent la répartition de la biodiversité du sol mais aussi des espèces de plantes vasculaires en surface (Wardle et al., 2004). Enfin, au-delà de la continuité temporelle des habitats, la continuité spatiale est aussi primordiale, dans le sens où plus un habitat est grand plus il peut contenir d'espèces (« *species-area relationship* », Connor et McCoy, 1979). Cette importance du paysage est particulièrement vraie pour les espèces à grand domaine vital comme les mammifères et certains oiseaux (Courbin et al., 2009; Zhao et al., 2013) mais aussi pour des espèces *a priori* moins dépendantes de larges ensembles comme certains insectes ou champignons (Franc et al., 2007; Junninen et Komonen, 2011; Økland et al., 1996).

En montagne, l'effet de l'altitude et de l'exposition entraîne une fluctuation importante des conditions climatiques sur des superficies restreintes (Körner, 2007). De même, l'histoire géologique mouvementée des massifs montagneux, la diversité des substratums et des reliefs influencent fortement la formation et la diversité des sols en place (FAO, 2015b; Ibañez et al., 1998). Dans ce sens, les écosystèmes de montagne présentent, à l'échelle du massif voire de la vallée, un contraste important des conditions écologiques pouvant influencer la répartition des espèces. Bien que le plan d'échantillonnage utilisé dans le cadre de cette thèse ait été construit de manière à limiter au maximum les variations des conditions écologiques entre les deux facteurs étudiés, il existe une variabilité au sein même des types de peuplements définis, i.e. anciens peu ou très matures, récents peu ou très matures, qu'il est intéressant de considérer pour caractériser de manière plus fine les patrons de répartition des espèces. L'**article 4** ci-après, vise ainsi à contraster la réponse des espèces des quatre groupes taxinomiques étudiés à l'ancienneté et à la maturité mais aussi à relativiser l'effet de ces deux facteurs vis-à-vis d'autres déterminants de biodiversité : paramètres climatiques et pédologiques et caractéristiques des peuplements et du paysage environnant.

Article 4 :

***Climat and soil rather than
past and present human-induced environmental changes
are key drivers of multi-taxon species distribution
in temperate mountain forests***

Philippe Janssen, Marc Fuhr and Christophe Bouget

(In preparation)

1.1. Résumé

Les modifications environnementales induites par l'Homme sont connues pour fortement influencer la répartition des espèces. Dans les forêts tempérées européennes, la biodiversité peut être influencée principalement par deux qualités de l'écosystème : (1) l'ancienneté, en relation avec une longue continuité temporelle de l'état boisé, laquelle est à mettre en lien avec l'usage passé des sols, et (2) la maturité, en relation avec la disponibilité dans les peuplements d'attributs des stades tardifs de la dynamique forestière, laquelle est à mettre en lien avec les pratiques de gestion forestière actuelles. Dans un contexte de perte de biodiversité globale, comprendre les effets des activités humaines passées et actuelles sur les écosystèmes forestiers est d'une importance première pour la conservation. Utilisant un dispositif dans lequel l'ancienneté (forêts anciennes vs forêts récentes) a été croisée avec la maturité (peuplements peu matures vs peuplements très matures), et contrôlant l'effet de quatre facteurs environnementaux majeurs, i.e. climat, sol, peuplement et paysage, nous avons exploré la réponse des espèces de coléoptères saproxyliques, de collemboles, de plantes et de macrolichens épiphytes. Nous avons mis en place 70 sites dans des paysages de montagne dominés par des forêts anciennes non fragmentées où nous avons échantillonné jusqu'à 741 espèces. Les résultats montrent que la distribution des espèces est plus influencée par les caractéristiques spécifiques des sites que par l'ancienneté ou la maturité. Spécifiquement, nous montrons que la probabilité de présence de nombreuses espèces était mieux expliquée par des facteurs climatiques et pédologiques. L'ancienneté influençait la distribution de relativement peu d'espèces, indiquant que l'usage passé des sols avait presque aucun effet d'héritage sur la distribution actuelle des espèces. De plus, bien que la maturité ait un effet global positif sur la distribution des espèces, nos résultats montrent que la distribution de ces mêmes espèces était plus évidemment influencée par les conditions abiotiques. Dans l'ensemble, nous avons montré que les activités humaines passées et actuelles avaient une influence assez limitée sur la biodiversité dans les forêts tempérées de montagne. Ces résultats soulignent la nécessité de mieux contrôler les conditions climatiques et édaphiques dans l'analyse des patrons de distribution des espèces mais aussi dans la désignation des zones de conservation d'intérêt.

1.2. Summary

Human-induced environmental changes are known to greatly influence species distribution. In temperate European forests, biodiversity is mainly influenced by two ecosystem features: (1) forest continuity, related to a long-term continuity in forest cover, which in turn is related to past land-use; and (2) stand maturity, related to the availability of late-developmental-forest stand attributes, which depends on current management practices. In a context of ongoing global biodiversity loss, understanding the effect of past and present human activities on forest ecosystems is of primary importance for conservation. Based upon a sampling design crossing forest continuity (ancient vs recent) and stand maturity (mature vs overmature), and by controlling for the effect of four major environmental drivers, i.e. climate, soil, stand and landscape, we explored the response of saproxylic beetle, springtail, herbaceous plant and epiphytic macrolichen species. We established seventy sites in mountain landscapes dominated by unfragmented ancient forests where we surveyed up to 741 species. Our results showed that species distribution was more influenced by site-specific characteristics than by forest continuity or stand maturity. Specifically, we showed that the probability of presence of numerous species was best explained by climate and soil. Forest continuity influenced the distribution of relatively few species, indicating that past land-use had almost no legacy effect on current species distribution. Moreover, although stand maturity had an overall positive effect on species distribution, our results showed that species distribution was more obviously influenced by abiotic conditions. Overall, we showed that past and present human activities had a fairly limited influence on biodiversity in temperate mountain forests. These findings emphasize the necessity to better control for climatic and edaphic conditions not only when analyzing patterns of species distribution but also when designating areas of conservation interest.

1.3. Introduction

Worldwide, almost all forest ecosystems have been influenced by human activity (FAO, 2015). Forests have been intensively managed for wood consumption and charcoal production for centuries or have been cleared to make way for agriculture. Thus, forest surface area dramatically decreased in Europe until the mid-19th century (Kaplan et al., 2009). This massive land use change deeply impacted biodiversity, especially for low-dispersal species, which were confined to remaining forest fragments with long temporal continuity (Naaf and Kolk, 2015; Verheyen et al., 2003). During the last 200 years, the reforestation of abandoned agricultural land, both by spontaneous growth and by deliberate replanting (e.g. Mather et al., 1999), has been viewed as an opportunity for species to expand and colonize newly available habitats. However, numerous studies have shown that recent forests, compared to ancient forests, are of low conservation value for biodiversity (e.g. Buse, 2012; Fritz et al., 2008a; Gossner et al., 2008), thus highlighting the fundamental role played by forest continuity in shaping community structure (Flinn and Vellend, 2005; Hermy and Verheyen, 2007).

Today, forest ecosystems represent one-third of Europe's total land cover area (Forest Europe, 2015) and most of these areas are being managed for wood production, hazard protection or social benefits. These management practices alter stand structure and composition and truncate the late developmental phase of forest dynamics (e.g. Meyer and Schmidt, 2011; Vandekerckhove et al., 2009). Comparing managed versus unmanaged forests (e.g. Duguid and Ashton, 2013; Paillet et al., 2009) or young versus old forests (e.g. Dittrich et al., 2013; Hilmo and S  stad, 2001), numerous studies have pointed out the importance of stand maturity attributes – dead wood, very large trees or tree microhabitats – for a variety of taxonomic groups. For example, saproxylic organisms, i.e. species that depend on dead wood during some part of their life-cycle, represent 20-25 % of total forest biodiversity (Stokland et al., 2012). This awareness has led to the development of silvicultural systems - such as retention forestry - better able to develop or maintain stand maturity attributes (Bauhus et al., 2009) and support multifunctional forests (Gustafsson et al., 2012).

Despite a growing international consensus on the imperatives of biodiversity conservation (e.g. Convention on Biological Diversity), most biodiversity indicators are still following a decreasing trend (Butchart et al., 2010). Moreover, in European forests, the foreseeable increase in demand for fuelwood is expected to lead to an increase in old tree harvesting and a shortening of the forestry cycle duration, with consequences on biodiversity (Bouget et al., 2012). Therefore, it appears essential to improve current forest practices by accounting for the potential conservation interest of forest continuity, and to anticipate the upcoming intensification of forest management, by assessing the impact of past and present human-induced environmental changes on species distribution. This information may help us to predict the impact of future human practices on biodiversity (Vellend et al., 2013) and allow us to better orient forest policies.

We aimed to study the relative effect of forest continuity and stand maturity on the distribution of saproxylic beetle, springtail, plant and epiphytic macrolichen species in temperate mountain forests. To the best of our knowledge, multi-taxonomic approaches are quite rare in forest ecology studies (Lewandowski et al., 2010; Siddig et al., 2016). They have not yet been applied to investigate the legacy effects induced by forest continuity on biodiversity; most previous studies have focused on herbaceous plant species. Moreover, despite the fact that one third of Europe's land area is mountainous and that 41 % of this area is forested (EEA, 2010), the effect of forest continuity on biodiversity has mainly been investigated in lowland temperate forests (De Frenne et al., 2011).

Mountain areas, however, encompass vulnerable ecosystems, are extremely bio-diverse and play an important role as refuges for numerous species (EEA, 2010).

Based upon a sampling design crossing forest continuity and stand maturity, and by controlling for the effect of four groups of environmental drivers, i.e. related to climate, soil, stand and landscape properties, we modeled the probability of presence for 360 species. Following Gerlach et al. (2013) who recommended associating taxa from different trophic guilds and covering a wide gradient of dispersal abilities in ecological studies, we selected four taxonomic groups based on (i) their complementary response in terms of dispersal ability (i.e. related to the dispersal limitation that may constrain species colonization from ancient to recent forests) and (ii) their habitat requirements (related to the habitat limitation that may constrain species establishment from overmature to mature stands). Since cross-taxon congruence is of low consistency (Westgate et al., 2014; Wolters et al., 2006), the multi-taxonomic approach represents an opportunity to enhance our understanding of the human impacts on biodiversity, allowing us to better orient conservation strategies. Specifically, we addressed the following questions: (i) how do environmental drivers, i.e. climate, soil, stand and landscape, influence species distribution and which of them is the most important for overall biodiversity; (ii) all else being equal, how do forest continuity and stand maturity influence species distribution, and can knowledge of these two forest qualities improve our understanding of species distribution patterns; and (iii) between forest continuity and stand maturity, which quality has the greatest impact on species distribution.

1.4. Materials and methods

1.4.1. Study area and experimental design

The study was carried out in the French pre-Alps, in the Vercors, Chartreuse and Bauges ranges, all characterized by a limestone substratum and a temperate climate. The landscapes are mostly forested (63 %) and reforestation has mainly occurred above and below a persistent forest belt, as elsewhere in European mountain areas (Gellrich et al., 2007; Kozak, 2003). Due to physical constraints and lack of logging roads, forest management has been quite extensive (Paillet et al., 2015). Therefore, compared to recent forests in the lowlands, the recent montane forests in the Northern Alps are mostly adjacent to ancient forests and have the potential to develop towards stand structures similar to those found in ancient forests.

We sampled 70 sites located in montane beech-fir forests at an altitude of 800 – 1500 m. The dominant tree species are European beech *Fagus sylvatica*, silver fir *Abies alba* and Norway spruce *Picea abies*. Our stratified sampling design crossed forest continuity (ancient forests = 37; recent forests = 33) and stand maturity (mature stands = 33; overmature stands = 37). To improve the independence among observations and avoid an edge influence, all sampling sites were established > 1 km away from any other sites, were located in ancient or recent forests > 5 ha in area, and were > 50 m from the nearest stand edge.

1.4.2. Forest continuity and stand maturity

Forest continuity was characterized by crossing digitized and georeferenced 1:40,000-scale État-Major maps of France, charted in the middle of the 19th century, with 1:10,000-scale current vegetation maps in a Geographic Information System managed with QGIS (QGIS Development Team, 2015). Forest cover overlapping in both maps was considered to indicate ancient forests, while

current forest cover overlapping with crops or meadows in the État-Major maps was considered to indicate recent forests. In addition, we used airborne photography's from the 1950s to confirm the continuity of the forest cover between the two dates.

Stand maturity was characterized on a 20-m-radius plot and a 10-m-radius subplot in which all standing trees and lying trunks were recorded (for further details, see Janssen et al., 2016). Canopy openness was estimated with a spherical densiometer from four points in the cardinal directions, 10 m from the plot center. Mature and overmature stands were distinguished through hierarchical cluster analysis (Ward's method) based on the three first axes of a principal component analysis (PCA, cumulative projected inertia = 88.30 %) (ade4 package). PCA was conducted considering four environmental variables closely related to stand maturity: volume of large coarse woody debris ($\varnothing > 30$ cm), number of large snags ($\varnothing > 30$ cm), number of very large living trees ($\varnothing > 62.5$ cm) and tree microhabitat diversity.

1.4.3. Environmental variables

To model the response of saproxylic beetles, springtails, plants and epiphytic macrolichens to forest continuity and stand maturity, we used climate, soil, stand and landscape variables in addition to the two above-mentioned global factors. We selected 12 a priori biologically important, uncorrelated variables (Appendix 1 & Table 1). Climate variables – i.e. mean annual air temperature, mean annual precipitation and mean relative air humidity – were derived from the SAFRAN climatic model (Durand et al., 1993) and adjusted for the effect of altitude following Kunstler et al. (2011). Soil variables – i.e. humus index (Ponge and Chevalier, 2006), pH and C/N ratio – were derived from humus form descriptions and topsoil sample analysis, performed by the INRA Soil Analysis Laboratory following standard procedures. Stand variables – i.e. mean canopy openness, mean diameter of the three largest trees and deadwood diversity (position x species x diameter x decay) – were extrapolated from stand measurements within each 20-m-radius plot. Landscape variables – i.e. forest proportion in the surrounding landscape, distance to nearest forest edge and diversity of soil occupancy – were measured within a 500-m-radius around each sampling site.

1.4.4. Biodiversity assessment

Saproxylic beetles were surveyed in summer 2014 on a subset of 40 sites, using flight-interception traps for flying beetles and Winkler-Berlese litter sample extractors for soil-dwelling beetles (for details see, Janssen et al., 2016). All saproxylic beetles were identified to the species or genus level, except for the Staphylinidae where only two subfamilies (Pselaphinae and Dasycerinae) were considered.

Springtails were assessed using environmental DNA from soil core samples (for details see, Appendix 2). At each site, two soil composites of 25 soil cores each were collected in September 2015 and pooled. For each soil composite sample, soil extracellular DNA was isolated in November 2015 following Taberlet et al.'s (2012) protocol. Springtails were assessed with a primer pair targeting a region of the 16S rRNA gene (Bec et al. 2016). For each sample, three PCR replicates were performed. Library construction and sequencing for these samples were carried out at Fasteris (Geneve, Switzerland). DNA sequence readings were then filtered and clustered into molecular operational taxonomic units (MOTU) with the dedicated OBITools package, following an established workflow (Boyer et al., 2016).

Table 1. Variations in climate, soil, stand and landscape variables in relation to forest continuity and stand maturity factors in the French pre-Alps (*p*-value based on two-way ANOVAs, type III SS).

Code	Description	Ancient Mean (±SD)	Recent Mean (±SD)	<i>p</i>	Mature Mean (±SD)	Overmature Mean (±SD)	<i>p</i>	Anc-Mat Mean (±SD)	Anc-Over Mean (±SD)	Rec-Mat Mean (±SD)	Rec-Over Mean (±SD)	<i>p</i>
Climate variables												
TEMP	Mean annual temperature (°C)	6.80 (±0.6)	7.09 (±0.6)	0.069	6.89 (±0.6)	6.98 (±0.7)	0.444	6.73 (±0.6)	6.90 (±0.8)	7.14 (±0.6)	7.05 (±0.7)	0.426
PREC	Sum annual precipitation (mm)	1622 (±234)	1681 (±215)	0.027	1647 (±256)	1654 (±190)	0.150	1579 (±272)	1687 (±151)	1746 (±198)	1628 (±218)	0.038
HUMI	Mean relative humidity (g/kg)	5.68 (±0.3)	5.68 (±0.3)	0.472	5.64 (±0.3)	5.72 (±0.3)	0.770	5.67 (±0.3)	5.70 (±0.2)	5.60 (±0.2)	5.74 (±0.3)	0.419
Soil variables												
HUMU	Humus index	2.68 (±1.3)	2.91 (±1.7)	0.847	3.19 (±1.4)	2.33 (±1.5)	0.006	3.23 (±1.4)	1.87 (±0.8)	3.13 (±1.4)	2.72 (±1.9)	0.181
PH	pH-H ₂ O	6.31 (±1.0)	6.40 (±0.9)	0.858	6.45 (±1.1)	6.24 (±0.8)	0.379	6.43 (±1.2)	6.14 (±0.7)	6.48 (±0.9)	6.33 (±0.9)	0.773
CNRA	Carbon / Nitrogen ratio	17.5 (±2.3)	17.7 (±2.7)	0.063	18.1 (±2.4)	17.0 (±2.4)	0.969	17.5 (±2.6)	17.4 (±1.9)	19.0 (±1.9)	16.6 (±2.8)	0.044
Stand variables												
CANOP	Mean canopy openness (%)	10.47 (±5.2)	10.27 (±5.4)	0.710	8.65 (±3.8)	12.31 (±6.1)	0.003	8.39 (±3.4)	13.52 (±6.1)	9.02 (±4.4)	11.31 (±6.1)	0.247
DIAM	Diameter of largest trees	66.1 (±12.9)	69.7 (±14.9)	0.718	58.1 (±6.0)	78.6 (±12.2)	0.000	58.6 (±6.3)	77.1 (±12.4)	57.4 (±5.6)	79.9 (±12.3)	0.383
CWD	Deadwood diversity	9.95 (±6.9)	12.24 (±8.1)	1.000	8.00 (±4.9)	14.42 (±8.5)	0.042	8.00 (±5.2)	12.80 (±8.3)	8.00 (±4.7)	15.78 (±8.7)	0.377
Landscape variables												
PROP	Forest proportion (%)	92.3 (±10.8)	87.0 (±13.3)	0.004	86.3 (±13.9)	93.7 (±8.5)	0.319	90.8 (±11.7)	94.5 (±9.2)	79.7 (±14.8)	93.1 (±8.2)	0.082
DIST	Distance to forest edge (m)	226 (±112)	139 (±86)	0.004	174 (±105)	197 (±113)	0.412	215 (±110)	243 (±116)	116 (±62)	159 (±99)	0.743
OCCU	Diversity of soil occupancy	2.51 (±1.1)	3.03 (±0.9)	0.031	2.89 (±1.1)	2.61 (±0.9)	0.574	2.59 (±1.1)	2.40 (±0.9)	3.33 (±0.9)	2.78 (±1.0)	0.458

At each site all herbaceous plants within a 10-m-radius circular subplot were surveyed according to the Braun-Blanquet abundance-dominance methodology. To characterize the entire ground-layer plant community and account for plant phenology, two complete vegetation surveys were done, one in June and one in August 2014, by same observer (PJ).

Epiphytic macrolichens were surveyed on the six largest standing live trees within a 20-m-radius circular plot. Samples were collected mostly on European beech (N trees = 182) and silver fir (N trees = 160), but also in some cases on Norway spruce (N trees = 50), sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) (N trees = 25), common ash (*Fraxinus excelsior*) (N trees = 2) and mountain elm (*Ulmus glabra*) (N trees = 1). The cover percentage of macrolichens on each tree was estimated from the base of the trunk up to a height of 2 m.

1.4.5. Statistical analysis

Analyses were performed with R version 3.2.2 (R Core Team, 2015). We used the presence/absence of saproxylic beetles, springtails, plants and epiphytic macrolichens as dependent variables in the following analysis. Based upon data exploration (Zuur et al., 2010), independent variables with a skewness >1 were log or log+1 transformed to approximate normal distribution. For proportional data, logit transformation was applied (Warton and Hui, 2011).

To determine the response of each species, i.e. probability of presence related to climate, soil, stand and landscape variables, we used logistic regressions (GLM) with a binomial variance function (i.e. logit function for binary responses). To avoid biasing estimates toward a category of environmental variables, we adopted an approach in which sets of models are compared in a symmetric way. Furthermore, to avoid a lack of convergence when fitting the models, low-frequency species (occupied sites < 10 %, n = 359) and high-frequency species (occupied sites > 90 %, n = 22) were discarded. We developed twelve GLMs, plus a null model, that separately tested the individual effect of each environmental variable on species distribution. We first extracted the direction, i.e. positive or negative, of the coefficient and its associated p-value from the linear GLMs. Then, while including the second-order polynomials (i.e. quadratic terms) for each predictor, we modeled the species distribution. We assessed model performance with an information-theoretic approach and extracted, the Akaike information criterion, corrected for small sample sizes, for each model (Burnham and Anderson, 2002). To determine the relative importance of the predictors, we compared i) the sum of the AICc weights, and ii) the number of top-ranking models for each environmental variable (n = 12) and each category of variables, i.e. climate, soil, stand and landscape. Finally, we determined the model that best explained individual species response based on the difference in AICc values (ΔAICc), and considered models with $\Delta\text{AICc} > 4$ to have clearly less support.

To determine the effect of forest continuity and stand maturity on species distribution while controlling for the main environmental variables, we re-ran the same GLMs, adding the related factors. To avoid multicollinearity issues, we built models that considered forest continuity jointly with climate, soil and stand variables only (n = 9) and models that considered stand maturity jointly with climate, soil and landscape variables only (n = 9). To determine whether the inclusion of both continuity and maturity improved the models' predictions, we compared i) the sum of the AICc weights, and ii) the number of top-ranking models solely based on environmental variables, i.e. climate, soil, stand or landscape models (n = 9) with the number of top-ranking models that included either forest continuity (n = 9) or stand maturity (n = 9) factors in addition. For each top-ranking

model, we checked if forest continuity or stand maturity factors were included and if so, we extracted the direction of the associated coefficients. We then identified ancient-forest versus recent-forest species for top-ranking models that included forest continuity as a factor and mature-stand versus overmature-stand species for top-ranking models that included stand maturity as a factor.

Finally, to disentangle the relative importance of forest continuity from that of stand maturity on species distribution, we re-ran all the climate and soil models with either forest continuity or stand maturity factors ($n = 12$). We then compared i) the sum of the AICc weights, and ii) the number of top-ranking models among the forest continuity and stand maturity models.

1.5. Results

Overall, 307 saproxylic beetle species were recorded on the subset of 40 sites; 194 plants, 33 epiphytic macrolichens and 207 springtail MOTUs were recorded on the 70 sites, resulting in a dataset of 741 species. After discarding low- and high-frequency species, 360 species remained (151 saproxylic beetles, 116 springtails, 78 plants, 15 epiphytic macrolichens).

1.5.1. Relative influence of climate, soil, stand and landscape drivers on species distribution

Overall, 67.5 % of the total species number ($n = 243$) were significantly influenced by at least one of the twelve environmental variables tested; 52.3 % of the saproxylic beetles ($n = 79$), 75.8 % of the springtails ($n = 88$), 83.3 % of the plants ($n = 65$) and 73.3 % of the epiphytic macrolichens ($n = 11$). Climate drivers, especially temperature, appeared to globally influence species distribution. Temperature significantly and mostly positively influenced the probability of presence for 19.2 % ($n = 69$) of the total species number. This result was largely due to saproxylic beetles ($n = 30$), which accounted for nearly half of the species affected (Figure 1). Precipitation significantly and mostly positively influenced springtails alone ($n = 19$), while humidity significantly and mostly positively influenced saproxylic beetles alone ($n = 13$). Soil drivers were also of great importance in structuring species distribution, in particular humus form, which significantly influenced 18.1 % ($n = 65$) of all species - both positively and negatively for plants ($n = 8$; $n = 12$) and springtails ($n = 14$; $n = 17$). Soil pH had contrasted effects on springtails, significantly influencing their presence both positively ($n = 8$) and negatively ($n = 11$), while C/N ratio only significantly influenced plants positively ($n = 12$). Stand drivers significantly influenced up to 13.3 % ($n = 48$) of total species distribution. Canopy openness significantly and mostly positively influenced plants ($n = 14$) and macrolichens ($n = 3$). Tree maximum diameter significantly and mostly positively influenced springtails ($n = 14$), but influenced plant presence negatively ($n = 13$). Deadwood diversity significantly and positively influenced saproxylic beetles ($n = 19$). None of the landscape drivers appeared to influence species distribution. Only 6.9 % ($n = 25$) of the total species number responded significantly to one of the three variables tested.

According to GLM relative importance (Figure 2), the distribution of saproxylic beetles (sum of AICc weight, $\sum \text{AICw} = 0.28$), springtails ($\sum \text{AICw} = 0.34$), plants ($\sum \text{AICw} = 0.29$) and epiphytic macrolichens ($\sum \text{AICw} = 0.48$) was most strongly influenced by climate drivers. Model ranking confirmed the importance of climate drivers: 51 species were best explained by temperature ($\Delta \text{AICc} > 4 = 17$), among which 22 saproxylic beetles ($\Delta \text{AICc} > 4 = 7$), 14 plants ($\Delta \text{AICc} > 4 = 6$) and eight macrolichens ($\Delta \text{AICc} > 4 = 4$); and 44 species were best explained by precipitation ($\Delta \text{AICc} > 4 = 28$),

among which 30 springtail ($\Delta AICc > 4 = 17$) (Appendix 3). Soil drivers, in particular pH, predicted the distribution of 37 species well, among which 18 springtail species ($\Delta AICc > 4 = 6$); while stand drivers, and above all deadwood diversity, predicted the distribution of 18 saproxylic beetle species ($\Delta AICc > 4 = 7$) well. Overall, the distribution of 88 species was clearly best-explained by one of the 12 environmental variables tested, i.e. $\Delta AICc > 4$, through the goodness of fit varied between 0.5 % and 45.2 % (McFadden's pseudo- R^2) (Appendix 4).

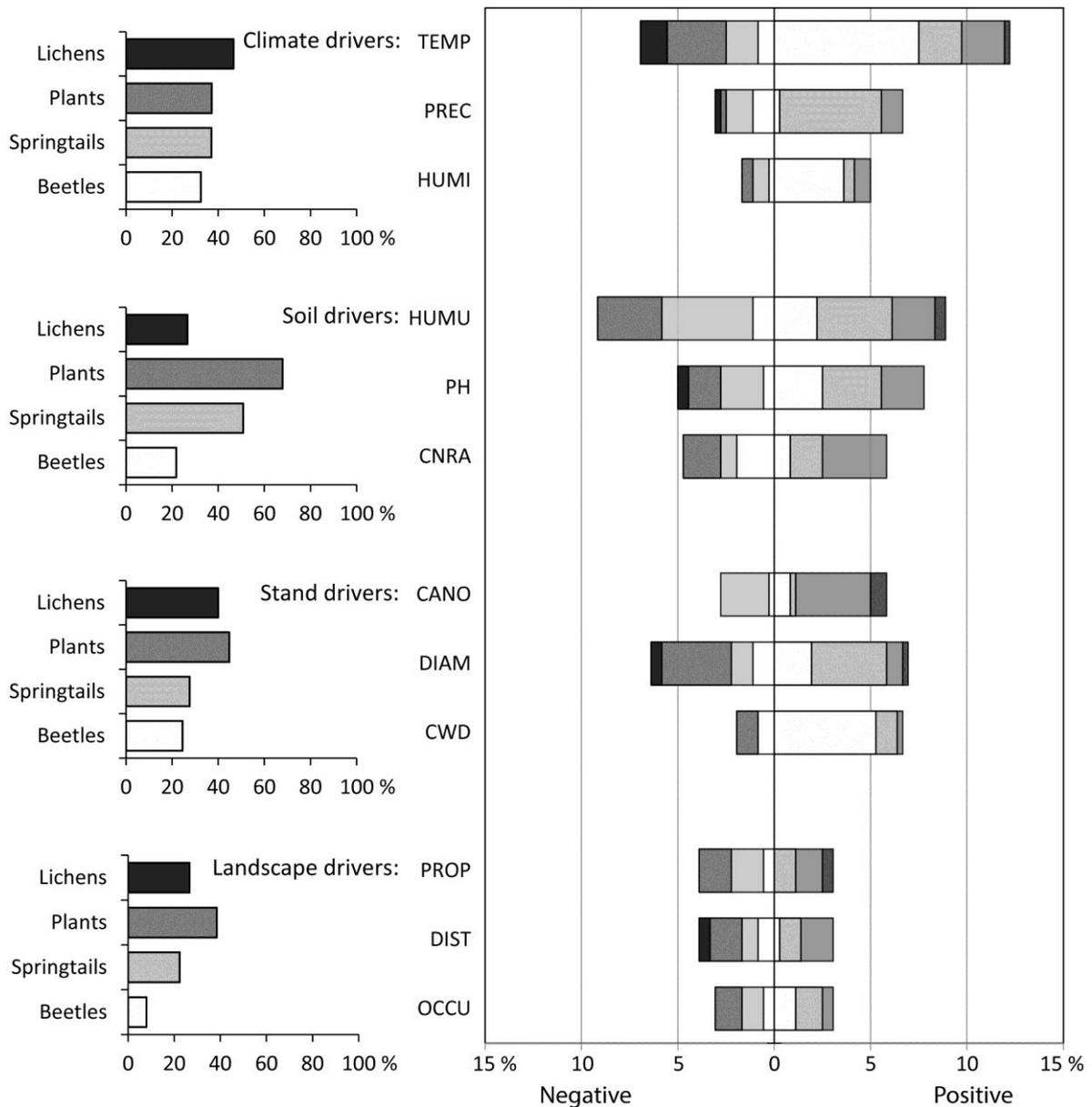


Figure 1. Proportion of saproxylic beetle ($n = 151$), springtail ($n = 116$), plant ($n = 78$) and epiphytic macrolichen ($n = 15$) species significantly influenced by climate, soil, stand and landscape drivers (i.e. p -value < 0.05) plus the direction, i.e. positive or negative, of the coefficients extracted from linear logistic regressions testing the individual effect of 12 environmental variables on species distribution ($n = 360$) (TEMP = temperature, PREC = precipitation, HUMI = humidity, HUMU = humus forms, PH = pH, CNRA = C/N ratio, CANO = canopy openness, DIAM = maximal diameter, CWD = deadwood diversity, PROP = forest proportion, DIST = distance to edge, OCCU = diversity of soil occupancy).

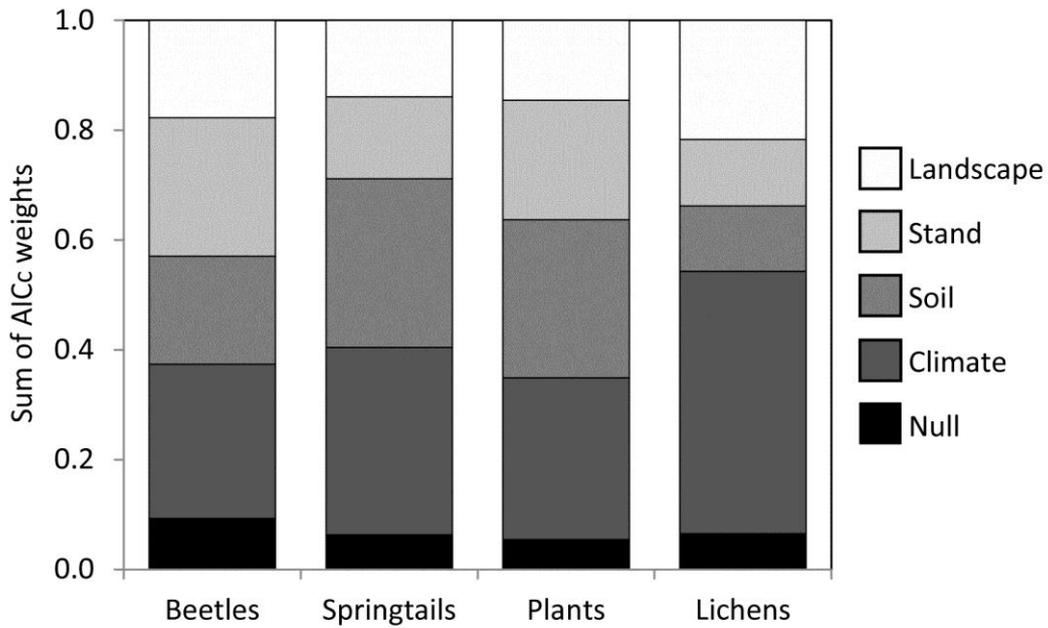


Figure 2. Relative influence of parameters related to climate, soil, stand and landscape on the distribution of saproxylic beetles, springtails, plants and epiphytic macrolichens in the French pre-Alps. Sums of AICc weights are provided for models based on (i) climate variables, i.e. temperature, precipitation and humidity; (ii) soil variables, i.e. humus forms, pH, C/N ratio; (iii) stand variables, i.e. canopy openness, tree maximum diameter, deadwood diversity; and (iv) landscape variables, i.e. proportion of forest, distance to forest edge, diversity of soil occupancy.

1.5.2. Relative influence of forest continuity and stand maturity on species distribution

According to GLM relative importance, the simple models always had a larger sum of AICc weights than any related forest continuity models (Figure 3) or stand maturity models (Figure 4). This indicates that adding forest continuity and stand maturity factors to the models did not increase model performance for most species. Model ranking confirmed the relatively low performance of forest continuity and stand maturity models, as compared to models based on simple environmental variables. Overall, model predictability was improved when accounting for forest continuity for 19.4 % of the species ($n = 70$), with 37 species being more closely associated to recent forests (saproxylic beetles, $n = 17$; springtails, $n = 12$; plants, $n = 7$, epiphytic macrolichens, $n = 1$) and 33 species being more closely associated to ancient forests (saproxylic beetles, $n = 17$; springtails, $n = 7$; plants, $n = 7$, epiphytic macrolichens, $n = 2$) (Appendix 5 & 7). When accounting for stand maturity models, predictability was improved for 25.3 % of the species ($n = 91$), with 28 species being more closely associated to mature stands (saproxylic beetles, $n = 6$; springtails, $n = 11$; plants, $n = 8$, epiphytic macrolichens, $n = 3$) and 63 species being more closely associated to overmature stands (saproxylic beetles, $n = 27$; springtails, $n = 23$; plants, $n = 11$, epiphytic macrolichens, $n = 2$) (Appendix 6 & 8). However, model selection uncertainty remains since only six species were clearly best-explained ($\Delta AICc > 4$) by models accounting for forest continuity, and only seven species by models accounting for stand maturity.

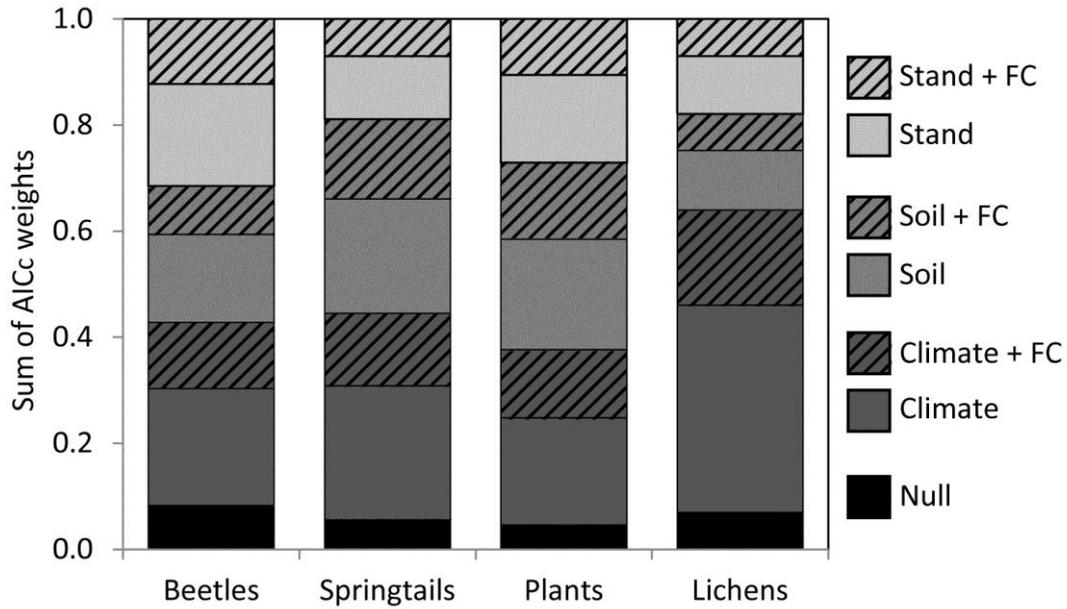


Figure 3. Relative influence of forest continuity (FC) in climate, soil, stand and landscape models on the distribution of saproxylic beetles, springtails, plants and epiphytic macrolichens in the French pre-Alps. Sums of AICc weights are provided for models based on (i) climate variables, i.e. temperature, precipitation and humidity; (ii) climate variables plus forest continuity; (iii) soil variables, i.e. humus forms, pH, C/N ratio; (iv) soil variables plus forest continuity; (v) stand variables, i.e. canopy openness, tree maximal diameter, deadwood diversity; and (vi) stand variables plus forest continuity.

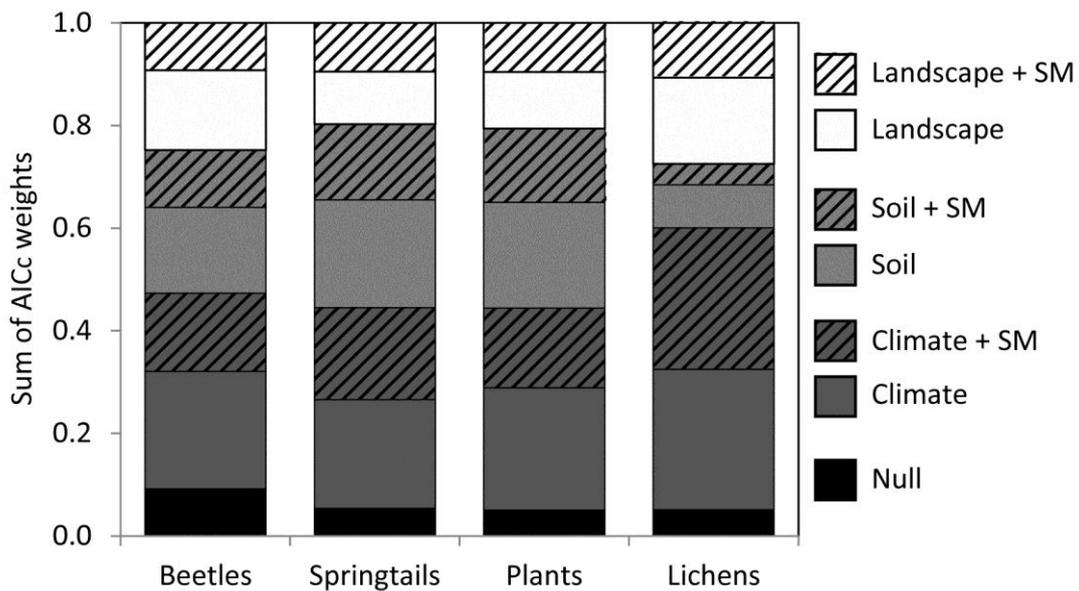


Figure 4. Relative influence of stand maturity (SM) in climate, soil, stand and landscape models on the distribution of saproxylic beetles, springtails, plants and epiphytic macrolichens in the French pre-Alps. Sums of AICc weights are provided for models based on (i) climate variables, i.e. temperature, precipitation and humidity; (ii) climate variables plus stand maturity; (iii) soil variables, i.e. humus forms, pH, C/N ratio; (iv) soil variables plus stand maturity; (v) landscape variables, i.e. proportion of forest, distance to forest edge, diversity of soil occupancy; and (vi) landscape variables plus stand maturity.

1.5.3. Is forest continuity more important than stand maturity for species distribution?

According to GLM relative importance, stand maturity had a slightly more important effect than did forest continuity on overall species distribution. Indeed, saproxylic beetles ($\Sigma\text{AICw} = 0.52$), springtails ($\Sigma\text{AICw} = 0.55$), plants ($\Sigma\text{AICw} = 0.52$) and epiphytic macrolichens ($\Sigma\text{AICw} = 0.58$) were more influenced by stand maturity models. Model ranking confirmed these results, since 164 species were best predicted by forest continuity ($\Delta\text{AICc} > 4 = 8$) and 196 species by stand maturity ($\Delta\text{AICc} > 4 = 8$). Indeed, forest continuity better predicted the distribution of 72 saproxylic beetles ($\Delta\text{AICc} > 4 = 2$), 47 springtails ($\Delta\text{AICc} > 4 = 4$), 40 plants ($\Delta\text{AICc} > 4 = 2$) and 5 macrolichens ($\Delta\text{AICc} > 4 = 0$); while stand maturity successfully predicted the distribution of 79 saproxylic beetles ($\Delta\text{AICc} > 4 = 3$), 69 springtails ($\Delta\text{AICc} > 4 = 2$), 38 plants ($\Delta\text{AICc} > 4 = 2$) and ten macrolichens ($\Delta\text{AICc} > 4 = 1$).

1.6. Discussion

Our results clearly show that the distribution of saproxylic beetles, springtails, plants and epiphytic macrolichens was more influenced by site-specific characteristics than by forest continuity or stand maturity in temperate mountain forests. Though we did find an overall negative effect of present human-induced environmental conditions on species distribution, the effect of climate and soil drivers was far more important in explaining the probability of presence for numerous species. Furthermore, we found that past land-use occupancy had almost no legacy effect on current species distribution.

1.6.1. Climate and soil drivers mainly influence species distribution

In temperate mountain forests, the probability of presence for numerous species was best explained by climate drivers, above all temperature, which had an overall positive effect, particularly for insects. The importance of climate drivers on species distribution is well-known, although these drivers are more likely to act on large scales with broad geographical gradients (Hawkins et al., 2003). However, in mountain areas, altitude and exposure exacerbate climatic differences, and substantial changes can be found over small distances. It has been shown that saproxylic beetle richness increases with temperature at both macroclimatic and microclimatic scales, and that the effect of temperature may compensate for a lower availability of deadwood (Müller et al., 2015; Seibold et al., 2016). These findings are in accordance with the species-energy hypothesis which predicts that, at a constant area, an increase in the amount of available energy may increase species diversity (Wright, 1983). In addition to climatic drivers, edaphic drivers broadly influence plant and springtail species distribution in our study. Though far from being a new insight - indeed, numerous studies have already pointed out the importance of pH or humus forms for both plants (e.g. Dubuis et al., 2013; Michaelis et al., 2016) and springtails (e.g. Korboulewsky et al., 2016; Salmon et al., 2006) - our results confirm the importance of accounting for, or at least controlling for, soil properties when modeling species distribution. Indeed, even at a local scale and under climatically and lithologically homogeneous conditions (such as in the beech-fir montane forests in the Northern French calcareous pre-Alps), important variations in site-specific characteristics can occur. Since a substantial proportion of the variation in species distribution is likely to be due to inherent soil and climate properties, focusing only on the influence of stand structure and composition when analyzing species distribution patterns may result in misleading conclusions. Although we did find stand drivers that were key parameters in explaining distribution patterns for some taxonomic groups (e.g.

deadwood diversity for saproxylic beetles and canopy openness for plants and epiphytic macrolichens), these drivers were overall of lower importance than climate and soil drivers. This was all the truer for landscape drivers, whose predictive capability was very low. It should nevertheless be remembered that we calculated landscape metrics at a single scale (500 m) for all taxa; the possibility that species distribution may be better explained by other landscape drivers at other spatial scales should not be ruled out. Landscape drivers may also have lacked influence in our models due to the relative homogeneity of the Northern Alps forest landscapes, i.e. most of the sites were embedded in unfragmented and forest-dominated landscapes. Overall, since none of the taxonomic groups involved showed a clear relationship with any one specific environmental variable, our results, in accordance with previous studies (Bernhardt-Römermann et al., 2015; Dubuis et al., 2013; Wang et al., 2009; Zellweger et al., 2015), stress that species distribution is above all influenced by a convergence of multiple drivers acting at different scales, among which site-specific characteristics are fundamental.

1.6.2. Forest continuity and stand maturity are of secondary importance for species distribution

Surprisingly, the distribution of relatively few species was influenced by forest continuity. Even though forest continuity was found to be a fundamental driver of plant assemblages in temperate forests (Flinn and Vellend, 2005; Hermy and Verheyen, 2007), distribution for only 14 plant species was best explained by models accounting for forest continuity in our mountainous area. However, we did reveal a concordance between the plant species we found to be more closely associated to ancient or recent forests and previously published lists (Bergès et al., 2016; Dupouey et al., 2002; Hermy et al., 1999; Sciama et al., 2009). For example, *Galium odoratum*, *Lamium galeobdolon* and *Dryopteris filix-mas* were more present in our ancient forests and *Crataegus monogyna*, *Hedera helix* and *Brachypodium sylvaticum* were more present in recent forests. For saproxylic beetles and microlichens, no official lists exist, thus making comparison difficult. However, for saproxylic beetles, our results indicate that *Cerylon ferrugineum* is closely related to ancient forests, thereby contradicting previous findings (Brin et al., 2016). We also found that the flightless species *Acalles micros* was closely related to recent forests, thereby contradicting the assumption that apterous weevil species are dispersal-limited and are good indicators of forest continuity (Buse, 2012). For springtails, only one MOTU was more closely associated to ancient forests, while no epiphytic macrolichens showed any clear preference for either ancient or recent forests. Overall, we found relatively few differences between ancient and recent forests, thus indicating that most of the species were able to disperse and successfully colonize newly established forests. Moreover, our models based solely on environmental variables performed better, most of the time, than did related forest continuity models, and this may indicate that the legacy effect of past land-use occupancy generally reported (Buse, 2012; Fritz et al., 2008a; Gossner et al., 2008; Naaf and Kolk, 2015; Verheyen et al., 2003) has only a limited influence on species distribution in temperate mountain forests. Those results are in accordance with Ohlson et al. (1997) who demonstrated that habitat quality is a stronger determinant of forest multi-taxa response than long-term continuity in boreal conditions. This suggests that past human-induced environmental changes have only a few long-lasting effects and that the habitat quality of ancient and recent forests can be regarded as equivalent.

Stand maturity had an overall positive effect on species distribution, with more species being present in overmature stands than in mature stands. This positive effect is in line with current knowledge on the importance of old-growth forest attributes for biodiversity (Paillet et al., 2009), and highlights the role played by niche processes in structuring biodiversity patterns. Among the four taxonomic groups studied, saproxylic beetles and springtails were most influenced by stand maturity. Saproxylic beetles are inherently associated to deadwood availability and diversity (e.g. Janssen et al., 2016; Lassauce et al., 2011), which is likely to increase with stand maturity (Meyer and Schmidt, 2011; Vandekerckhove et al., 2009). Hence, it is logical that for the probability of presence for numerous saproxylic species, e.g. *Denticollis linearis* and *Glischrochilus quadripunctatus*, to increase in overmature stands. However, for springtails, our results were more surprising, since stand drivers are usually reported to be of secondary importance compared to soil drivers (Korboulewsky et al., 2016). The positive effect of stand may be related to indirect modifications in the litter layer or resource availability such as soil water content, in relation to changes in stand structure and composition with maturity (Barbier et al., 2008). Conversely, plants and epiphytic macrolichens were less influenced by stand maturity, confirming the absence of clear trend previously reported between plant distribution and stand maturity (Duguid and Ashton, 2013; Paillet et al., 2009). This was particularly surprising for epiphytic macrolichens, since numerous studies have pointed out a more direct link between larger, older trees and lichen distribution (Fritz et al., 2008b; Nascimbene et al., 2009). The lack of a stand maturity influence on macrolichens may be due to the relative homogeneity of habitat quality, from the epiphytic macrolichens point of view, between mature and overmature stands in the Alps resulting from non-intensive management practices (Nascimbene et al., 2013). Overall, our results show that species distribution was more obviously influenced by environmental drivers, despite a globally positive effect of stand maturity. Indeed, within our relatively homogeneous montane beech-fir forests, the probability of presence for numerous species did not increase when stand maturity was accounted for in models. This indicates that present human-induced environmental conditions do not seem to impede the establishment of most species in forest stands and that the drivers of species distribution in temperate mountain forests are mostly related to abiotic conditions.

1.7. Conclusion

Improving forest management practices for biodiversity conservation requires sound knowledge of the impact of human activities as well as of the effect of general environmental drivers. By using a historical approach that enabled us to disentangle the effect of past from present human-induced environmental changes, we show that forest continuity had marginal influence on current species distribution and that more specifically, stand maturity influenced species associated to key forest attributes such as deadwood for saproxylic beetles. However, when compared to environmental drivers, past and present human activities had a fairly limited influence on biodiversity in the temperate mountain forests we studied. Hence, we show that climatic and edaphic conditions mainly influenced species distribution, though the relative importance of these environmental drivers varied among taxonomic groups. These variations confirm the limited congruency among taxa (Westgate et al., 2014) and highlight the differences in the functional adaptation of saproxylic beetles, springtails, plants and epiphytic macrolichens to forest ecological conditions (Zellweger et al., 2015). However, it should be kept in mind that we did not test all of the captured species for sample size reasons; some specialist species of ancient forests or overmature stands may have been among the untestable species. Indeed, for saproxylic beetles, high-frequency

species are often the ones that have high reproduction and dispersal abilities (e.g. bark beetles), while low-frequency species are often the ones with low fertility and dispersal abilities, ones that are dependent on the availability of long-lasting habitats, like cavities with mould (Müller et al., 2014).

Biodiversity conservation in temperate mountain forests would undoubtedly benefit from the extension of the production cycle (Bauhus et al., 2009). However, our results point out the importance of site-specific characteristics in determining species occurrence. The lack of influence stand and landscape structures seem to have on species distribution may be related to the favorable ecological context of alpine forests (Barbati et al., 2014; Paillet et al., 2015); where unfragmented, forest-rich landscapes and lower management intensity (i.e. selective cutting) has resulted in an adequate supply of generally high-quality habitat for most species. In this ecological context, we underline the need to account for climatic and edaphic conditions when analyzing patterns of species distribution, and also when designating areas of conservation interest, i.e. not only restrict their location in high altitudes and/or on shallow soils.

1.8. Acknowledgements

We thank Eugénie Cateau, Gilles Favier, Sophie Labonne, Fanny Lebagousse, Carl Moliard and Pascal Tardif for their help in the field. We are grateful to Stéphane Bec, Frédéric Boyer, Delphine Rioux, Amélie Saillard and Pierre Taberlet from LECA for their help with springtail dataset acquisition and to Hervé Brustel, Olivier Courtin, Julien Delnatte, Julien Haran, Thierry Noblecourt and Olivier Rose for assisting with the taxonomic identification of saproxylic beetles. We also thank Vicki Moore for correcting the English manuscript. Financial support was provided by IRSTEA, by “Zone Atelier Alpes” and by Labex OSUG@2020 (ANR10 LABX56).

1.9. References

- Barbati, A., Marchetti, M., Chirici, G., Corona, P., 2014. European forest types and forest Europe SFM indicators: tools for monitoring progress on forest biodiversity conservation. *For. Ecol. Manag.* 321, 145–157.
- Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. *For. Ecol. Manag.* 254, 1–15.
- Bauhus, J., Puettmann, K., Messier, C., 2009. Silviculture for old-growth attributes. *For. Ecol. Manag.* 258, 525–537.
- Bergès, L., Avon, C., Arnaudet, L., Archaux, F., Chauchard, S., Dupouey, J.-L., 2016. Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understory plant communities in a reforestation context. *Divers. Distrib.* 22, 3–16.
- Bernhardt-Römermann, M., Baeten, L., Craven, D., De Frenne, P., Hédl, R., Lenoir, J., Bert, D., Brunet, J., Chudomelová, M., Decocq, G., Dierschke, H., Dirnböck, T., Dörfler, I., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Jaroszewicz, B., Keczyński, A., Kelly, D.L., Kirby, K.J., Kopecký, M., Macek, M., Máliš, F., Mirtl, M., Mitchell, F.J.G., Naaf, T., Newman, M., Peterken, G., Petřík, P., Schmidt, W., Standovár, T., Tóth, Z., Calster, H.V., Verstraeten, G., Vladovič, J., Vild, O., Wulf, M., Verheyen, K., 2015. Drivers of temporal changes in temperate forest plant diversity vary across spatial scales. *Glob. Change Biol.* 21, 3726–3737.

- Bouget, C., Lassauce, A., Jonsell, M., 2012. Effects of fuelwood harvesting on biodiversity — a review focused on the situation in Europe. *Can. J. For. Res.* 42, 1421–1432.
- Boyer, F., Mercier, C., Bonin, A., Le Bras, Y., Taberlet, P., Coissac, E., 2016. OBITOOLS: a UNIX-inspired software package for DNA metabarcoding. *Mol. Ecol. Resour.* 16, 176–182.
- 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.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. Springer-Verlag, New York.
- Buse, J., 2012. “Ghosts of the past”: flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. *J. Insect Conserv.* 16, 93–102.
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M.H., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vie, J.-C., Watson, R., 2010. Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science* 328, 1164–1168.
- De Frenne, P., Baeten, L., Graae, B.J., Brunet, J., Wulf, M., Orczewska, A., Kolb, A., Jansen, I., Jamoneau, A., Jacquemyn, H., Hermy, M., Diekmann, M., De Schrijver, A., De Sanctis, M., Decocq, G., Cousins, S.A.O., Verheyen, K., 2011. Interregional variation in the floristic recovery of post-agricultural forests: Recovery of post-agricultural forest. *J. Ecol.* 99, 600–609.
- Dittrich, S., Hauck, M., Jacob, M., Rommerskirchen, A., Leuschner, C., 2013. Response of ground vegetation and epiphyte diversity to natural age dynamics in a Central European mountain spruce forest. *J. Veg. Sci.* 24, 675–687.
- Dubuis, A., Giovanettina, S., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Guisan, A., 2013. Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables. *J. Veg. Sci.* 24, 593–606.
- Duguid, M.C., Ashton, M.S., 2013. A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *For. Ecol. Manag.* 303, 81–90.
- Dupouey, J.-L., Sciama, D., Koerner, W., Dambrine, É., Rameau, J.-C., 2002. La végétation des forêts anciennes. *Rev. For. Fr.* 6, 521–532.
- Durand, Y., Brun, E., Mérindol, L., Guyomarc’h, G., Lesaffre, B., Martin, E., 1993. A meteorological estimation of relevant parameters for snow models. *Ann. Glaciol.* 18, 65–71.
- EEA, 2010. Europe’s ecological backbone: recognising the true value of our mountains (EEA Report No. No 6/2010). European Environment Agency, Copenhagen.
- FAO, 2015. Global Forest Resources Assessment 2015: Desk reference. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.

- Flinn, K.M., Vellend, M., 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Front. Ecol. Environ.* 3, 243–250.
- Forest Europe, 2015. State of Europe's forests. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe.
- Fritz, Ö., Gustafsson, L., Larsson, K., 2008a. Does forest continuity matter in conservation? – A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biol. Conserv.* 141, 655–668.
- Fritz, Ö., Niklasson, M., Churski, M., 2008b. Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Appl. Veg. Sci.* 12, 93–106.
- Gellrich, M., Baur, P., Koch, B., Zimmermann, N.E., 2007. Agricultural land abandonment and natural forest re-growth in the Swiss mountains: A spatially explicit economic analysis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 118, 93–108.
- Gerlach, J., Samways, M., Pryke, J., 2013. Terrestrial invertebrates as bioindicators: an overview of available taxonomic groups. *J. Insect Conserv.* 17, 831–850.
- Gossner, M.M., Engel, K., Jessel, B., 2008. Plant and arthropod communities in young oak stands: are they determined by site history? *Biodivers. Conserv.* 17, 3165–3180.
- Gustafsson, L., Baker, S.C., Bauhus, J., Beese, W.J., Brodie, A., Kouki, J., Lindenmayer, D.B., Lohmus, A., Pastur, G.M., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, W.J.A., Wayne, A., Franklin, J.F., 2012. Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests: A World Perspective. *BioScience* 62, 633–645.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guégan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E., Turner, J.R., 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84, 3105–3117.
- Hermý, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., Lawesson, J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biol. Conserv.* 91, 9–22.
- Hermý, M., Verheyen, K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecol. Res.* 22, 361–371.
- Hilmo, O., Såstad, S.M., 2001. Colonization of old-forest lichens in a young and an old boreal *Picea abies* forest: an experimental approach. *Biol. Conserv.* 102, 251–259.
- Janssen, P., Cateau, E., Fuhr, M., Nusillard, B., Brustel, H., Bouget, C., 2016. Are biodiversity patterns of saproxylic beetles shaped by habitat limitation or dispersal limitation? A case study in unfragmented montane forests. *Biodivers. Conserv.* 25, 1167–1185.
- Kaplan, J.O., Krumhardt, K.M., Zimmermann, N., 2009. The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe. *Quat. Sci. Rev.* 28, 3016–3034.
- Korboulewsky, N., Perez, G., Chauvat, M., 2016. How tree diversity affects soil fauna diversity: A review. *Soil Biol. Biochem.* 94, 94–106.

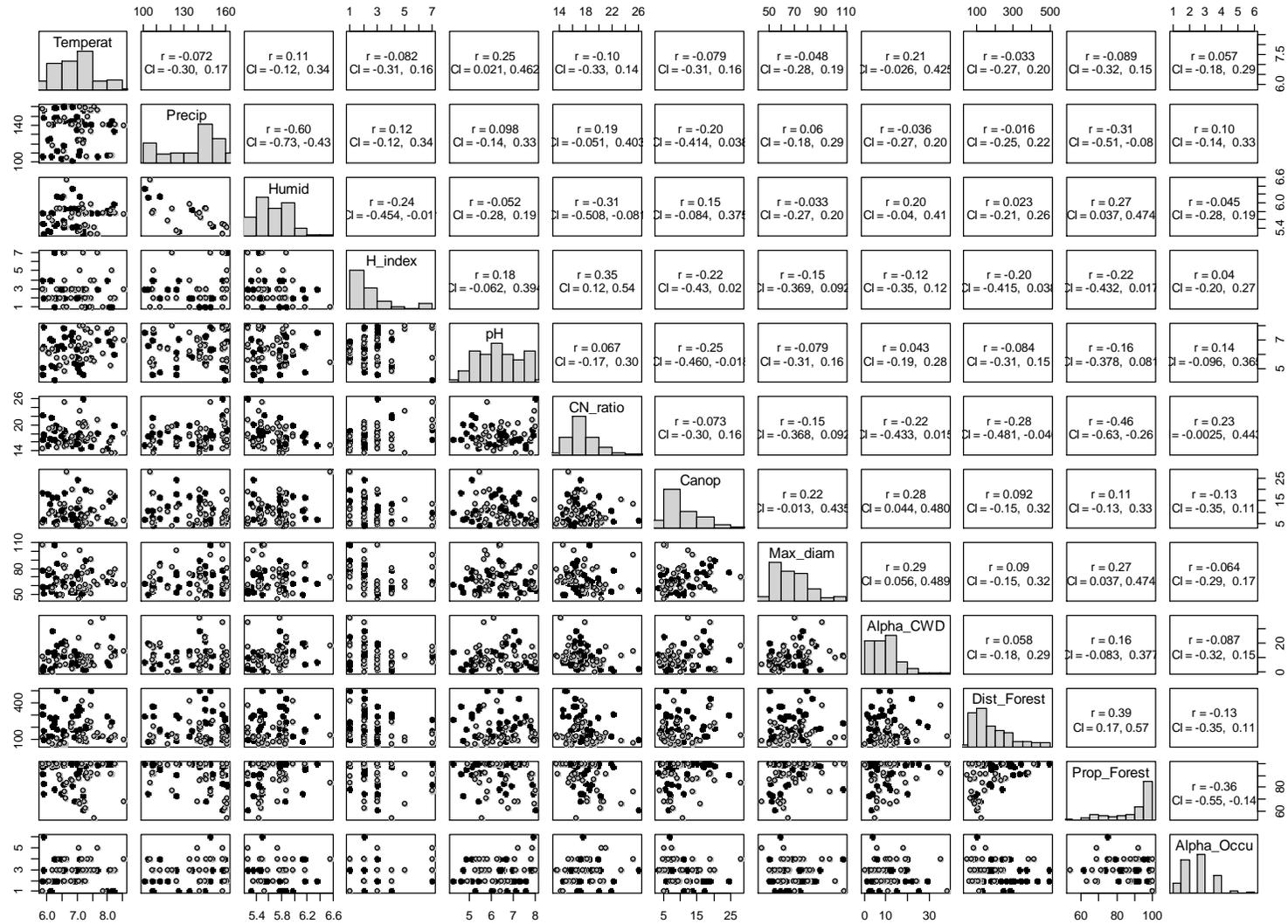
- Kozak, J., 2003. Forest Cover Change in the Western Carpathians in the Past 180 Years: A Case Study in the Orawa Region in Poland. *Mt. Res. Dev.* 23, 369–375.
- Kunstler, G., Albert, C.H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G., Zimmermann, N.E., Coomes, D.A., 2011. Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients: Importance and intensity of tree competition. *J. Ecol.* 99, 300–312.
- 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.
- Lewandowski, A.S., Noss, R.F., Parsons, D.R., 2010. The Effectiveness of Surrogate Taxa for the Representation of Biodiversity. *Conserv. Biol.* 24, 1367–1377.
- Mather, A.S., Fairbairn, J., Needle, C.L., 1999. The course and drivers of the forest transition: the case of France. *J. Rural Stud.* 15, 65–90.
- Meyer, P., Schmidt, M., 2011. Accumulation of dead wood in abandoned beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in northwestern Germany. *For. Ecol. Manag.* 261, 342–352.
- Michaelis, J., Pannek, A., Diekmann, M., 2016. Soil pH limits of forest vascular plants determine range size and threat level. *J. Veg. Sci.* 27, 535–544.
- Müller, J., Brustel, H., Brin, A., Bussler, H., Bouget, C., Obermaier, E., Heidinger, I.M.M., Lachat, T., Förster, B., Horak, J., Procházka, J., Köhler, F., Larrieu, L., Bense, U., Isacsson, G., Zapponi, L., Gossner, M.M., 2015. Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. *Ecography* 38, 499–509.
- Müller, J., Jarzabek-Müller, A., Bussler, H., Gossner, M.M., 2014. Hollow beech trees identified as keystone structures for saproxylic beetles by analyses of functional and phylogenetic diversity. *Anim. Conserv.* 17, 154–162.
- Naaf, T., Kolk, J., 2015. Colonization credit of post-agricultural forest patches in NE Germany remains 130–230years after reforestation. *Biol. Conserv.* 182, 155–163.
- Nascimbene, J., Dainese, M., Sitzia, T., 2013. Contrasting responses of epiphytic and dead wood-dwelling lichen diversity to forest management abandonment in silver fir mature woodlands. *For. Ecol. Manag.* 289, 325–332.
- Nascimbene, J., Marini, L., Motta, R., Nimis, P.L., 2009. Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodivers. Conserv.* 18, 1509–1522.
- Ohlson, M., Söderström, L., Hörnberg, G., Zackrisson, O., Hermansson, J., 1997. Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. *Biol. Conserv.* 81, 221–231.
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjalten, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.-J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastià, M.-T., Schmidt, W., Standovár, T., Tóthmérész, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Virtanen, R., 2009. Biodiversity Differences between Managed and

- Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conserv. Biol.* 24, 101–112.
- 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. Manag.* 346, 51–64.
- Ponge, J.-F., Chevalier, R., 2006. Humus Index as an indicator of forest stand and soil properties. *For. Ecol. Manag.* 233, 165–175.
- QGIS Development Team, 2015. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Salmon, S., Mantel, J., Frizzera, L., Zanella, A., 2006. Changes in humus forms and soil animal communities in two developmental phases of Norway spruce on an acidic substrate. *For. Ecol. Manag.* 237, 47–56.
- Sciama, D., Augusto, L., Dupouey, J.-L., Gonzalez, M., Domínguez, C.M., 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *For. Ecol. Manag.* 258, 600–608.
- Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Büche, B., Szallies, A., Thorn, S., Ulyshen, M.D., Müller, J., 2016. Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *J. Appl. Ecol.* 53, 934–943.
- Siddig, A.A.H., Ellison, A.M., Ochs, A., Villar-Leeman, C., Lau, M.K., 2016. How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in *Ecological Indicators*. *Ecol. Indic.* 60, 223–230.
- Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G., 2012. *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Taberlet, P., Prud'Homme, S.M., Campione, E., Roy, J., Miquel, C., Shehzad, W., Gielly, L., Rioux, D., Choler, P., Clément, J.-C., Melodelima, C., Pompanon, F., Coissac, E., 2012. Soil sampling and isolation of extracellular DNA from large amount of starting material suitable for metabarcoding studies. *Mol. Ecol.* 21, 1816–1820.
- Vandekerkhove, K., De Keersmaecker, L., Menke, N., Meyer, P., Verschelde, P., 2009. When nature takes over from man: Dead wood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-western and Central Europe. *For. Ecol. Manag.* 258, 425–435.
- Vellend, M., Brown, C.D., Kharouba, H.M., McCune, J.L., Myers-Smith, I.H., 2013. Historical ecology: Using unconventional data sources to test for effects of global environmental change. *Am. J. Bot.* 100, 1294–1305.
- Verheyen, K., Guntenspergen, G.R., Biesbrouck, B., Hermy, M., 2003. An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. *J. Ecol.* 91, 731–742.

- Wang, X., Fang, J., Sanders, N.J., White, P.S., Tang, Z., 2009. Relative importance of climate vs local factors in shaping the regional patterns of forest plant richness across northeast China. *Ecography* 32, 133–142.
- Warton, D.I., Hui, F.K., 2011. The arcsine is asinine: the analysis of proportions in ecology. *Ecology* 92, 3–10.
- Westgate, M.J., Barton, P.S., Lane, P.W., Lindenmayer, D.B., 2014. Global meta-analysis reveals low consistency of biodiversity congruence relationships. *Nat. Commun.* 5, 1–8.
- Wolters, V., Bengtsson, J., Zaitsev, A.S., 2006. Relationship among the species richness of different taxa. *Ecology* 87, 1886–1895.
- Wright, D.H., 1983. Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. *Oikos* 41, 496.
- Zellweger, F., Braunisch, V., Morsdorf, F., Baltensweiler, A., Abegg, M., Roth, T., Bugmann, H., Bollmann, K., 2015. Disentangling the effects of climate, topography, soil and vegetation on stand-scale species richness in temperate forests. *For. Ecol. Manag.* 349, 36–44.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S., 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems: Data exploration. *Methods Ecol. Evol.* 1, 3–14.

1.10. Appendix

Appendix 1. Correlation matrix of climate, soil, stand and landscape variables used to model saproxylic beetles, springtails, plants and epiphytic lichens distribution in the French pre-Alps (r = Pearson product-moment correlation coefficient, CI = confidence interval, black dot = ancient forest sites, grey dot = recent forest sites).



Appendix 2. Springtail assessment by environmental DNA metabarcoding

A. DNA extraction

In each site, two semi-circular 10-m-radius plots were established. Within each semi-circular plot one composite soil samples of 25 soil cores (10-cm depth) were collected in September 2015 and pooled together. To avoid cross-contamination, coring sampler were sterilized between sites using flame cleaning and, to avoid DNA degradation before extraction, soil samples were dehydrated using silica gel. For each soil composite sample (n = 140), soil extracellular DNA was isolated in November 2015 following Taberlet et al. (2012) protocol. Extraction was performed using the NucleoSpin® Soil isolation kit (Macherey-Nagel, Düren, Germany), skipping the lysis step and following manufacturer's instructions.

B. DNA amplification

To assess springtail communities we used a primer pair targeting a region of the 16S rRNA gene: COLA 5' ACGCTGTTATCCCTWAGG 3'; COLB 5' GACGATAAGACCCTWTAGA 3' rendering amplicons of 150 nt (Bec et al. 2016). All primers were extended by sample specific tags of 8 nt length to allow parallel sequencing of multiple samples.

PCR amplifications were carried out in 30µL reaction volumes - containing 2 µL of DNA extract, 1 U of AmpliTaq® Gold DNA Polymerase (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA), 10 mM Tris-HCl, 50 mM KCl, 2 mM of MgCl₂, 0.2 mM of each dNTP, 0.25 µM of each primer and 0.005 mg of bovine serum albumin (BSA; Roche Diagnostic, Basel, Switzerland). PCR reactions were run for 45 cycles at 95°C for 30s, 55°C for 30s and 72°C for 1 min, followed by a final extension step at 72°C for 7 min. The PCR products were purified with MinElute(r) PCR Purification kit (Qiagen). For each sample, three PCR replicates were carried out leading to 420 samples (6 per site).

The library construction and sequencing of these samples (Illumina HiSeq 2500 platform, 2 x 100 bp, paired-end reads) were carried out at Fasteris (Geneve, Switzerland).

C. Bioinformatics processing of raw sequences

High-throughput sequencing (next-generation sequencing, NGS) data were treated using the OBITools package (Boyer et al. 2016), freely available at:

<https://git.metabarcoding.org/obitools/obitools/wikis/home>.

Following the data analysis pipeline proposed in Boyer et al. (2016), we performed :

(1) - Pairwise assembly of Illumina paired-end reads using “*Illuminapairedend*” program.

Paired-end approach relies on the alignment and the merger of the forward and reverse reads, which correspond to the same DNA fragment, to reconstruct the full-length amplicon consensus sequence.

(2) - Assigination of reads to samples using “*ngsfilter*” program.

Because PCR products were mixed together, each sequence needs to be re-assigned to its original sample. The program identifies the 8nt tags and primer pair used for labelling each PCR

product, sort sequences accordingly and thereby assigned sequences to their original sample. Since no mismatches are allowed in tags identifying samples, chimeric sequences are easily identified and discarded. Information concerning the experiment, sample, primers, tags and sequence length were added as attributes in the sequence header using “*Obiannotate*” program. Finally, tags were removed in order to get barcode sequences.

(3) - Dereplicate reads into unique sequences using “*Obiuniq*” program.

Because the same DNA molecule can be sequenced several times, it is convenient to work with unique sequences instead of reads. The program compares and groups’ strictly identical reads within each PCR sample and provide for each group (i.e. sequence) a count of reads in the original dataset.

(4) - Denoising the sequence dataset

All sequences assigned to their corresponding samples are not biologically meaningful. Some of these can contains possible amplification and/or sequencing errors. After some statistics on sequence length and count (*obistat* program) we discard short (length < 75 bp) and rare (count < 10) sequences and then sequence variant that likely correspond to artifacts. (Figure S1).

(5) - Clustering quasi-identical sequences using “*Sumaclus*” program.

We furthermore use the “*Sumaclus*” program (Mercier et al. 2013) to: (a) detect and delete amplification/sequencing errors deriving from ‘true’ sequences; (b) cluster similar sequences into molecular operational taxonomic unit (MOTU). This was done based on both the number of errors (i.e. the number of erroneous sequences as compared to the true sequence) and the relative abundance of each sequence (i.e. number of count). Following this, sequences that differed from true sequences by two errors or more and that were represented by a number of count < 20 % were considered as PCR error and discarded; sequences that differed from true sequences by two errors or more and that were represented by a number of count > 20 % were considered as another MOTUs. Finally, we only kept the center of the clustered sequences using “*Obigrep*” program.

(6) – Taxonomic assignation.

Resulting MOTUs were finally assigned to relevant taxonomic groups, based on putative barcodes extracted from the EMBL (release 126, available on <ftp://ftp.ebi.ac.uk/pub/databases/embl/release/>). The reference barcodes were extracted using in silico PCR performed with “*ecoPCR*” (Ficetola et al. 2010) using the COLA and COLB primers and allowing up to 3 mismatch between primers and hybridization sites. The taxonomic assignment was based on global alignments of the barcodes against the reference barcodes (ecotag script of the OBITools package).

Given that taxonomic databases are still largely deficient for this taxa group, we deleted MOTUs assigned to irrelevant taxonomic groups (e.g. insecta) and conserved MOTUs assigned to collembola and relevant superior taxonomic groups (e.g. arthropoda).

D. Quality control and basic filtering

As high-throughput sequencing can be biased by contamination and/or stochasticity during laboratory process, we performed further quality controls and treatments using R (R Core Team 2015).

(1) – In order to evaluate the validity of the experiment, i.e. the degree of contamination due to reagent or between samples, we added 24 positive controls samples, 22 negative controls samples and 38 blanks samples to our 140 soil samples before DNA extraction (Figure S2). Then, after DNA amplification, we verified that the three most abundance sequences in positive controls samples matched the three sequences added. Furthermore, we checked for the presence, in high proportion, of sequences in negative controls and blanks samples. Because those sequences (n = 2) were considered as potential contaminant we removed them.

(2) – As it is often difficult to disentangle rare MOTUs from potential errors at low abundance, we adopted a conservative approach and removed sequences that were < 5 % in frequency in all analyzed samples. We then checked for the presence of remaining sequences in control samples.

(3) – In order to determine if there are significant differences among communities resulting from (a) different DNA extractions of the same sample (i.e. three PCR/sample) and (b) different samples of the same site (i.e. two sample/site), we performed PERMANOVA (Anderson and Walsh 2013). Similarity among communities was evaluated using the Sørensen-Dice distance and significance of the PERMANOVA was assessed through 999 random permutations using “*vegan*” package (Oksanen et al. 2013). To visualize if (a) DNA extractions of the same sample and (b) samples of the same site, clustered together, we used hierarchical cluster analysis (Ward method) based on the three first axis of a principal component analysis, using “*ade4*” package (Dray and Dufour 2007).

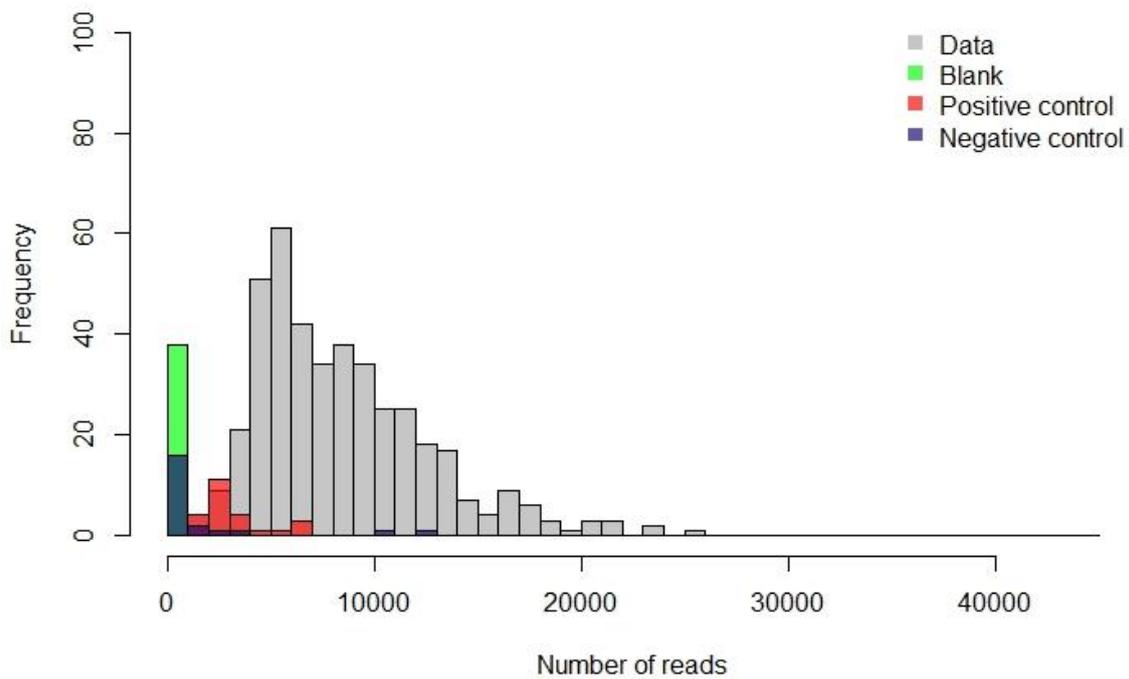


Figure S1. Relationship between the number of reads and the number of sequences (dot) and between the sequence length and the number of reads (line) in the original dataset.

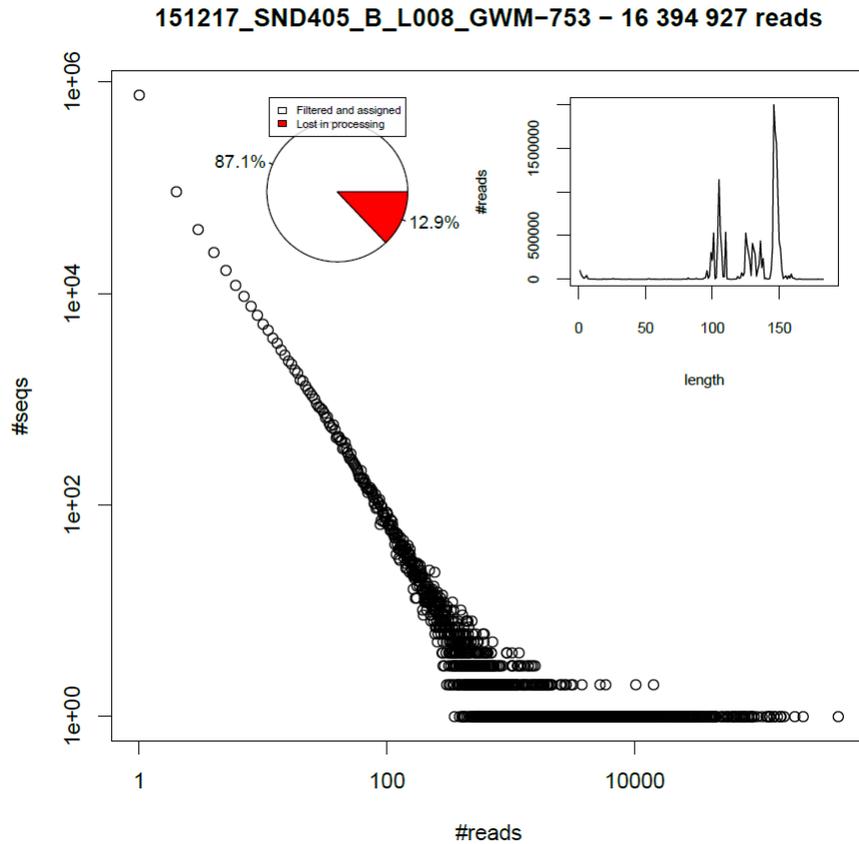


Figure S2. Relationship between the number of reads and the frequency of sequences in the clustered dataset.

- Anderson, M. J. and Walsh, D. C. 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? - *Ecol. Monogr.* 83: 557–574.
- Boyer, F. et al. 2016. OBITOOLS: a UNIX-inspired software package for DNA metabarcoding. - *Mol. Ecol. Resour.* 16: 176–182.
- Dray, S. and Dufour, A. B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. - *J. Stat. Softw.* 22: 1–20.
- Ficetola, G. F. et al. 2010. An In silico approach for the evaluation of DNA barcodes. - *BMC Genomics* 11: 1–10.
- Mercier, C. et al. 2013. SUMATRA and SUMACLUST: fast and exact comparison and clustering of sequences.
- Oksanen, J. et al. 2013. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-10.
- R Core Team 2015. R: A language and environment for statistical computing. - R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Appendix 3. Number of top-ranking models and delta AIC_c associated (ΔAIC_c), for each environmental variable, predicting the distribution of saproxylic beetles, springtails, plants and epiphytic lichens in the French pre-Alps.

Type	Model	Beetles		Springtails		Plants		Lichens	
		ΔAIC_c							
		< 4	> 4	< 4	> 4	< 4	> 4	< 4	> 4
Null	Null	12	0	7	0	3	0	0	0
Climate	Temperature	15	7	7	0	8	6	4	4
Climate	Precipitation	7	2	13	17	2	3	0	0
Climate	Humidity	11	3	4	0	2	1	0	0
Soil	Humus forms	2	1	14	2	9	0	0	0
Soil	pH	10	3	12	6	4	2	0	0
Soil	C/N ratio	9	1	3	0	5	5	1	0
Stand	Canopy openness	1	0	5	1	7	2	0	0
Stand	Tree maximal diameter	20	2	6	2	5	1	1	0
Stand	Deadwood diversity	11	7	2	0	1	1	0	0
Landscape	Forest proportion	3	1	2	0	2	1	2	0
Landscape	Distance to forest edge	11	3	5	0	1	0	1	0
Landscape	Diversity of soil occupancy	9	0	4	4	7	0	2	0

Appendix 4. List of saproxylic beetles, springtails, plants and epiphytic lichens best predicted, i.e. $\Delta AICc > 4$, by one of the 12 environmental variables tested, in the French pre-Alps.

Taxonomic group	Species	pseudo-R ²	Top-ranked model
Saproxylic beetles	<i>Acalles micros</i>	0.1754	Temperature
Saproxylic beetles	<i>Acalles temperei</i>	0.1455	Deadwood diversity
Saproxylic beetles	<i>Ampedus quercicola</i>	0.1747	Temperature
Saproxylic beetles	<i>Ampedus scrofa</i>	0.0880	Temperature
Saproxylic beetles	<i>Cerylon fagi</i>	0.0698	C/N ratio
Saproxylic beetles	<i>Cis boleti</i>	0.0852	Deadwood diversity
Saproxylic beetles	<i>Cis glabratus</i>	0.0993	Deadwood diversity
Saproxylic beetles	<i>Clytus arietis</i>	0.1399	Humidity
Saproxylic beetles	<i>Corticaria</i> sp.	0.1927	pH
Saproxylic beetles	<i>Cryptarcha strigata</i>	0.2126	pH
Saproxylic beetles	<i>Crypturgus pusillus</i>	0.2129	Deadwood diversity
Saproxylic beetles	<i>Dryocoetes hectographus</i>	0.0476	Distance to forest edge
Saproxylic beetles	<i>Echinodera hypocrita</i>	0.1241	Precipitation
Saproxylic beetles	<i>Grynobius planus</i>	0.3565	Temperature
Saproxylic beetles	<i>Hallomenus binotatus</i>	0.0187	Deadwood diversity
Saproxylic beetles	<i>Hylastes ater</i>	0.1376	Distance to forest edge
Saproxylic beetles	<i>Kyklioacalles pyrenaeus</i>	0.1801	Temperature
Saproxylic beetles	<i>Microrhagus pygmaeus</i>	0.0363	Temperature
Saproxylic beetles	<i>Neuraphes elongatulus</i>	0.1740	Tree maximal diameter
Saproxylic beetles	<i>Obrium brunneum</i>	0.0701	Precipitation
Saproxylic beetles	<i>Phloiотrya rufipes</i>	0.2936	Tree maximal diameter
Saproxylic beetles	<i>Pityophthorus pityographus</i>	0.0914	Humus forms
Saproxylic beetles	<i>Pogonocherus hispidulus</i>	0.0257	pH
Saproxylic beetles	<i>Rhizophagus bipustulatus</i>	0.0737	Deadwood diversity
Saproxylic beetles	<i>Rhizophagus nitidulus</i>	0.0238	Distance to forest edge
Saproxylic beetles	<i>Rutpela maculata</i>	0.1782	Humidity
Saproxylic beetles	<i>Scolytus laevis</i>	0.0982	Forest proportion
Saproxylic beetles	<i>Soronia grisea</i>	0.0254	Deadwood diversity
Saproxylic beetles	<i>Vincenzellus ruficollis</i>	0.4412	Humidity
Saproxylic beetles	<i>Xylophilus corticalis</i>	0.1584	Temperature
Springtails	MOTU_10	0.3519	Precipitation
Springtails	MOTU_11	0.0773	Precipitation
Springtails	MOTU_111	0.0145	Diversity of soil occupancy
Springtails	MOTU_117	0.0435	Precipitation
Springtails	MOTU_118	0.0603	pH
Springtails	MOTU_123	0.0274	Tree maximal diameter
Springtails	MOTU_126	0.0138	Humus forms
Springtails	MOTU_13	0.0222	Precipitation
Springtails	MOTU_134	0.1962	Precipitation
Springtails	MOTU_14	0.0290	pH
Springtails	MOTU_142	0.1046	Tree maximal diameter
Springtails	MOTU_17	0.1182	Precipitation

Springtails	MOTU_18	0.1427	Precipitation
Springtails	MOTU_182	0.0049	Canopy openness
Springtails	MOTU_23	0.0774	pH
Springtails	MOTU_24	0.0529	Precipitation
Springtails	MOTU_27	0.1526	pH
Springtails	MOTU_31	0.0707	Diversity of soil occupancy
Springtails	MOTU_36	0.1051	Precipitation
Springtails	MOTU_39	0.2032	Precipitation
Springtails	MOTU_40	0.1052	Precipitation
Springtails	MOTU_46	0.0987	Humus forms
Springtails	MOTU_50	0.0997	Precipitation
Springtails	MOTU_6	0.4521	Precipitation
Springtails	MOTU_67	0.1173	Precipitation
Springtails	MOTU_68	0.0159	Precipitation
Springtails	MOTU_79	0.0327	Diversity of soil occupancy
Springtails	MOTU_8	0.3009	Precipitation
Springtails	MOTU_90	0.0550	Diversity of soil occupancy
Springtails	MOTU_92	0.0434	Precipitation
Springtails	MOTU_98	0.0503	pH
Springtails	MOTU_99	0.1071	pH
Plants	<i>Actaea spicata</i>	0.0944	Precipitation
Plants	<i>Ajuga reptans</i>	0.0498	Precipitation
Plants	<i>Athyrium filix-femina</i>	0.2098	pH
Plants	<i>Brachypodium sylvaticum</i>	0.0312	C/N ratio
Plants	<i>Corylus avellana</i>	0.0367	Temperature
Plants	<i>Crataegus monogyna</i>	0.1496	Forest proportion
Plants	<i>Dryopteris dilatata</i>	0.0540	Canopy openness
Plants	<i>Dryopteris filix-mas</i>	0.3399	C/N ratio
Plants	<i>Epilobium montanum</i>	0.0525	Canopy openness
Plants	<i>Euphorbia amygdaloides</i>	0.2167	Humidity
Plants	<i>Fraxinus excelsior</i>	0.0092	Deadwood diversity
Plants	<i>Galium rotundifolium</i>	0.1253	Tree maximal diameter
Plants	<i>Hedera helix</i>	0.1624	Temperature
Plants	<i>Lonicera alpigena</i>	0.0586	Temperature
Plants	<i>Luzula sylvatica</i>	0.0976	Temperature
Plants	<i>Melica uniflora</i>	0.0461	Precipitation
Plants	<i>Mercurialis perennis</i>	0.0349	pH
Plants	<i>Polygonatum verticillatum</i>	0.0270	Temperature
Plants	<i>Prenanthes purpurea</i>	0.0632	Temperature
Plants	<i>Senecio ovatus</i>	0.1350	C/N ratio
Plants	<i>Ulmus glabra</i>	0.0477	C/N ratio
Plants	<i>Viburnum lantana</i>	0.0957	C/N ratio
Epiphytic lichens	<i>Cladonia coniocraea</i>	0.0858	Temperature
Epiphytic lichens	<i>Hypogymnia physodes</i>	0.1923	Temperature
Epiphytic lichens	<i>Plastimatia glauca</i>	0.0936	Temperature
Epiphytic lichens	<i>Pseudevernia furfuracea</i>	0.0892	Temperature

Appendix 5. Forest continuity: number of top-ranking models and delta AIC_c associated (ΔAIC), for each environmental variable, predicting the distribution of saproxylic beetles, springtails, plants and epiphytic lichens in the French pre-Alps.

Model	Beetles		Springtails		Plants		Lichens	
	ΔAIC							
	< 4	> 4	< 4	> 4	< 4	> 4	< 4	> 4
Null	15		11		4		2	
Temperature	25		9		12		7	
Precipitation	7		28		4		1	
Humidity	12		4		3		1	
Humus forms	3		12		7			
pH	12		14		8			
C/N ratio	9		3		10		1	
Canopy openness			4		10			
Tree maximal diameter	17		8		5			
Deadwood diversity	17		4		1			
Temperature + Continuity	4	1	1		4			
Precipitation + Continuity	2		2		2		1	
Humidity + Continuity	2		1					
Humus forms + Continuity	3		4		1		1	
pH + Continuity	3		5	1				
C/N ratio + Continuity	4		1		3	1		
Canopy openness + Continuity	1		3			1	1	
Tree maximal diameter + Continuity	6				1			
Deadwood diversity + Continuity	6	2	1		1			

Appendix 6. Stand maturity: number of top-ranking models and delta AIC_c associated (ΔAIC), for each environmental variable, predicting the distribution of saproxylic beetles, springtails, plants and epiphytic lichens in the French pre-Alps.

Model	Beetles		Springtails		Plants		Lichens	
	ΔAIC							
	< 4	> 4	< 4	> 4	< 4	> 4	< 4	> 4
Null	27		10		3			
Temperature	17		6		17		4	
Precipitation	8		19		5			
Humidity	10		2		2			
Humus forms	6		10		7			
pH	13		19		5			
C/N ratio	10		3		10		1	
Forest proportion	5		2		4		2	
Distance to forest edge	14		6		2		1	
Diversity of soil occupancy	8		5		4		2	
Temperature + Maturity	10		5		3		3	1
Precipitation + Maturity	3		8	2	1			
Humidity + Maturity	4	1	2		3			
Humus forms + Maturity			6		2			
pH + Maturity	6		3		3			
C/N ratio + Maturity	1	1	1					
Forest proportion + Maturity	2				2			
Distance to forest edge + Maturity	1		2		2			
Diversity of soil occupancy + Maturity	4		4	1	2	1	1	

Appendix 7. List of saproxylic beetles, springtails, plants and epiphytic lichens more closely associated to recent or ancient forests in the French pre-Alps (FC = forest continuity, bold = $\Delta AIC_c > 4$).

Taxonomic group	Species	Top-ranked model	FC	pseudo-R ²	ΔAIC_c
Saproxylic beetles	Acalles micros	Temp + continuity	Recent	0.384	8.65
Saproxylic beetles	Aspidiphorus orbiculatus	C/N + continuity	Ancient	0.000	1.00
Saproxylic beetles	Atomaria sp.	Deadwood + continuity	Ancient	0.034	3.20
Saproxylic beetles	Cerylon ferrugineum	Deadwood + continuity	Ancient	0.124	5.30
Saproxylic beetles	Cis bidentatus	Deadwood + continuity	Ancient	0.000	1.45
Saproxylic beetles	Dasytes aeratus	pH + continuity	Recent	0.010	0.62
Saproxylic beetles	Dienerella vincenti	pH + continuity	Recent	0.000	0.95
Saproxylic beetles	Dryocoetes hectographus	Humus + continuity	Ancient	0.000	0.05
Saproxylic beetles	Epurea sp.	Precip + continuity	Recent	0.000	0.51
Saproxylic beetles	Gaurotes virginea	Humus + continuity	Ancient	0.000	0.39
Saproxylic beetles	Glischrochilus quadripunctatus	Deadwood + continuity	Ancient	0.024	2.00
Saproxylic beetles	Homophthalmus rugicollis	Temp + continuity	Ancient	0.000	0.18
Saproxylic beetles	Hylastes ater	Deadwood + continuity	Recent	0.173	5.83
Saproxylic beetles	Hylis cariniceps	Temp + continuity	Ancient	0.215	3.51
Saproxylic beetles	Nevraphes elongatulus	Max diameter + continuity	Recent	0.271	2.82
Saproxylic beetles	Orchesia undulata	Canopy + continuity	Recent	0.054	1.71
Saproxylic beetles	Palaeoacalles navieresi	Deadwood + continuity	Recent	0.024	0.99
Saproxylic beetles	Parmena balteus	Max diameter + continuity	Recent	0.000	0.23
Saproxylic beetles	Pediacus dermestoides	Max diameter + continuity	Recent	0.077	0.02
Saproxylic beetles	Pissodes pini	Humidity + continuity	Ancient	0.000	0.40
Saproxylic beetles	Pityogenes chalcographus	Max diameter + continuity	Recent	0.019	1.01
Saproxylic beetles	Platycerus caprea	Max diameter + continuity	Ancient	0.000	0.62
Saproxylic beetles	Pogonocherus hispidulus	pH + continuity	Ancient	0.053	0.45
Saproxylic beetles	Pogonocherus ovatus	Humidity + continuity	Ancient	0.007	0.33
Saproxylic beetles	Ptilinus pectinicornis	C/N + continuity	Recent	0.074	0.03
Saproxylic beetles	Rabocerus foveolatus	Max diameter + continuity	Ancient	0.079	1.41
Saproxylic beetles	Rhagium bifasciatum	Temp + continuity	Ancient	0.000	0.18
Saproxylic beetles	Rhizophagus bipustulatus	Deadwood + continuity	Recent	0.117	1.81
Saproxylic beetles	Rhyncholus elongatus	C/N + continuity	Recent	0.047	0.16
Saproxylic beetles	Scolytus laevis	C/N + continuity	Ancient	0.045	1.16
Saproxylic beetles	Stephostethus angusticollis	Temp + continuity	Ancient	0.078	1.66
Saproxylic beetles	Synchita undata	Precip + continuity	Recent	0.070	0.64
Saproxylic beetles	Thymalus limbatus	Deadwood + continuity	Recent	0.008	0.25
Saproxylic beetles	Trimium brevicorne	Humus + continuity	Recent	0.075	1.45
Springtails	MOTU_107	Humus + continuity	Ancient	0.210	1.93
Springtails	MOTU_11	Precip + continuity	Recent	0.149	3.89
Springtails	MOTU_113	C/N + continuity	Recent	0.000	0.07
Springtails	MOTU_119	Humidity + continuity	Recent	0.026	0.24
Springtails	MOTU_130	Humus + continuity	Recent	0.015	0.46
Springtails	MOTU_14	pH + continuity	Ancient	0.055	1.94
Springtails	MOTU_146	pH + continuity	Recent	0.000	0.91
Springtails	MOTU_15	Canopy + continuity	Recent	0.000	0.26

Springtails	MOTU_161	pH + continuity	Recent	0.058	1.76
Springtails	MOTU_165	pH + continuity	Recent	0.009	2.03
Springtails	MOTU_174	Precip + continuity	Ancient	0.056	1.60
Springtails	MOTU_182	Canopy + continuity	Ancient	0.123	3.56
Springtails	MOTU_29	Canopy + continuity	Ancient	0.000	0.02
Springtails	MOTU_35	Temp + continuity	Recent	0.021	0.66
Springtails	MOTU_37	Humus + continuity	Recent	0.052	0.93
Springtails	MOTU_58	Deadwood + continuity	Recent	0.000	0.12
Springtails	MOTU_59	pH + continuity	Recent	0.141	3.01
Springtails	MOTU_64	pH + continuity	Ancient	0.080	5.14
Springtails	MOTU_97	Humus + continuity	Ancient	0.102	2.52
Plants	Adenostyles alliariae	Canopy + continuity	Ancient	0.152	5.55
Plants	Ajuga reptans	Precip + continuity	Recent	0.067	1.35
Plants	Brachypodium sylvaticum	C/N + continuity	Recent	0.089	3.06
Plants	Carex digitata	Humus + continuity	Ancient	0.066	1.70
Plants	Corylus avellana	Temp + continuity	Recent	0.056	1.50
Plants	Crataegus monogyna	C/N + continuity	Recent	0.097	2.81
Plants	Dryopteris filix-mas	C/N + continuity	Ancient	0.528	9.84
Plants	Fraxinus excelsior	Deadwood + continuity	Recent	0.055	2.32
Plants	Galium odoratum	Temp + continuity	Ancient	0.041	0.49
Plants	Hedera helix	Temp + continuity	Recent	0.173	0.77
Plants	Lamium galeobdolon	C/N + continuity	Ancient	0.026	0.70
Plants	Luzula sylvatica	Precip + continuity	Recent	0.000	0.19
Plants	Polystichum aculeatum	Max diameter + continuity	Ancient	0.038	0.09
Plants	Prenanthes purpurea	Temp + continuity	Ancient	0.085	0.94
Epiphytic lichens	Cladonia pyxidata	Canopy + continuity	Ancient	0.060	0.23
Epiphytic lichens	Hypogymnia farinacea	Humus + continuity	Ancient	0.000	0.54
Epiphytic lichens	Phaeophyscia orbicularis	Precip + continuity	Recent	0.000	0.26

Appendix 8. List of saproxylic beetles, springtails, plants and epiphytic lichens more closely associated to mature or overmature stands in the French pre-Alps (SM = stand maturity, bold = $\Delta AIC_c > 4$).

Taxonomic group	Species	Top-ranked model	SM	pseudo-R ²	ΔAIC_c
Saproxylic beetles	Acalles micros	Temp + maturity	Overmature	0.187	0.11
Saproxylic beetles	Ampedus erythrogonus	Temp + maturity	Overmature	0.059	0.42
Saproxylic beetles	Ampedus scrofa	Temp + maturity	Mature	0.152	1.91
Saproxylic beetles	Anisotoma humeralis	Temp + maturity	Overmature	0.060	0.91
Saproxylic beetles	Aulonothroscus brevicollis	Precip + maturity	Overmature	0.050	0.88
Saproxylic beetles	Clambus sp.	Temp + maturity	Overmature	0.241	0.24
Saproxylic beetles	Cotaster uncipes	Precip + maturity	Mature	0.118	0.28
Saproxylic beetles	Crypturgus pusillus	Humidity + maturity	Overmature	0.125	0.36
Saproxylic beetles	Dasytes aeratus	pH + maturity	Overmature	0.001	0.25
Saproxylic beetles	Denticollis linearis	Humidity + maturity	Overmature	0.113	4.89
Saproxylic beetles	Denticollis rubens	pH + maturity	Overmature	0.145	0.55
Saproxylic beetles	Ennearthron cornutum	Temp + maturity	Mature	0.086	0.97
Saproxylic beetles	Episernus gentilis	pH + maturity	Overmature	0.000	0.21
Saproxylic beetles	Epurea sp.	Precip + maturity	Overmature	0.000	0.28
Saproxylic beetles	Glischrochilus quadripunctatus	C/N + maturity	Overmature	0.124	8.00
Saproxylic beetles	Hallomenus binotatus	Distance + maturity	Overmature	0.000	0.24
Saproxylic beetles	Hemicoelus fulvicornis	pH + maturity	Overmature	0.055	1.62
Saproxylic beetles	Hylesinus varius	Occupancy + maturity	Overmature	0.000	0.49
Saproxylic beetles	Melasis buprestoides	pH + maturity	Overmature	0.056	1.37
Saproxylic beetles	Nemozoma elongatum	pH + maturity	Overmature	0.000	1.20
Saproxylic beetles	Nevraphes elongatulus	Temp + maturity	Overmature	0.159	1.61
Saproxylic beetles	Oxymirus cursor	Occupancy + maturity	Overmature	0.000	1.35
Saproxylic beetles	Pediacus dermestoides	Temp + maturity	Overmature	0.225	0.96
Saproxylic beetles	Pityophagus ferrugineus	Humidity + maturity	Overmature	0.033	0.80
Saproxylic beetles	Platycerus caprea	Occupancy + maturity	Mature	0.000	0.39
Saproxylic beetles	Pogonocherus ovatus	Humidity + maturity	Mature	0.000	0.13
Saproxylic beetles	Ptinus subpilosus	Temp + maturity	Overmature	0.018	2.24
Saproxylic beetles	Rabocerus foveolatus	Temp + maturity	Mature	0.000	0.07
Saproxylic beetles	Rhizophagus bipustulatus	Proport + maturity	Overmature	0.045	0.76
Saproxylic beetles	Rhizophagus cribratus	Occupancy + maturity	Overmature	0.013	0.79
Saproxylic beetles	Rhizophagus ferrugineus	C/N + maturity	Overmature	0.000	1.96
Saproxylic beetles	Rutpela maculata	Humidity + maturity	Overmature	0.198	0.46
Saproxylic beetles	Thanasimus formicarius	Proport + maturity	Overmature	0.000	1.60
Springtails	MOTU_106	pH + maturity	Overmature	0.123	0.14
Springtails	MOTU_107	Humus + maturity	Mature	0.276	3.81
Springtails	MOTU_11	Precip + maturity	Overmature	0.162	4.61
Springtails	MOTU_117	Precip + maturity	Mature	0.074	2.14
Springtails	MOTU_12	Humus + maturity	Mature	0.000	1.24
Springtails	MOTU_121	Precip + maturity	Mature	0.000	0.43
Springtails	MOTU_123	pH + maturity	Overmature	0.015	1.04
Springtails	MOTU_13	Precip + maturity	Overmature	0.046	1.31
Springtails	MOTU_134	Precip + maturity	Mature	0.284	5.92

Springtails	MOTU_142	Occupancy + maturity	Overmature	0.037	3.15
Springtails	MOTU_145	Humus + maturity	Overmature	0.025	0.06
Springtails	MOTU_153	pH + maturity	Overmature	0.123	3.96
Springtails	MOTU_160	Humus + maturity	Mature	0.022	0.35
Springtails	MOTU_182	Distance + maturity	Mature	0.000	0.62
Springtails	MOTU_20	Temp + maturity	Overmature	0.045	1.66
Springtails	MOTU_28	Precip + maturity	Overmature	0.108	1.62
Springtails	MOTU_30	Precip + maturity	Overmature	0.000	0.35
Springtails	MOTU_31	Occupancy + maturity	Overmature	0.142	6.02
Springtails	MOTU_35	Temp + maturity	Overmature	0.065	3.14
Springtails	MOTU_38	Occupancy + maturity	Overmature	0.006	1.76
Springtails	MOTU_4	C/N + maturity	Mature	0.023	0.03
Springtails	MOTU_41	Humidity + maturity	Overmature	0.004	0.66
Springtails	MOTU_43	Occupancy + maturity	Overmature	0.000	1.45
Springtails	MOTU_46	Humus + maturity	Overmature	0.122	1.87
Springtails	MOTU_48	Temp + maturity	Mature	0.053	1.54
Springtails	MOTU_5	Humidity + maturity	Overmature	0.046	0.09
Springtails	MOTU_53	Distance + maturity	Overmature	0.008	0.84
Springtails	MOTU_54	Occupancy + maturity	Overmature	0.000	0.49
Springtails	MOTU_58	Temp + maturity	Mature	0.000	0.42
Springtails	MOTU_67	Precip + maturity	Overmature	0.124	0.42
Springtails	MOTU_74	Precip + maturity	Overmature	0.051	1.91
Springtails	MOTU_85	Precip + maturity	Overmature	0.021	0.42
Springtails	MOTU_94	Temp + maturity	Overmature	0.029	0.26
Springtails	MOTU_97	Humus + maturity	Mature	0.101	2.25
Plants	Acer platanoides	Temp + maturity	Mature	0.004	1.34
Plants	Athyrium filix-femina	pH + maturity	Overmature	0.240	2.09
Plants	Circaea lutetiana	Distance + maturity	Overmature	0.049	0.54
Plants	Dryopteris carthusiana	Occupancy + maturity	Overmature	0.011	0.84
Plants	Dryopteris dilatata	Distance + maturity	Overmature	0.017	1.64
Plants	Festuca altissima	Humidity + maturity	Overmature	0.030	0.90
Plants	Euphorbia amygdaloides	Humidity + maturity	Overmature	0.223	0.27
Plants	Euphorbia dulcis	Occupancy + maturity	Mature	0.046	0.50
Plants	Galium rotundifolium	Proport + maturity	Mature	0.033	0.21
Plants	Lamium galeobdolon	Humus + maturity	Overmature	0.000	0.46
Plants	Melica uniflora	Precip + maturity	Mature	0.050	0.17
Plants	Mercurialis perennis	pH + maturity	Overmature	0.061	2.01
Plants	Orthilia secunda	Humus + maturity	Mature	0.159	3.11
Plants	Polystichum aculeatum	Temp + maturity	Overmature	0.015	0.70
Plants	Polypodium vulgare	pH + maturity	Mature	0.199	0.42
Plants	Ribes alpinum	Occupancy + maturity	Mature	0.062	4.95
Plants	Sambucus racemosa	Proport + maturity	Overmature	0.044	0.11
Plants	Solidago virgaurea	Temp + maturity	Mature	0.026	2.67
Plants	Veronica urticifolia	Humidity + maturity	Overmature	0.002	0.84
Epiphytic lichens	Cladonia coniocraea	Temp + maturity	Overmature	0.155	4.61
Epiphytic lichens	Hypogymnia farinacea	Occupancy + maturity	Mature	0.058	1.00

Epiphytic lichens	<i>Hypogymnia physodes</i>	Temp + maturity	Mature	0.206	1.10
Epiphytic lichens	<i>Normandina pulchella</i>	Temp + maturity	Overmature	0.000	0.17
Epiphytic lichens	<i>Plastimatia glauca</i>	Temp + maturity	Mature	0.108	1.01

DISCUSSION GENERALE

1.1. Synthèse générale

Comprendre l'influence relative de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité constitue un enjeu fort pour la gestion des forêts en Europe et plus spécifiquement pour la conservation de la biodiversité. Dans cette thèse, l'effet de l'ancienneté des forêts et de la maturité des peuplements a été testée sur quatre groupes taxinomiques – flore vasculaire, macrolichens épiphytes, coléoptères saproxyliques et collemboles – choisis pour leur représentativité de la biodiversité forestière souterraine et aérienne, mais aussi et surtout pour leur sensibilité *a priori* à au moins l'un des deux facteurs étudiés (Chapitre 1). Utilisant un dispositif dédié, dans lequel l'ancienneté et la maturité ont été croisées de manière à contrôler autant que faire se peut les facteurs confondants (Chapitre 2), les résultats indiquent que la maturité a un effet structurant supérieur à celui de l'ancienneté sur la biodiversité dans les hêtraies-sapinières montagnardes des Préalpes (Chapitre 3), cela même pour les groupes taxinomiques *a priori* plus sensibles à l'ancienneté comme c'est le cas de la flore vasculaire. Contrairement à nos hypothèses de départ, les résultats indiquent que les changements environnementaux induits par les activités humaines actuelles, i.e. du fait de la gestion forestière, sont plus impactants que les changements environnementaux induits par les activités humaines passées, i.e. du fait du défrichement et de la mise en exploitation. Ainsi, cela nous informe sur la capacité de résilience des écosystèmes et illustre le fait que, même après une perturbation majeure, comme c'est le cas avec un changement d'usage des sols, les écosystèmes forestiers dégradés sont capables de se régénérer et de revenir à des niveaux de biodiversité comparables à ceux de l'écosystème de référence, cela à une échelle de temps relativement courte, i.e. en moins de 150 ans. Ces résultats sont cependant à contextualiser, compte tenu des spécificités paysagères, historiques et écologiques des forêts de montagne et de la zone d'étude.

Au-delà de l'effet de l'ancienneté et de la maturité, les résultats soulignent également l'importance des facteurs abiotiques, en particulier du sol et du climat, dans la structuration des communautés. Ainsi pour la flore vasculaire ou les collemboles, il apparaît clairement que les conditions édaphiques sont très structurantes et dépassent de loin l'effet de l'ancienneté pourtant attendu. De même, les résultats indiquent que même pour des groupes d'espèces très dépendants d'une ressource identifiée, comme c'est le cas des coléoptères saproxyliques avec le bois mort, l'effet du climat et plus spécifiquement de la température peut être plus structurant que celui de la diversité ou du volume de bois mort, donc de la maturité. Cela montre qu'indépendamment de l'influence des activités humaines, présentes ou passées, il existe des secteurs géographiques qui, compte tenu leurs caractéristiques pédologiques et climatiques, sont intrinsèquement plus favorables à la biodiversité.

1.1.1. Effet de l'ancienneté

Au vu de la littérature scientifique existante (revue par Flinn et Vellend, 2005; Hermy et Verheyen, 2007), les résultats trouvés dans le cadre de cette thèse peuvent paraître contradictoires. En effet, nos analyses indiquent un effet global limité voire inexistant pour certains groupes taxinomiques de l'ancienneté sur la diversité alpha et beta. Cet effet limité, très inférieur à celui de la maturité, n'était pas spécialement attendu ni formulé dans les hypothèses de travail. Aussi cet effet limité de l'ancienneté n'a pas uniquement concerné la réponse de la biodiversité mais également les conditions stationnelles entre forêts anciennes et forêts récentes, i.e. composition et structure des peuplements et propriétés physico-chimiques des sols. L'occupation ancienne des sols n'a donc laissé quasiment aucun effet d'héritage dans les Préalpes, si ce n'est sur les documents d'archives.

Cet état de fait nécessite des explications qui, avec du recul, apparaissent assez évidentes et cohérentes vis-à-vis des patrons observés. Ces explications reposent toutes sur l'existence d'un contexte écologique différent entre la zone d'étude étudiée et la très grande majorité des études jusqu'ici publiées. En effet, la plupart de ces études ont été conduites dans un contexte écologique relativement homogène : les forêts tempérées de plaine, incluses dans des paysages plutôt fragmentés, avec un taux de boisement faible à moyen (5 à 51 %) et une proportion de forêts anciennes faible à moyenne (1 à 57 %) (De Frenne et al., 2011).

Dans les Préalpes du Nord, la situation semble inversée (Figure 31):

- Les paysages sont très largement dominés par un couvert forestier dense, avec un taux de boisement moyen de 63 % entre les trois massifs ;
- Les forêts sont globalement peu ou pas fragmentées et de grandes continuités existent au sein des massifs, seulement interrompues par les lignes de crêtes et les fonds de vallées agricoles et résidentielles ;
- Les forêts ont dans leur grande majorité une continuité temporelle importante puisqu'en moyenne, entre les trois massifs étudiés, la proportion de forêts anciennes est de 64 % ;
- Les forêts récentes ont colonisé majoritairement d'anciens systèmes herbagers (pâtures et prairies), une occupation ancienne sans aucun doute moins impactante que les systèmes cultureux des plaines ;
- La matrice non forestière est globalement moins « hostile » qu'en plaine, dans le sens où elle est majoritairement constituée de prairies permanentes gérées de manière extensive.

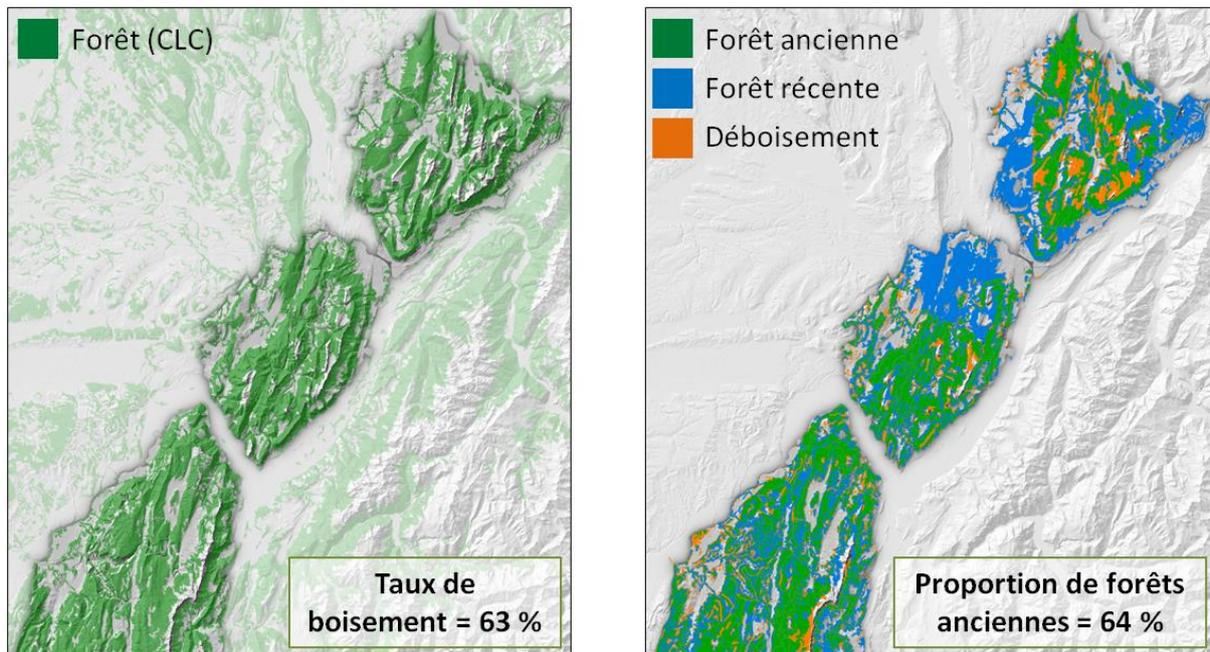


Figure 31. Couverture forestière actuelle et passée dans les massifs des Bauges, de la Chartreuse et du Vercors (CLC = Corine Land Cover, proportion de forêt ancienne sur la base des Cartes d'Etat-Major).

Prises dans leur ensemble, ces caractéristiques permettent de relativiser l'absence d'effet marqué de l'ancienneté sur la biodiversité, spécifiquement l'absence de limite de dispersion et de limite de recrutement. Pour autant, le contexte écologique des Préalpes n'est pas si singulier et les

résultats obtenus sont très probablement généralisables au contexte alpin (Bedi et al., 2016), voire à celui plus global des forêts de montagne tempérées européennes (e.g. Dittrich et al., 2013b; Gellrich et al., 2007; Kozak, 2003). Ces résultats invitent d'une part, à une plus grande prudence dans les conclusions qui peuvent être tirées d'études conduites dans des contextes écologiques similaires (e.g. forêts de plaine), d'autre part, à une plus grande contextualisation des résultats, tenant compte des spécificités paysagères et historiques régionales (e.g. Bergès et al., 2016; Schmidt et al., 2014).

1.1.1.1. Limite de dispersion

Dans une récente méta-analyse, De Frenne et al. (2011) concluaient que les capacités de colonisation des espèces des forêts anciennes vers les forêts récentes augmentaient significativement avec la quantité d'habitat forestier disponible dans le paysage. Dans leur étude, le taux de boisement maximal dans le paysage était de 51 %. Malgré cela, une relation forte a été mise en évidence, entre les différences régionales dans les propriétés des paysages et la capacité de colonisation des espèces de forêts anciennes vers les forêts récentes. Aussi, au-delà de la quantité d'habitat disponible dans le paysage, il a été clairement montré que la fragmentation augmentait significativement la contrainte de dispersion (Honnay et al., 2002b; Jamoneau et al., 2012). Ainsi, Jamoneau et al. (2012) ont mis en évidence qu'avec l'augmentation de l'isolement spatial des forêts récentes, par rapport aux forêts anciennes, la structure spatiale des communautés végétales locales devenait plus complexe et les variables paysagères expliquaient une proportion croissante de variations entre les assemblages d'espèces. Cela suggère une amplification de la limite de dispersion par la fragmentation, i.e. les communautés sont de plus en plus distinctes entre forêts anciennes et récentes avec l'augmentation de la distance à la source, et inversement (Jamoneau et al., 2012).

Dans les Préalpes, les forêts dominent les paysages et de grandes continuités existent au sein des massifs. Comparativement, l'Europe de l'ouest – nord de la France, Belgique, Luxembourg, Pays-Bas, Danemark et Allemagne – présente un taux de fragmentation paysagère très important (EEA, 2011). C'est dans ce contexte écologique que la plupart des études ayant documenté l'effet de l'ancienneté ont été conduites (Buse, 2012; De Frenne et al., 2011; Irmiler et al., 2010; Mölder et al., 2015; Naaf et Kolk, 2015). Par ailleurs, dans les Préalpes, les forêts récentes ont majoritairement colonisé les espaces agricoles en continuité avec les forêts anciennes (par accrétion forestière), facilitant d'autant plus la dispersion et l'installation des espèces dans ces nouveaux boisements. A la différence, de nombreuses études publiées en forêt de plaine ont porté sur des fragments de forêts récentes formés par nucléation. En effet, le fait que les forêts récentes soient adjacentes aux forêts anciennes entraîne une réduction de la distance à la source et limite l'effet de possibles barrières à la dispersion présentes dans la matrice non forestière (Honnay et al., 2002a). Enfin, et peut-être de manière plus anecdotique car difficilement démontrable, l'effet de la pente pourrait avoir également facilité la dispersion soit d'individus, soit des semences d'espèces peu mobiles. Mobilisées par la pluie et/ou la neige qui a tendance à drainer les litières vers les bas de versants, il est probable que de nombreuses zones de forêts récentes situées en aval de forêts anciennes aient pu bénéficier d'un « ensemencement » accéléré. Au final, tout cela indique que dans les paysages peu fragmentés et dominés par la forêt, comme c'est le cas des forêts de montagne (EEA, 2010b), le faible effet de l'ancienneté est sans doute à mettre en lien avec une limite de dispersion moindre. Dans les Préalpes, les résultats indiquent en effet que la majorité des espèces a été en mesure de disperser et de coloniser les forêts récentes, cela dans un laps de temps relativement court, ici au plus 150 ans.

1.1.1.2. Limite de recrutement

De nombreuses études ont montré qu'il existait une différence dans les propriétés physico-chimiques des sols entre des forêts établies sur d'anciennes cultures, pâtures ou prairies (Koerner et al., 1997; Verheyen et al., 1999; Wulf, 2004), et que ces différences avaient un impact persistant dans le temps sur le recrutement des espèces. Ainsi, comparativement aux prairies et aux pâtures, les cultures représentent un système de production agricole beaucoup plus impactant pour le sol : labour, amendements, fertilisation... Il est donc facile de concevoir que cet usage passé ait pu laisser un effet d'héritage plus important dans les sols, avec notamment des teneurs en azote et en phosphore plus élevées en forêts récentes (Koerner et al., 1997; Verheyen et al., 1999). A l'inverse, les prairies mais surtout les pâtures représentent des systèmes de production plus ou moins permanents et assez extensifs, pouvant permettre à des espèces forestières de se maintenir sur des temps plus longs dans la banque du sol (Wulf, 2004). Au-delà de l'effet de l'intensité de l'occupation passée du sol, i.e. la nature de l'occupation ancienne, la durée de l'occupation passée, i.e. l'âge du fragment forestier, peut également agir comme une limite au recrutement des espèces de forêts anciennes en forêts récentes. Il a ainsi été montré que les sites avec un long historique d'occupation humaine gardaient en mémoire une trace bien marquée des activités passées, avec notamment des empreintes durables dans les propriétés physico-chimiques des sols (Compton et Boone, 2000; Dambrine et al., 2007; Dupouey et al., 2002a; Plue et al., 2008; Verheyen et al., 1999). Parallèlement, les forêts récentes établies depuis quelques dizaines d'années sont plus à même de refléter l'usage passé que les forêts récentes établies depuis des temps plus longs (Honnay et al., 1999; Verheyen et al., 1999), suggérant ainsi un effet additif de la maturité sur l'ancienneté comme démontré ci-après (Cf. 1.1.3).

Dans les Préalpes, du moins pour ce qui est de la hêtraie-sapinière montagnarde, la très grande majorité des forêts récentes étaient d'anciennes pâtures ou prairies (Chapitre 2). Aussi, la majorité des forêts récentes établies sur d'anciennes cultures l'étaient à plus basse altitude, i.e. à l'étage collinéen. En plaine, il est légitime de penser que la recolonisation forestière se soit opérée principalement sur d'anciennes prairies et pâtures dans les paysages vallonnés et principalement sur d'anciennes cultures dans les paysages au relief peu marqué. En ce sens, compte tenu de la répartition des études en Europe (De Frenne et al., 2011), il est fort probable que la plupart des travaux publiés à ce jour aient été conduits préférentiellement sur d'anciennes cultures (e.g. Graae et al., 2003; Sciama et al., 2009). L'effet d'héritage fort associé à cet usage ancien exacerbe les différences entre forêts anciennes et récentes en induisant (1) une limite d'habitat plus importante, compte tenu des modifications persistantes dans les propriétés physico-chimiques des sols, (2) des interactions biotiques plus intenses, compte tenu de la plus grande occurrence des espèces compétitrices (e.g. espèces eutrophiques). En forêts de montagne, sans doute dû à un usage ancien plus extensif (e.g. prairies permanentes) et à un effet de la pente plus contraignant pour les interventions agricoles impactantes (e.g. labour), aucun effet d'héritage n'a été mis en évidence dans les sols. Cette absence d'effet d'héritage explique sans doute en partie le succès dans le recrutement des espèces de plantes de forêts anciennes dans les forêts récentes mais aussi, pour ce qui est des organismes vivants dans le sol comme c'est le cas des collemboles, l'absence d'effet de l'ancienneté sur les communautés. Aussi, la relative homogénéité des assemblages de plantes entre forêts anciennes et récentes n'a pas pu influencer de manière indirecte les insectes herbivores et/ou floricoles, comme cela a déjà été montré (e.g. Gossner et al., 2008). Enfin, le fait de contrôler la continuité de l'état boisé via l'utilisation de photographies aériennes de 1950, implique que les forêts

récentes étudiées se sont établies entre 1850 et 1950, i.e. qu'elles sont dans un état boisé depuis au minimum 70 ans. Ce temps « long » a favorisé une plus grande convergence dans les conditions environnementales (conditions édaphiques, structure et composition des peuplements ou lumière disponible au sol) entre les forêts anciennes et récentes (e.g. Flinn et Marks, 2007), plus spécifiquement pour ce qui est des peuplements très matures (Cf. 1.1.3). Prises dans leur ensemble, ces explications permettent de faire l'hypothèse d'une limite de recrutement très faible dans les Préalpes.

1.1.2. Effet de la maturité

Dans les Préalpes, la maturité a une influence directe et/ou indirecte sur trois des quatre groupes taxinomiques étudiés. Les résultats obtenus dans cette thèse sont ainsi globalement conformes aux hypothèses formulées, notamment au fait que la diversité alpha augmente depuis les forêts peu matures vers les forêts très matures pour les espèces ayant *a priori* des exigences en termes de qualité de l'habitat plus importantes. Cet effet positif de la maturité sur la biodiversité est cohérent avec la plupart des études qui ont porté soit sur un gradient d'abandon de la gestion (Bouget et al., 2014b; Duguid et Ashton, 2013; e.g. Halpern et Spies, 1995; Hansen et al., 1995; Martikainen et al., 2000; Nascimbene et al., 2013b; Paillet et al., 2009; Toïgo et al., 2013), soit sur un gradient de vieillissement des peuplements (e.g. Dittrich et al., 2013a; Fritz et al., 2008b; Hilmo et Såstad, 2001; Junninen et al., 2006; Kranabetter et al., 2005; Lassauce et al., 2012b; Similä et al., 2002a), et cela dans une grande diversité d'écosystèmes forestiers. Aussi, tout comme la plupart de ces études, les résultats obtenus soulignent l'importance d'attributs de maturité déjà bien identifiés, comme c'est le cas du bois mort.

1.1.2.1. Influence directe de la maturité

Parmi les quatre groupes taxinomiques étudiés, les coléoptères saproxyliques étaient directement influencés par la maturité des peuplements, dans le sens où seule la réponse de ce groupe a pu être clairement reliée à des attributs des stades tardifs. Compte tenu de la dépendance forte de ce groupe fonctionnel vis-à-vis de la ressource en bois mort (Stokland et al., 2012), les résultats trouvés étaient en accord avec les hypothèses de départ. Il a ainsi été observé une influence directe du facteur maturité, i.e. une augmentation de la diversité alpha des coléoptères saproxyliques avec la maturité des peuplements. En complément, la réponse de guildes d'espèces naturellement associées à des descripteurs de maturité, i.e. espèces directement liées à la ressource en bois mort (lignicoles) et espèces directement liées à des dendro-microhabitats (fongicoles, cavicoles et succicoles) a été testée. Les résultats soulignent là aussi, l'importance de la maturité avec une augmentation significative de l'abondance et de la richesse de ces espèces dans les peuplements très matures. Cette augmentation de diversité induisait également une dissimilarité dans les communautés (diversité beta), avec un emboîtement des sites les plus pauvres en espèces dans les sites les plus riches en espèces. Aussi, la composition fonctionnelle des coléoptères saproxyliques répondait fortement à la maturité, avec une plus grande abondance des espèces préférant les gros bois morts très décomposés et une meilleure co-occurrence des espèces aux besoins contrastés, en termes de stades de décomposition et de lumière disponible, dans les peuplements très matures. Plus spécifiquement, la réponse de ce groupe taxinomique a pu être reliée à des attributs des peuplements, notamment à la diversité des types de bois mort (essences, positions, diamètres et stades de décomposition), confirmant ainsi des patrons déjà observés en forêts boréales (Økland et al., 1996; Similä et al., 2003) et en forêts tempérées de plaine (Bouget et al., 2013; Brin et al., 2011).

Aussi, il est intéressant de noter la colinéarité des effets de certains descripteurs de maturité. Dans ce sens, bien que la diversité des dendro-mirohabitats expliquait mal les patrons de biodiversité, cette variable s'est révélée pertinente pour expliquer les variations de composition fonctionnelle : l'augmentation de la diversité des dendro-mirohabitats étant associée à une augmentation de l'abondance des coléoptères saproxyliques associées aux gros diamètres et aux stades de décomposition dégradés. Pris dans leur ensemble, ces résultats montrent que, pour des espèces très dépendantes des stades tardifs, les peuplements très matures représentent une source d'habitats importante (bois morts, dendro-mirohabitats), permettant le maintien d'une plus large biodiversité spécialisée.

En revanche, contrairement aux hypothèses de départ, la maturité n'influait pas directement, ni indirectement, la diversité des macrolichens épiphytes. Ce groupe taxinomique à croissance lente est pourtant bien connu pour sa dépendance aux très gros arbres (e.g. Fritz et al., 2008b; Kuusinen, 1996; Peterson et McCune, 2001). Dans le dispositif d'étude, les très gros arbres étaient plus importants dans les peuplements très matures ($N = 41/\text{ha}$) que dans les peuplements peu matures ($N = 6/\text{ha}$). Cette absence d'effet de la maturité sur les macrolichens épiphytes est sans doute à mettre en lien avec d'une part, la gestion par coupe sélective pratiquée en forêts de montagne, qui permet à l'échelle du peuplement le maintien d'une « bonne » qualité d'habitat globale (e.g. Nascimbene et al., 2007) d'autre part, l'homogénéité du contexte paysager (faible fragmentation et dominance de la forêt), qui facilite la dispersion des espèces et leur établissement sur un plus grand nombre de supports (Nascimbene et al., 2013b). Ainsi, dans les Alpes italiennes, i.e. dans un contexte écologique proche, la diversité des lichens épiphytes n'était pas expliquée par la différence de maturité entre peuplements gérés et non-gérés mais davantage par les contrastes de luminosité et de composition en essences entre peuplements (Nascimbene et al., 2013a).

1.1.2.2. Influence indirecte de la maturité

Au-delà de l'effet direct de la maturité sur la biodiversité, lié à la mise à disposition dans les peuplements d'attributs des stades tardifs, un effet indirect a été mis en évidence pour les collemboles et la flore vasculaire. Cet effet est ici qualifié d'indirect car non attribuable au gradient étudié. Dans ce sens, la diversité alpha des collemboles et de la flore vasculaire n'augmentait pas depuis les peuplements peu matures vers les peuplements très matures. Aussi, bien qu'un effet fort de la maturité sur la structuration des assemblages de collemboles et de plantes (diversité beta) ait pu être mis en évidence, cet effet simple n'a pas été interprété en raison de la mise en évidence d'un effet d'interaction entre la maturité et l'ancienneté (Cf. 1.1.3). Ce faible effet de la maturité sur les collemboles et la flore vasculaire était plus ou moins attendu et est globalement en cohérence avec les résultats d'études antérieures qui, dans leur ensemble, reportent une influence limitée de la maturité ou de l'âge des peuplements sur les patrons de biodiversité de ces deux groupes taxinomiques (Chauvat et al., 2003; Duguid et Ashton, 2013; Salamon et al., 2008a).

En revanche, un effet fort de l'ouverture de la canopée et des formes d'humus sur les collemboles et la flore vasculaire a été mis en évidence ; deux variables significativement influencées par la maturité des peuplements. Ainsi, la diversité alpha, pour la flore, et la diversité beta, pour la flore et les collemboles, étaient significativement influencées par l'ouverture de la canopée. Cet effet est probablement à mettre en lien avec une augmentation et une hétérogénéisation de la lumière arrivant au sol dans les peuplements très matures, en lien avec la plus grande hétérogénéité horizontale et verticale de ces peuplements et la plus forte occurrence des petites trouées dans leur canopée (Vieilledent et al., 2010). Il en résulte une plus forte co-occurrence des espèces de plantes

sciaphiles et héliophiles dans les peuplements (e.g. Bernhardt-Römermann et al., 2015), entraînant une augmentation de la diversité alpha et une dissimilarité dans les assemblages. Pour les collemboles, il est probable que la lumière influence la structure des communautés selon un mécanisme similaire, i.e. en conditionnant la répartition des espèces dans les peuplements en fonction de leur affinité pour les sols exposés ou non à la lumière (Salmon et al., 2008; Salmon et Ponge, 1998). Par ailleurs, la diversité beta, pour la flore et les collemboles, était significativement influencée par les formes d'humus. En forêt, il est établi que les formes d'humus évoluent avec la maturité selon un schéma en deux phases : un passage de la phase mull vers la phase moder en lien avec l'installation du peuplement et la croissance des arbres, un retour à la phase mull en lien avec la maturation des peuplements et l'installation des lombrics anéciques (Bernier et Ponge, 1994; Ponge et Chevalier, 2006). Aussi, en montagne, l'altitude a tendance à accentuer la phase moder comme cela a été montré dans les pessières d'altitude (Bernier, 1996). Dans les hêtraies-sapinières montagnardes, une évolution des formes d'humus, passant d'une phase à Dysmull-Oligomull dans les peuplements peu matures à une phase à Mésomull-Eumull dans les peuplements très matures, a été mise en évidence. Cette évolution est liée à une plus grande activité des humus dans les stades très matures, i.e. une augmentation de l'activité de la faune du sol entraînant une incorporation plus rapide des matières organiques (Ponge et al., 1998). Il est pourtant difficile d'établir une relation directe entre les formes d'humus et les assemblages de collemboles (Korboulewsky et al., 2016). La réponse des collemboles et de la flore vasculaire aux formes d'humus est ainsi sans doute davantage à mettre en lien avec des effets indirects des caractéristiques des humus, liés notamment à des modifications dans les traits (microhabitats) et la composition chimique des litières, pouvant influencer de manière plus directe la distribution des espèces (Korboulewsky et al., 2016).

1.1.3. Effet d'interaction entre ancienneté et maturité

Au-delà de l'effet propre de l'ancienneté et de la maturité, un effet d'interaction a été mis en évidence. D'un point de vue statistique, l'effet interaction entre les facteurs ancienneté et maturité était significatif pour plusieurs groupes taxinomiques, ce qui, d'un point de vue écologique, a été traduit comme un effet additif de la maturité sur l'ancienneté, i.e. la prise en compte de la maturité permettait d'interpréter différemment l'effet de l'ancienneté. Cet effet avait un rôle structurant fort sur les assemblages de collemboles et de plantes, et sur la composition fonctionnelle des coléoptères saproxyliques. Cependant, cet effet additif de la maturité sur l'ancienneté n'agissait pas de la même manière sur les trois groupes taxinomiques. Ainsi, pour la flore et les collemboles, la dissimilarité dans les assemblages augmentait entre les forêts anciennes et récentes dans les peuplements peu matures. Autrement dit, une convergence des assemblages a été observée pour ces deux groupes taxinomiques avec une augmentation de la maturité, i.e. dans les peuplements très matures, cela indépendamment de l'ancienneté. Cet effet additif de la maturité sur l'ancienneté s'explique probablement par une continuité temporelle de l'état boisé plus grande dans les peuplements très matures récents comparativement aux peuplements peu matures récents. Cette plus grande continuité temporelle de l'état boisé devant permettre d'une part, une plus grande convergence dans les conditions environnementales entre les forêts anciennes et récentes (Flinn et Marks, 2007) et d'autre part, un temps d'exposition à la colonisation plus important donc potentiellement plus complet. Ces explications sont en accord avec l'idée selon laquelle plus une forêt récente est récente, plus cette forêt présentera un effet d'héritage fort, reflétant son usage passé (Honnay et al., 1999; Verheyen et al., 1999). Pour les coléoptères saproxyliques, à l'inverse des collemboles et des plantes, cet effet additif de la maturité sur l'ancienneté, n'entraînait pas une convergence des assemblages

avec l'augmentation de la maturité dans les forêts anciennes et récentes mais au contraire une augmentation de la moyenne et de la dispersion de certains traits avec l'ancienneté dans les peuplements très matures. Il a ainsi été mis en évidence que les forêts anciennes très matures, comparativement aux forêts récentes très matures, permettaient une meilleure conservation de la diversité fonctionnelle, notamment des espèces ayant des besoins plus stricts en termes de qualité d'habitat (i.e. bois morts de gros diamètres dans des stades de décomposition très avancée). Si on considère qu'en forêt, certains habitats demandent des temps très longs pour se développer (Müller et al., 2014) et que certaines espèces de coléoptères saproxyliques sont étroitement associées à la disponibilité de ces habitats (e.g. Müller et al., 2005; Siitonen et Saaristo, 2000), il apparaît logique de considérer que seuls les peuplements très matures, présentant une longue continuité temporelle de l'état boisé, sont en mesure de satisfaire les exigences de ces espèces.

Pris dans leur ensemble, ces résultats soulignent l'importance de dissocier l'effet relatif de l'ancienneté et de la maturité pour une meilleure compréhension des patrons de répartition des espèces en forêt. Ainsi, dans le prolongement d'études ayant pointé l'influence de la structure et de la composition des peuplements sur les assemblages de plantes en forêts anciennes (Thomaes et al., 2014; Verheyen et al., 2012), ces résultats montrent l'importance de contrôler les conditions stationnelles entre forêts anciennes et récentes, et plus spécifiquement l'état de maturité des peuplements échantillonnés. De nombreux paramètres des peuplements sont en effet connus pour influencer directement et indirectement, i.e. à travers les ressources associées (Barbier et al., 2008), la biodiversité en forêts et il n'y a pas de raisons *a priori* de penser que cela puisse être différent entre une forêt ancienne et une forêt récente. Inversement, l'effet confondant de l'ancienneté n'a que très peu été pris en compte dans les nombreuses études ayant documenté l'effet de l'âge des peuplements ou de la gestion forestière sur la biodiversité. Via des effets d'interactions comme ceux ici reportés, il est possible que des patrons différents puissent être mis en évidence, avec des répercussions sur les orientations de gestion préconisées.

1.1.4. Déterminants de biodiversité en forêt de montagne

Au-delà de l'effet de l'ancienneté et de la maturité, d'autres déterminants de biodiversité en forêt de montagne ont été mis en évidence. En cohérence avec l'écologie des groupes taxinomiques étudiés, les paramètres édaphiques sont ainsi ressortis comme étant fortement structurants pour mieux appréhender les patrons de distribution des espèces de plantes et de collemboles mais aussi la structuration de leurs assemblages. Ainsi, la richesse en espèces de plantes et de collemboles augmentait avec les valeurs du pH, les variations de composition de plantes et de collemboles étaient très fortement structurées par le pH et les formes d'humus et la distribution de nombreuses espèces de plantes et de collemboles était mieux expliquée par les variables du sol (pH, formes d'humus, rapport C/N). De la même manière, les conditions climatiques, plus que les caractéristiques du paysage ou du peuplement, permettaient d'expliquer la répartition de nombreuses espèces de coléoptères saproxyliques mais aussi de macrolichens épiphytes. Plus spécifiquement, l'augmentation des températures influençait positivement la probabilité de présence des coléoptères saproxyliques mais négativement celle des lichens épiphytes. Ces résultats soulignent d'une part, l'importance de prendre en compte les caractéristiques stationnelles pour mieux comprendre les patrons de biodiversité en forêt de montagne, d'autre part, la difficulté qu'il y a pour contrôler de manière rigoureuse les conditions stationnelles entre les facteurs d'intérêt, ici entre forêts anciennes et récentes et entre peuplements peu et très matures. Ainsi, malgré les efforts consentis pour bâtir

un plan d'échantillonnage croisant au mieux l'ancienneté et la maturité, les variations intra-traitement se sont révélées, pour de nombreuses espèces, plus structurantes que les traitements eux-mêmes.

En forêts de montagne, les résultats montrent que l'ancienneté a finalement un rôle structurant très limité sur la biodiversité, se traduisant notamment par une absence d'effet d'héritage dans le sol. Le rôle structurant de la maturité, via des effets directs et indirects, varie fortement entre les groupes taxinomiques mais est, de manière générale, bien plus important que celui de l'ancienneté. Les caractéristiques pédologiques et climatiques ont un rôle structurant fort, souvent supérieur à celui de la maturité, mais avec là aussi des variations dans la magnitude et le sens des effets en fonction du groupe taxinomique considéré. A la lumière de ces résultats, il apparaît opportun de conclure que les déterminants de biodiversité en forêts sont multifactoriels ; d'autant plus exacerbés en zone de montagne par l'effet conjoint de l'altitude et de l'exposition mais aussi sans doute de la pente. Aussi, le faible effet de la maturité comparativement aux conditions abiotiques est sans doute lié à une bonne qualité d'habitat, aux échelles du peuplement et du paysage, des forêts de l'étage montagnard des Préalpes calcaires ; bonne qualité liée à l'effet conjoint de la dominance des forêts dans le paysage, de la forte continuité des massifs forestiers et de la gestion extensive des peuplements, permettant une bonne dispersion des espèces, même les moins mobiles, et un établissement facilité, même pour les espèces les plus exigeantes. Associé au contexte montagnard, ce manque de contraste entre peuplements peu et très matures pourrait au final expliquer l'importance que prennent les facteurs climatiques et pédologiques dans la structuration des patrons de biodiversité.

1.2. Règles d'assemblages en forêts de montagne

Du point de vue de l'écologie, les résultats soulignent l'importance des conditions environnementales locales en lien avec les exigences écologiques des espèces dans la structuration des assemblages d'espèces. Replacés dans le contexte des règles d'assemblages des communautés, les résultats indiquent un effet limité, voire nul, du filtre de dispersion sur le pool régional d'espèces présentes dans les Préalpes mais un effet fort du filtre abiotique. En forêt de montagne, il semble ainsi que le filtrage environnemental, *stricto sensu* (Kraft et al., 2014), soit avant tout dirigé par une limite d'habitat, elle-même liée à la mise à disposition pour les espèces de conditions environnementales optimums, i.e. maturité des peuplements mais aussi conditions édaphiques et climatiques, cela aussi bien en forêts anciennes qu'en forêts récentes.

Le faible effet de l'ancienneté ici trouvé souligne l'absence *a priori* d'une limite de dispersion. Cette absence de limite, pourtant habituellement mise en évidence, est à mettre en lien avec le contexte écologique, historique et paysager des Préalpes, plus spécifiquement la faible distance entre la source, i.e. les forêts anciennes, et la zone à coloniser, i.e. les forêts récentes, résultant principalement de l'origine par accréation des forêts récentes dans les Préalpes de l'étage montagnard. Théoriquement parlant, cela suggère que les îles continentales, i.e. les îlots de forêts récentes, ont été colonisées rapidement et avec succès depuis la source et qu'un équilibre s'est finalement établi entre les extinctions et les immigrations. Appliqués au concept d'ancienneté des forêts, les résultats indiquent une absence flagrante de dette d'extinction des espèces liées à l'usage agricole ancien, e.g. espèces rudérales, mais également une absence de crédit de colonisation des espèces des forêts anciennes dans les forêts récentes. Le système ici étudié suggère un équilibre entre forêts anciennes et récentes (Jackson et Sax, 2010), du moins, un état de déséquilibre pas assez

marqué pour infléchir la réponse des communautés dans leur ensemble. En effet, prises individuellement, quelques espèces montrent encore une fréquence plus importante en forêts anciennes qu'en forêts récentes et inversement. Aussi, pour ce qui est de la flore, l'identité de ces espèces, dites de forêts anciennes ou de forêts récentes, est globalement en cohérence avec les listes préétablies dans d'autres contextes, notamment de plaine (Tableau 15). Cela suggère qu'il persiste encore d'infimes différences entre les forêts anciennes et récentes, plus spécifiquement pour ce qui est des peuplements peu matures, et donc que les forêts récentes ne sont pas encore totalement revenues à l'état de référence. Pour d'autres groupes en revanche, comme c'est le cas des coléoptères saproxyliques, les résultats sont en opposition avec les listes existantes (Brin et al., 2016; Buse, 2012). Dans ce sens, sur les six espèces de coléoptères aptères mises en évidence en Allemagne comme étant des espèces reliques des forêts anciennes (« *ghost of the past* », Buse, 2012), quatre ont été échantillonnées dans les Préalpes, avec une occurrence similaire entre forêts anciennes et récentes. Ces résultats contradictoires sont sans aucun doute à relier à l'origine différente des forêts récentes, i.e. par accréation dans le cadre de cette thèse, par nucléation pour Buse (2012) et Brin et al. (2016). Mis bout à bout, ces éléments convergent pour confirmer l'absence de limite de dispersion, du moins pour documenter une dispersion efficace entre la source et la zone à coloniser en l'espace de 70 à 150 ans, en forêts de montagne.

L'importance des paramètres du peuplement, notamment de maturité, mais aussi des conditions abiotiques, i.e. lumière, sol et climat, souligne l'existence d'une limite d'habitat forte, non seulement entre peuplements peu et très matures mais aussi, dépendamment des groupes taxinomiques considérés, entre peuplements plus ou moins chauds, plus ou moins acides ou caractérisés par des humus plus ou moins actifs. Ce rôle structurant fort des conditions abiotiques,

Tableau 1. Top 10 des plantes à plus forte occurrence en forêts anciennes (bleu) et en forêts récentes (rose) dans les Préalpes et concordance avec les listes existantes (Bergès et al., 2016; Dupouey et al., 2002b; Hermey et al., 1999; Naman et al., 2013) (*espèce indicatrice sur la base du coefficient d'association Phi de Pearson).

	Taxons	Ancien	Récent	Ecart	Hermey	Dupouey	Bergès	CNPF	CNPF (alpes)
Forêts anciennes	<i>Adenostyles alliariae</i> *	43,2 %	12,1 %	31,1 %					
	<i>Lamium galeobdolon</i> *	81,1 %	54,5 %	26,5 %					
	<i>Dryopteris filix-mas</i> *	97,3 %	75,8 %	21,5 %					
	<i>Polygonatum verticillatum</i>	83,8 %	63,6 %	20,1 %					
	<i>Galium odoratum</i>	89,2 %	69,7 %	19,5 %					
	<i>Hordelymus europaeus</i>	64,9 %	48,5 %	16,4 %					
	<i>Carex digitata</i>	40,5 %	24,2 %	16,3 %					
	<i>Prenanthes purpurea</i>	94,6 %	78,8 %	15,8 %					
	<i>Polystichum aculeatum</i>	48,6 %	33,3 %	15,3 %					
	<i>Oxalis acetosella</i>	83,8 %	69,7 %	14,1 %					
Forêts récentes	<i>Cystopteris fragilis</i>	18,9 %	33,3 %	-14,4 %					
	<i>Luzula pilosa</i>	18,9 %	33,3 %	-14,4 %					
	<i>Veronica officinalis</i>	24,3 %	39,4 %	-15,1 %					
	<i>Teucrium scorodonia</i> *	0,0 %	18,2 %	-18,2 %					
	<i>Fragaria vesca</i>	54,1 %	72,7 %	-18,7 %					
	<i>Brachypodium sylvaticum</i> *	5,4 %	24,2 %	-18,8 %					
	<i>Crataegus monogyna</i> *	10,8 %	30,3 %	-19,5 %					
	<i>Ajuga reptans</i>	51,4 %	72,7 %	-21,4 %					
	<i>Corylus avellana</i> *	43,2 %	69,7 %	-26,5 %					
	<i>Hedera helix</i> *	21,6 %	48,5 %	-26,9 %					

en particulier climatiques, est sans aucun doute à mettre en lien avec les variations d'altitude et d'exposition propres aux territoires de montagne, créant ainsi des contrastes parfois très importants à petite échelle. Aussi, l'effet parfois peu marqué de la maturité sur la biodiversité est sans doute à rattacher pour partie à un gradient pas assez tranché entre peuplements peu et très matures, comparativement à des études ayant comparé des coupes plus ou moins sévères à des peuplements préservés adjacents. Théoriquement parlant, ces résultats mettent en évidence une dominance des processus déterministes sur les processus stochastiques, plus spécifiquement l'importance de la différenciation de la niche dans la structuration des patrons de biodiversité en forêts de montagne. Cette différenciation de la niche est pour certains groupes taxinomiques plus évidemment liée à une plus forte hétérogénéité de l'habitat dans les peuplements très matures, comme c'est le cas des coléoptères saproxyliques avec le bois mort, les dendro-microhabitats mais aussi peut-être la lumière. Cependant, les coléoptères saproxyliques répondaient également à une augmentation des températures, donc de la quantité de ressources. Ainsi, pour des groupes comme la flore et les collemboles, il apparaît de manière plus évidente, qu'en plus de l'hétérogénéité des ressources, la quantité des ressources jouait un rôle structurant fort (pH, forme d'humus, lumière). La distinction entre ces deux processus est cependant difficile à faire, d'une part en conditions non contrôlées comme c'est le cas des études de terrain, d'autre part sur la base du dispositif d'étude utilisé. Il est donc très fortement probable que l'hétérogénéité et la quantité de ressources interagissaient conjointement, à des échelles spatio-temporelles hiérarchisées (de Bello et al., 2013), pour structurer les communautés, comme cela a été montré récemment pour la flore (Bartels et Chen, 2010) et les coléoptères saproxyliques (Seibold et al., 2016). Au final et d'une manière générale, les résultats obtenus soulignent l'importance des conditions environnementales locales pour la biodiversité en forêts de montagne.

1.3. Implication pour la gestion et la conservation de la biodiversité

L'ancienneté et la maturité constituent deux qualités intrinsèques de l'écosystème forestier qui, dans les paysages européens, résultent avant tout de l'influence des activités humaines sur son environnement. A l'échelle du continent, il n'existe en effet plus que de très rares massifs forestiers encore préservés, i.e. non perturbés et soumis à une dynamique naturelle. Ces forêts subnaturelles (notion de « *old-growth forests* », Cateau et al., 2015), sont à la fois très anciennes et très matures, dans le sens où tous les stades du cycle biologique des arbres peuvent s'y exprimer. Dans les Préalpes, de telles forêts n'existent *a priori* plus ou alors par petits fragments cantonnés aux zones les plus escarpées des massifs. C'est donc avant tout l'action des activités humaines passées et actuelles qui est évaluée quand on s'intéresse à l'influence de l'ancienneté et de la maturité sur la biodiversité, permettant ainsi l'extrapolation des résultats en recommandations de gestion.

Les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse suggèrent un effet structurant fort de la maturité sur la biodiversité, i.e. des pratiques de gestion actuelles, cela en cohérence avec les résultats de nombreuses études ayant documenté des contextes écologiques différents (revues dans Paillet et al., 2009). Plus spécifiquement, la maturité influençait fortement les coléoptères saproxyliques. Considérant que les espèces saproxyliques, tous groupes confondus, représentent près de 25 % de la biodiversité forestière (Siitonen, 2001; Stokland et al., 2012), ces résultats confirment l'importance du compartiment bois mort, cela même dans un contexte *a priori* plus extensif. En effet, comparativement aux forêts de plaine, les forêts de montagne sont globalement plus matures, avec des volumes de bois mort en forêts gérées égalant quasiment les volumes

mesurés en forêts de plaine non gérées (Paillet et al., 2015). Cependant, malgré cette qualité d'habitat globalement bonne, les peuplements peu matures des Préalpes sont encore loin des seuils mis en évidence pour une conservation adéquate de la biodiversité saproxylique. Ainsi, pour les forêts européennes, Müller et Bütler (2010) recommandent de maintenir un volume de bois mort compris entre 20 et 50 m³/ha. Dans les Préalpes, les peuplements peu matures ont en moyenne un volume de bois morts au sol de 10 m³/ha et une surface terrière des bois morts sur pied de 1,1 m²/ha alors que les peuplements très matures ont en moyenne un volume de bois morts au sol de 35 m³/ha et une surface terrière des bois morts sur pied de 5,0 m²/ha. Ces valeurs sont encore très éloignées des écosystèmes de référence, qui pour les forêts tempérées européennes présentent des volumes de bois mort pouvant dépasser les 150 m³/ha (Burrascano et al., 2013; Müller et Bütler, 2010). Cela nous indique qu'il existe des marges de manœuvre importantes pour une meilleure prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière et que plus de pièces de bois mort doivent être maintenues dans les peuplements. Plus spécifiquement, les résultats pointent l'importance de la diversité des pièces de bois mort, en position, essences, tailles et degrés de décomposition. De même, l'intérêt de laisser des très gros arbres morts et/ou des pièces de bois mort dans des stades de décomposition très avancée, cela en forêts anciennes comme en forêts récentes, est supporté par le fait que ces attributs permettent le maintien d'une plus grande diversité fonctionnelle. Enfin, pour la diversité de la flore et la composition fonctionnelle des coléoptères saproxyliques, les résultats soulignent l'importance de la quantité de lumière mais aussi, *a priori*, de l'hétérogénéité de la lumière dans les peuplements. En effet, il a été mis en évidence une augmentation de la richesse des plantes avec l'ouverture de la canopée, sans doute liée à une plus forte co-occurrence des espèces de plantes sciaphiles et héliophiles dans les peuplements (e.g. Bernhardt-Römermann et al., 2015), et une meilleure co-occurrence des coléoptères saproxyliques ayant des besoins contrastés en termes de lumière dans les peuplements très mature, sans doute liée à une augmentation de la diversité des microsites avec la maturité. Cela semble indiquer que la gestion forestière pratiquée dans les Alpes, par coupes sélectives, est pertinente et compatible avec la vocation multifonctionnelle de ces forêts. Ces pratiques sont donc à encourager dans le sens où elles promeuvent une qualité d'habitat globalement bonne à plus large échelle, notamment traduite par une absence de réponse des lichens épiphytes à la fois à l'ancienneté et à la maturité.

En revanche, contrairement à ce qui était attendu, l'ancienneté n'avait que peu d'effet sur la biodiversité, i.e. l'impact des activités humaines passées n'était quasiment plus perceptible aujourd'hui. Ces résultats traduisent une plus grande résilience des écosystèmes dans des contextes *a priori* plus extensifs, comme c'est le cas des forêts de montagne, comparativement à des contextes *a priori* plus intensifs, comme c'est le cas des forêts de plaine. Ainsi, en l'espace de 150 ans, les forêts nouvellement apparues ont été colonisées par des espèces forestières appartenant à la fois à des groupes très spécialistes, e.g. saproxyliques, et à des groupes très peu mobiles, e.g. collemboles. Cependant, malgré l'absence d'effet propre, l'ancienneté, en interaction avec la maturité, avait un effet structurant sur la biodiversité en forêts de montagne. Ainsi, pour les coléoptères saproxyliques, l'effet additif mis en évidence pointe la nécessité de conserver en priorité les peuplements très matures en forêts anciennes. Cela pourrait passer par une zonation privilégiée de ces espaces lors de la désignation de nouvelles réserves biologiques intégrales ou d'îlots de sénescence ou par une contractualisation, dans les zonages adaptés (Natura 2000), visant à maintenir les éléments les plus structurants pour la biodiversité des saproxyliques, i.e. gros arbres morts ou dépérissants. Aussi, pour la flore, l'ancienneté, bien qu'agissant en interaction avec la maturité, avait un effet structurant sur les assemblages. Ainsi, une concordance globale entre les listes d'espèces de forêts anciennes

déjà publiées, plus spécifiquement celles du CNPF (Naman et al., 2013) et la fréquence de distribution des espèces dans les sites d'étude a été mise en évidence (Tableau 15). Les faibles écarts observés dans la fréquence de ces espèces entre forêts anciennes et récentes empêchent toutefois de conclure sur la valeur indicatrice de ces espèces dans le contexte des Préalpes et plus globalement sur l'utilisation des listes existantes pour la caractérisation de l'ancienneté sur le terrain. D'une manière générale, bien que les résultats indiquent une certaine résilience des écosystèmes forestiers dans le contexte des forêts de montagne, il convient de garder à l'esprit que les surfaces en forêts anciennes ne peuvent que diminuer ou stagner à l'échelle du paysage. La capacité d'action du gestionnaire étant limitée à une augmentation de la maturité des peuplements, en forêts anciennes comme en forêts récentes, il serait plus prudent d'adopter une stratégie conservatrice *a priori* vis-à-vis de ces forêts anciennes en priorisant le maintien de ces surfaces à longue continuité temporelle de l'état boisé dans les documents d'aménagement.

Enfin, au-delà de l'influence relative de l'ancienneté et de la maturité, la biodiversité forestière était fortement influencée par d'autres facteurs abiotiques, en particulier le sol et le climat. Le rôle structurant fort de ces conditions environnementales doit amener le gestionnaire à relativiser ses capacités d'actions en faveur de la biodiversité sur la base d'interventions limitées au peuplement forestier. En ce sens, une stratégie plus globale de zonation des espaces les plus favorables à la biodiversité doit être définie en tenant davantage compte des composantes édaphiques et climatiques, cela plus spécifiquement dans le cas des forêts de montagne. En effet, dans la logique de conservation de la biodiversité forestière actuelle, dont l'un des outils phare est la réserve biologique intégrale (RBI) en forêts publiques, on observe plutôt une tendance à la délimitation des zones les moins productives, sur sols superficiels ou lapiaz, e.g. RBI du Vercors, d'Engins, de l'Aulp du Seuil, cantonnées aux hautes altitudes et/ou sur très forte pente, e.g. RBI du haut Chéran. Cette logique est compréhensible du point de vue économique, car elle ne soustrait pas à la coupe les boisements les plus accessibles, qui sont souvent aussi les plus productifs, mais elle ne garantit pas non plus les plus hauts niveaux de biodiversité dans ces espaces. Si on considère que la vocation première des réserves forestières est de constituer des zones refuge dans lesquelles des populations d'espèces sensibles vont pouvoir s'établir pour ensuite disperser et coloniser les habitats redevenus favorables, dans les limites et en dehors de la réserve, il paraîtrait opportun de mettre tout en œuvre pour que les conditions écologiques au sein de ces réserves soient optimales pour une large diversité d'espèces. Cet impératif de préservation de zones refuges biodiverses se justifie d'autant plus dans un contexte d'intensification de la gestion sylvicole et de remobilisation de la ressource pour les besoins du bois énergie (Bouget et al., 2012), qui pourrait notamment passer par une zonation plus discriminante entre espaces à vocation de production et espaces à vocation de préservation (ONF, 2012).

1.4. Approche critique et limites de l'étude

1.4.1. Fiabilité des documents d'archives

Une des premières et sans doute plus flagrantes limites dans le cadre de cette thèse concerne la fiabilité et la disponibilité des sources d'archives. Bien qu'il ait été pointé que la carte d'Etat-major constituait le document planimétrique d'archive le plus fiable à l'échelle de la France, comparativement par exemple à la carte de Cassini (Dupouey et al., 2007), en zone de montagne, la précision de ces cartes peut être questionnée, compte tenu des moyens de l'époque et des difficultés d'accès. Par exemple dans les Bauges, l'ensemble des sommets ont été cartographiés comme étant

boisés, ce qui paraît peu probable compte tenu des altitudes de ces sommets (supérieure à 2 200 m) et de la valeur fourragère que représentaient sûrement déjà les alpages à cette époque. La comparaison avec les cartes actuelles entraîne ainsi une surévaluation des taux de déboisement (Figure 31). Aussi, l'interprétabilité de ce document pose question, compte tenu de l'hétérogénéité des codes couleurs utilisés au sein d'une même carte. Pour les Préalpes, une des questions fondamentales a été de savoir comment considérer les zones de « pâquis-pâturage », qui couvraient de grandes surfaces dans les Bauges et en Chartreuse. En première lecture, ces zones semblent dévouées à l'élevage, en servant par exemple de parcours pastoraux. Cependant, pour la Chartreuse, des changements brutaux d'occupation du sol, entre forêts et pâquis ont été observés (Figure 32). Ces modifications dans la représentation de l'occupation du sol semblent pourtant peu cohérentes et sans fondements biologiques. Dans les faits, ces différences sont simplement reliées à des changements administratifs, i.e. au passage du département de l'Isère à celui de la Savoie. Cela laisse penser qu'il existait une façon différente d'apprécier ce qu'était une forêt et que cette appréciation était avant tout fonction de l'interprétation qu'avait le cartographe responsable du secteur administratif de la nature du terrain. De manière à pallier ces possibles biais, le choix a été fait d'éviter au maximum de positionner des sites dans les secteurs de pâquis-pâturages. Ainsi dans les Bauges, de vastes zones boisées, comme par exemple le versant exposé Est de Margériaz, ont été exclues préventivement. De même, il existe une certaine ambiguïté sur l'usage ancien réel entre les « cultures » et les « alpages », tous deux étant représentés en blanc sur les cartes d'Etat-Major. En zone de plaine cela ne pose *a priori* pas de problème, car les alpages y sont de fait absents. En zone de montagne en revanche, des questions peuvent se poser à partir d'une certaine altitude et/ou d'un degré de pente. La zone d'étude choisie étant la hêtraie-sapinière montagnarde, la plupart des zones prospectées se trouvaient entre 1000 et 1500 m d'altitude. On peut concevoir que certaines cultures soient possibles à cette altitude mais si on ajoute la pente, il devient plus difficile d'en avoir la certitude. De manière à remédier au mieux à ces différentes lacunes tout en précisant l'information, le cadastre napoléonien dans la Drôme et en Isère, ainsi que la Mappede Sarde en Savoie et Haute-Savoie ont été mobilisés. Ces sources d'archives complémentaires ont permis de préciser



Figure 4. Illustration du changement brutal d'occupation du sol en chartreuse au niveau de Saint-Pierre d'Entremont entre la Savoie (au Nord) et l'Isère (au sud) (Carte d'Etat-Major 178-NE).

l'information et d'attribuer de manière plus fine une occupation ancienne à chacun des sites. Malgré toutes ces précautions, le doute quant au caractère ancien ou récent d'une forêt ne peut être écarté définitivement.

1.4.2. Fiabilité de la vectorisation et du géoréférencement

Par ailleurs, à cette fiabilité de la source en elle-même vient s'ajouter la fiabilité de la donnée retranscrite. Dans le cadre de cette thèse, de nombreuses cartes d'Etat-major, des cadastres anciens (napoléonien et Sarde) ont été vectorisés puis géoréférencés, et une table attributaire renseignée. Ce travail répétitif, de longue haleine est sujet à des erreurs d'inattention qui peuvent soit entraîner un renseignement erroné sur la nature d'un usage passé, soit déformer et/ou décaler un polygone et entraîner une erreur spatiale dans la représentation de l'information. Ces erreurs compromettent la fiabilité des informations disponibles un peu plus encore et sont difficilement contrôlables. Sur les trois massifs étudiés, le Vercors et la Chartreuse ont été traités de manière identique, mais par des opérateurs différents, i.e. en suivant une méthodologie définie par l'INRA pour la vectorisation des cartes d'Etat-Major (Favre et al., 2011). Cette méthodologie a été estimée comme la plus pertinente et rigoureuse pour le travail de géoréférencement. Elle ne prémunit cependant pas contre les fautes de frappes, les erreurs de lecture et les mauvaises interprétations des codes couleurs de la carte originelle. Pour ce qui est du territoire du massif des Bauges, une approche différente a été retenue et de nombreux décalages existent, traduisant des erreurs et/ou une précision pas assez fine dans l'étape de géoréférencement. Il paraissait difficile de rattraper ces erreurs dans le temps imparti, le choix a donc été fait de prendre des marges plus importantes (zone de plus de 5 ha, zone tampon interne de 100 m) pour réduire tant que faire se peut les conséquences associées.

1.4.3. Répétabilité des sources

La troisième limite en lien avec l'utilisation de sources d'archives concerne le problème de la répétabilité temporelle des informations, i.e. le fait d'avoir à intervalles réguliers des informations spatiales sur la nature de l'occupation des sols. En effet, les cartes d'Etat-Major et les cadastres napoléoniens sont *grosso modo* de la même période, la moitié du XIX^{ème} siècle, alors que la mappe Sarde est antérieure, 1730-1750. La mappe Sarde a donc permis de caractériser un état d'ancienneté plus avancé ou au contraire de faire basculer des forêts apparaissant comme anciennes sur la carte d'Etat-Major en forêts récentes, car à usage agricole sur la mappe Sarde. En revanche, pour la période qui va de la moitié du XIX^{ème} siècle à nos jours, les informations planimétriques sont plus rares. Pour pallier cette lacune, des photographies aériennes des années 1950 ont été mobilisées, afin de garantir la continuité d'un état boisé aussi bien en forêts anciennes qu'en forêts récentes. Cependant, aucune source d'archive n'a été mobilisée entre 1850 et 1950, laissant le doute sur la continuité temporelle avérée de l'état boisé entre ces dates. Ce doute est cependant raisonnablement faible compte tenu du contexte historique de cette période (révolution industrielle, exode rural) et du fait qu'il soit assez peu probable qu'un regain de défrichement ait eu lieu.

1.4.4. Non indépendance de l'ancienneté et du contexte paysager

Dans le contexte des Préalpes, comme dans celui plus global des forêts de montagne (Gellrich et al., 2007; Kozak, 2003), les forêts récentes ont colonisé la partie amont et surtout aval de la ceinture forestière persistante ancienne, majoritairement par accrétion aux forêts anciennes. Cette dynamique forestière a plusieurs conséquences qui se reflètent dans les paramètres paysagers

mobilisés, et considérés dans le cadre de cette thèse comme des variables associées à l'ancienneté. Spécifiquement, pour les forêts récentes, comparativement aux forêts anciennes, la distance à la lisière est plus faible, la quantité d'habitats forestiers disponibles aux alentours des sites étudiés est moindre alors que la diversité des types d'occupation du sol est plus importante. Cette non indépendance de l'ancienneté et du contexte paysager pose problème quant à l'interprétation qui peut être faite de l'effet de l'ancienneté sur la biodiversité, i.e. mesure-t-on un effet propre de l'ancienneté ou un effet confondant de la quantité d'habitats dans le paysage ?

Afin de mieux appréhender ces possibles effets confondants, l'influence du contexte paysager sur la réponse des espèces a été systématiquement testée dans les modèles. Globalement, les résultats mettent en évidence un effet limité de l'ancienneté, aucun effet propre n'étant significatif, mais aussi des variables paysagères. Seule l'abondance des coléoptères saproxyliques augmentait avec la proportion de hêtraies-sapinières dans le paysage (**Article 2**). Cette réponse ne peut cependant pas être attribuée à un effet confondant de l'ancienneté, compte tenu de l'absence de réponse de ce groupe à l'ancienneté. En revanche, pour ce qui est de la réponse de la composition fonctionnelle des coléoptères saproxyliques à l'interaction entre ancienneté et maturité, le doute persiste (**Article 4**). Comme précisé dans la discussion de cet article, il n'est pas exclu que ce soit la quantité d'habitats disponibles dans les paysages qui influe, soit de manière conjointe avec l'ancienneté, soit de manière propre, sur la moyenne et la dispersion des traits observés. La seule manière de démêler de manière rigoureuse ces effets confondants serait de bâtir un plan d'échantillonnage plus robuste tenant compte de ces facteurs confondants, i.e. en contrôlant pour la distance à la lisière et la quantité d'habitats forestiers entre forêts anciennes et forêts récentes ou en comparant des forêts récentes apparues par nucleation *versus* des forêts récentes apparues par accrétion, comme cela a été fait en forêts de plaine via les projets DISTRAFOR et FORGECO.

1.4.5. DéTECTABILITÉ DES ESPÈCES

Dans les études de biodiversité, le problème de la détectabilité des espèces et des vraies absences est en enjeu fort, notamment pour les politiques de conservation (Kéry et Schmidt, 2008; MacKenzie et al., 2002). Les données de présence-absence usuellement reportées sont en fait davantage des données de détection et de non détection des espèces (Chen et al., 2009). Cela tient au fait que chaque espèce n'a *a priori* pas la même probabilité d'être détectée dans un environnement, du fait de sa démographie, de son écologie, de son comportement. Le problème de la détectabilité tient aussi à l'effet observateur, au fait qu'il existe des différences dans l'appréciation et les mesures réalisées sur le terrain, dans les identifications, et que ces différences si elles sont importantes et répétées peuvent biaiser l'évaluation faite (Chen et al., 2009). Cela se complique encore si on effectue des mesures sur différents sites, dans différents habitats, avec des protocoles et des observateurs différents, des dates différentes... Le principal risque étant de conclure à une différence statistique entre traitements et/ou habitats alors que cette différence n'existe pas, i.e. de faire une erreur de type I, cela même pour des taux de détection imparfaits faibles (Archaux et al., 2012). La solution pour pallier à ce problème est d'augmenter la probabilité de détection des espèces en répliquant les observations, en augmentant la taille des zones échantillonnées, en limitant le nombre d'observateurs et en contrôlant mieux les conditions des relevés (dates, conditions météorologiques...) (Archaux et al., 2012). Dans le cadre de cette thèse, le problème de la détectabilité a été, autant que faire se peut, anticipé et incorporé en amont des relevés de terrain. Pour ce faire, plusieurs dispositions ont été prises :

- Pour un même groupe taxinomique, les relevés ont été effectués la même année, de la même manière et dans un même intervalle de temps ;
- Pour les observations directes sur le terrain, flore et lichens, le même observateur a réalisé l'ensemble des relevés (de même, pour les coléoptères saproxyliques, un même opérateur a trié la plupart des individus et un même opérateur a identifié la plupart des espèces) ;
- Les relevés ont tous été répliqués avec pour chaque site, deux relevés exhaustifs effectués pour la flore, six arbres échantillonnés pour les lichens, trois pièges disposés pour les coléoptères saproxyliques macroptères et trois fois deux litres de litière récoltée pour les coléoptères saproxyliques aptères, deux fois vingt-cinq prélèvements effectués pour les collemboles (+ répliqués de PCR).

Malgré toutes ces précautions, le problème de l'imparfaite détectabilité des espèces reste présent.

1.4.6. Choix des groupes taxinomiques et intérêt de l'approche multi-taxinomique

Le choix des groupes taxinomiques a été opéré de manière à couvrir un gradient de réponse à l'ancienneté et à la maturité : les coléoptères saproxyliques et les macrolichens épiphytes étant *a priori* influencés par la maturité, les collemboles et la flore vasculaire étant *a priori* influencés par l'ancienneté. Hormis pour les coléoptères, les résultats obtenus sont assez peu en phase avec les hypothèses formulées, bien que des éléments liés au contexte écologique de la zone d'étude permettent d'expliquer ces patrons de manière rationnelle (Cf. 1.1.1). Ainsi, l'absence d'effet de l'ancienneté pour la flore et les collemboles semble en cohérence avec l'absence de limite de dispersion et de recrutement *a priori* entre forêts anciennes et récentes. Pour les collemboles, l'approche par ADN environnemental empêche toutefois de caractériser les espèces individuellement, notamment d'analyser des divergences possibles entre assemblages d'espèces sur la base de traits de vie (e.g. Perez et al., 2013), i.e. en contrastant la réponse des espèces de profondeur (« *euedaphic species* ») avec celles de surface (« *hemiedaphic species* »). Aussi, l'absence de réponse des macrolichens épiphytes, à la fois à l'ancienneté et à la maturité, n'était pas attendue et reste difficilement explicable, si ce n'est par la qualité d'habitat globalement bonne aux échelles du peuplement et du paysage dans les Préalpes (Cf. 1.1.2). Il est également possible que le protocole d'échantillonnage ait manqué de puissance pour ce groupe, tant sur le nombre d'arbres échantillonnés (incluant la hauteur de prélèvement) que sur la diversité des espèces considérées. Une approche plus compétente serait de réaliser des relevés bryo-lichéniques plus exhaustifs, i.e. en considérant l'ensemble des espèces du cortège des épiphytes. Cela permettrait sans doute d'affiner l'effet relatif de l'ancienneté et de la maturité sur ces groupes d'espèces mais nécessiterait également des compétences beaucoup plus pointues. De la même manière pour les coléoptères saproxyliques, le sous-échantillonnage sur seulement 40 sites du dispositif limite la puissance statistique des analyses intra-groupes, e.g. sur l'effet de la maturité en forêts anciennes *versus* en forêts récentes.

Considérant l'approche multi-taxinomique, bien que de réelles convergences aient pu être mises en évidence, notamment dans la réponse de la flore et des collemboles à l'effet additif de la maturité sur l'ancienneté, les co-variations entre groupes taxinomiques n'ont pas été suffisamment explorées dans le cadre de cette thèse. Une des limites à cette approche étant liée au déséquilibre dans le nombre de sites échantillonnées entre les groupes taxinomiques (coléoptères = 40 sites ; flore, collemboles et lichens = 70 sites). De la même manière, bien que constituant davantage une

perspective qu'une limite, il serait intéressant de mettre en évidence des groupes d'espèces, appartenant à différents groupes taxinomiques, indicatrices des forêts anciennes, des peuplements très matures et des forêts anciennes très matures (De Cáceres et al., 2012).

1.5. Perspectives de recherche

Une recherche n'est jamais totalement achevée, des questionnements nouveaux s'opèrent au fil du temps et des manquements apparaissent. Plusieurs perspectives de recherche sont ainsi apparues au cours de ces trois années.

1.5.1. Intégrer la réponse d'autres groupes taxinomiques

Bien que portant déjà sur la réponse de quatre groupes taxinomiques, l'intérêt de documenter l'effet de l'ancienneté et de la maturité sur d'autres groupes, dans le contexte des forêts de montagne, est évident. Cette perspective est notamment liée à la disposition d'un jeu de données « champignons », acquis de manière conjointe avec les collemboles lors de l'étude de l'ADN environnemental, cela dans le cadre de la thèse de Stéphane BEC (Laboratoire d'Ecologie Alpine - LECA). Ainsi, lors de l'extraction de l'ADN, des réplicats ont été constitués et des marqueurs « collemboles » et « champignons » ont été utilisés sur différents lots, intégrant notamment les 70 sites du dispositif. Le séquençage a ensuite été effectué en même temps que celui des collemboles et les données sont disponibles au LECA. Reste à réaliser l'ensemble des traitements bio-informatiques et à assigner les unités moléculaires constituées. Ce travail nécessite de solliciter l'expertise du LECA et pourrait faire l'objet d'une valorisation commune. Il serait notamment intéressant de contraster la réponse des champignons via une approche intra-groupe, comme cela a été fait dans la partie II du chapitre 3 sur les coléoptères saproxyliques, distinguant les champignons mycorhiziens et les champignons saproxyliques, i.e. les espèces *a priori* plutôt sensibles à l'ancienneté et les espèces *a priori* plutôt sensibles à la maturité. Plus généralement, au-delà de la réponse des champignons, il serait intéressant de pousser les investigations sur la réponse d'autres groupes taxinomiques peu mobiles et fortement dépendants de l'usage du sol comme c'est le cas de la pédofaune en général mais aussi des bactéries. Le développement rapide des outils moléculaires devrait rendre cette approche plus complète de la biodiversité du sol possible et accessible financièrement dans les années à venir.

1.5.2. Renforcer le dispositif

Compte tenu des résultats observés dans les Alpes, notamment de leur contradiction globale avec la plupart des études jusqu'alors publiées, la perspective principale de ce travail serait de valider les patrons observés à plus large échelle, i.e. avec un dispositif d'échantillonnage plus solide. Cela passe par l'augmentation du nombre de sites échantillonnés, qui pourrait être facilement doublé tout en restant dans les limites géographiques des trois Parcs Naturels Régionaux étudiés. Ce renforcement de l'effort d'échantillonnage pourrait être l'occasion de stratifier plus proprement les sites non seulement entre les modalités « ancienne » et « récente » mais aussi et surtout en ajoutant un second niveau de stratification lié au type d'occupation passée du sol, i.e. prairies, pâtures ou cultures. En effet, bien que non testé, il a déjà été clairement démontré que le type d'usage passé influençait fortement la qualité de l'habitat, i.e. via un effet d'héritage dans le sol plus ou moins marqué, entraînant une réponse des assemblages d'espèces plus ou moins contrastée à l'ancienneté (Koerner et al., 1997; Wulf, 2004). En ce sens, l'usage ancien « culture » est beaucoup plus impactant

que l'usage ancien « prairie » ou « pâture », ce qui se traduit par des assemblages d'espèces bien différenciés entre forêts anciennes et récentes. Aussi, comme ce sont principalement d'anciennes cultures qui ont été converties en forêts dans les zones de plaines, la plupart des études existantes ont été conduites en considérant cet usage ancien comme référence. Dans le cas des territoires de montagne, où la gestion est plus extensive et les pratiques contraintes par la pente et l'altitude, les cultures sont plus rares et les forêts récentes ont principalement colonisé des zones de prairies permanentes fauchées et/ou pâturées. Il serait donc intéressant de documenter l'effet propre de l'occupation passée du sol sur la biodiversité, en vérifiant s'il existe bien différentes « qualités » de forêts récentes en forêts de montagne.

1.5.3. Tester l'effet de l'ancienneté en contexte acide

Une autre perspective, en lien avec l'étude de la représentativité de ces résultats au contexte plus général des Alpes, voire des forêts de montagne, serait de s'intéresser à l'effet de l'ancienneté en contexte acide, i.e. sur roches cristallines. La végétation herbacée étant *a priori* très fortement influencée par les conditions édaphiques, plus spécifiquement le pH, cette perspective d'étude complémentaire ne pourrait se faire qu'en bâtissant un nouveau plan d'échantillonnage devant être analysé de manière indépendante à celui acquis lors de cette thèse. Pour cela, le territoire de Belledonne pourrait *a priori* convenir parfaitement, compte tenu de sa proximité et de l'importance du couvert forestier en place. Cette étude complémentaire pourrait permettre de tester l'idée selon laquelle l'effet de l'ancienneté est plus fort en contexte acide. En effet, il a été suggéré que les sols fertiles, riches en carbonates, avaient de fortes capacités de neutralisation des acides, ce qui pourrait masquer les effets d'héritage de l'usage ancien normalement présent dans les sols (Sciama et al., 2009), comme c'est le cas dans les Préalpes calcaires. Aussi, comme la plupart des études ayant montré un fort effet de l'usage ancien sur les propriétés physico-chimiques des sols ont été conduites sur des sols relativement peu fertiles et possédant une faible capacité de neutralisation des acides (e.g. Bellemare et al., 2002; Hermy et al., 1999; Verheyen et al., 1999), cette information pourrait permettre soit de considérer que nos résultats en contexte non-acide sont généralisables à tous types de sol, soit qu'il existe un effet différent en fonction du type de sol.

1.5.4. Intégrer les données dans un dispositif forêts de montagne

Parallèlement à cette thèse, d'autres études sont en cours sur les effets de l'ancienneté sur la biodiversité en forêts de montagne. C'est le cas dans les Alpes du Sud avec la thèse de Juliet Abadie (IRSTEA Aix-en-Provence) ou dans les Cévennes et les Pyrénées avec la thèse de Floriane Kondratow (Purpan). Ces travaux visent principalement à documenter l'effet de l'ancienneté, sans spécifiquement s'intéresser à l'effet de la maturité, selon une approche centrée sur la flore pour les Alpes du Sud et multi-taxinomique pour les Cévennes. Dans tous les cas, ces études vont s'intéresser à des contextes écologiques proches de celui des Alpes du Nord et il serait intéressant de confronter les résultats, voire de mutualiser les jeux de données pour entreprendre une analyse plus globale. Par ailleurs, il est probable qu'à l'échelle européenne d'autres travaux soient en cours sur ces thématiques en forêts de montagne (Cf. conférence internationale sur les forêts anciennes en avril 2017). Il serait en ce sens intéressant de dresser l'inventaire des projets passés, en cours ou futurs et d'envisager de tester plus proprement l'effet qu'à l'ancienneté des forêts en plaine *versus* en montagne sur la biodiversité.

1.5.5. Approfondir la documentation historique des sites

L'utilisation des Mappes Sarde pour les départements de Savoie et Haute-Savoie a permis de mettre en évidence des convergences assez limitées avec les cartes d'Etat-Major. Cela souligne l'importance des changements d'usage du sol entre ces périodes, pouvant conduire à une requalification de l'ancienneté des forêts. Bien que les cartes d'Etat-Major soient considérées comme le document le plus fiable à l'échelle de la France (Dupouey et al., 2007), en zones de montagne les incertitudes sont plus fortes et la véracité des informations reportées est parfois questionnable. En ce sens, il serait intéressant de pousser les investigations historiques plus loin pour les secteurs les plus problématiques, e.g. au niveau des vastes zones en pâquis/pâturage, en mobilisant des archives textuelles et planimétriques complémentaires.

De la même manière, il serait également intéressant, tout en restant sur le dispositif en place dans les Préalpes, de faire un lien plus précis avec la gestion forestière. Non seulement de considérer les pratiques actuelles et leur impact sur la biodiversité, i.e. en lien avec la maturité, mais également de documenter autant que faire se peut l'historique de gestion. Il paraît en effet logique de penser qu'une forêt gérée en taillis à courtes rotations pendant des décennies puis abandonnée ou transformée en futaie n'a pas nécessairement le même niveau de biodiversité qu'une futaie pluriséculaire gérée pied à pied et que, potentiellement cette différence dans l'historique de gestion puisse avoir, tout comme l'ancienneté, un effet persistant difficilement mesurable en observant le peuplement en place. Cette information sur l'historique de gestion pourrait à minima permettre de distinguer les anciens taillis des anciennes futaies et de documenter la période de retour entre différentes interventions. Il serait également intéressant de connaître les pratiques annexes qui ont pu avoir lieu en forêt – charbonnage, ramassage de litière, pâturage – et qui ont pu, compte tenu de leur intensité, modifier substantiellement les conditions locales sans pour autant être associées à un changement d'usage du sol. La plus grande difficulté concernant cette perspective réside dans la documentation des interventions dans les forêts privées, qui représentent pourtant plus de la moitié des sites échantillonnés dans le cadre de cette thèse. Cette information est en partie disponible pour certains secteurs du Vercors, i.e. forêts de Lente, Autrans et Engins (Gladiné Martin, 2009), mais un travail considérable est à effectuer pour générer cette information à plus large échelle.

1.5.6. Ré-échantillonner le dispositif

Dans cette logique de documenter de manière plus précise l'effet de la gestion forestière, et compte tenu du fait qu'il n'est pas toujours possible de remonter le temps pour connaître les opérations sylvicoles passées, il serait intéressant de suivre les sites sur un pas de temps déterminé. Cela pourrait permettre de documenter de manière précise les prélèvements, en repassant par exemple tous les trois ans et en comptabilisant les souches fraîches. Il serait également intéressant de renseigner l'effet de ces pratiques sur des compartiments de la biodiversité facilement mesurables sur le terrain, comme c'est le cas de la flore vasculaire, en planifiant un ré-échantillonnage complet du dispositif tous les 10 ans. Cette approche a déjà été testée avec succès pour suivre l'évolution de forêts récentes sur le court-moyen terme (Baeten et al., 2010) et a permis de souligner l'importance d'autres paramètres environnementaux sur la structuration des assemblages locaux. Aussi, l'avantage de ré-échantillonner les mêmes sites est que cela permet d'évaluer directement l'effet de la gestion, donc de suivre l'évolution de populations en fonction de modifications environnementales précisément documentées. Enfin, l'approche par ré-échantillonnage pourrait permettre de préciser l'effet relatif de la gestion vis-à-vis d'autres facteurs

potentiellement structurant pour la biodiversité comme par exemple les effets à moyen terme du changement climatique ou bien encore les fluctuations naturelles des populations.

1.5.7. Mobiliser les sciences humaines et sociales

Enfin, une dernière perspective intéressante serait de faire un lien plus fort avec les sciences humaines et sociales, i.e. en mobilisant une approche davantage basée sur le recueil de témoignages, via des questionnaires et/ou des entretiens avec des personnes âgées habitant depuis toujours les massifs étudiés. En effet, les changements d'occupation du sol observés s'étant produits sur des temps relativement courts, il doit être encore possible de rencontrer des personnes ayant vécu ces changements, pouvant expliquer la logique d'abandon des terres, les vitesses de colonisation, la gestion pratiquée sur ces espaces en déprises et le sentiment qu'ils ont ressenti et qu'ils continuent à ressentir face à cette reconquête forestière. Il serait également intéressant de recueillir le sentiment des habitants actuels et des usagers de ces espaces naturels, notamment des personnes venues de l'extérieur, sur la perception des paysages, les dynamiques en cours ou passées, le sentiment de permanence et les usages qui sont faits de ces espaces. Enfin, de confronter ces regards en mobilisant des gravures, photographies ou cartes postales anciennes et de questionner la place de l'homme et de ses activités dans la construction et l'entretien des paysages.

1.6. Conclusion

L'impératif de transition énergétique à venir devrait faire peser sur la ressource en bois, donc sur les forêts, une pression de plus en plus grande. Il est ainsi prévisible que des plans de remobilisation de la ressource soient votés et que la pression se fasse de plus en plus forte sur les forêts de montagne, plus spécifiquement sur les secteurs les plus accessibles, i.e. les moins escarpés et les plus bas en altitude (lesquelles forêts sont également les plus vulnérables aux changements climatiques). Aussi, la nécessité de rentabiliser les opérations sylvicoles pourrait entraîner une évolution des pratiques vers des modèles de gestion plus intensifs, e.g. coupe d'un seul tenant avec valorisation des rémanents et des bois morts. Ces hypothétiques évolutions auraient des conséquences directes sur la biodiversité forestière, en entraînant une perte des attributs de maturité et une homogénéisation du couvert et en intensifiant la pression sur les secteurs les plus favorables *a priori* à la biodiversité.

Tel que pratiqué actuellement dans les Préalpes, le modèle de gestion forestière permet une gestion multifonctionnelle des forêts adaptée. Les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse soulignent en effet la bonne qualité globale des habitats forestiers pour la biodiversité de nombreux taxons. Ce modèle montre qu'il est tout à fait possible de concilier des impératifs de production et de conservation même si des ajustements sont souhaitables pour optimiser la fonction écologique de ces forêts. Cela passe par une augmentation de la représentativité des attributs de maturité dans les peuplements ainsi que par une meilleure préservation des forêts anciennes très matures. Plus généralement, un effort doit être fait pour permettre la libre évolution d'une plus large diversité de peuplements, i.e. dans des conditions climatiques et édaphiques contrastées. Aussi, le faible effet de l'ancienneté mis en évidence dans le contexte alpin ne doit pas conduire à des conclusions hâtives sur la pertinence de ce concept. La forte résilience observée est avant tout à mettre en lien avec le contexte écologique local, globalement très favorable à la dispersion des espèces. Au-delà de l'intérêt pour la biodiversité, la continuité temporelle de l'état boisé renseigne également sur la valeur patrimoniale et historique des paysages forestiers, sur les pratiques des sociétés qui nous ont

précédés. Une forêt ancienne doit donc être également vue comme le témoin d'un usage. En ce sens, les propriétaires et gestionnaires doivent s'approprier ce concept. Ils doivent être encouragés dans leurs pratiques pour permettre la conservation de cet usage et, dans la mesure du possible, de la diversité biologique dépendante de cet usage.

BIBLIOGRAPHIE

- Addison, J.A., Trofymow, J.A., Marshall, V.G., 2003. Abundance, species diversity, and community structure of Collembola in successional coastal temperate forests on Vancouver Island, Canada. *Applied Soil Ecology* 24, 233–246.
- Amici, V., Santi, E., Filibeck, G., Diekmann, M., Geri, F., Landi, S., Scoppola, A., Chiarucci, A., 2013. Influence of secondary forest succession on plant diversity patterns in a Mediterranean landscape. *Journal of Biogeography* 40, 2335–2347.
- André, H.M., Ducarme, X., Lebrun, P., 2002. Soil biodiversity: myth, reality or conning? *Oikos* 96, 3–24.
- Archaux, F., Henry, P.-Y., Gimenez, O., 2012. When can we ignore the problem of imperfect detection in comparative studies?: Detectability in comparative studies. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 188–194.
- Armendáriz, I., Arpin, P., 1996. Nematodes and their relationship to forest dynamics: I. Species and trophic groups. *Biology and Fertility of Soils* 23, 405–413.
- Armendáriz, I., Hernández, A.M., Jordana, R., 1996. Temporal evolution of soil nematode communities in *Pinus nigra* forests of Navarra, Spain. *Fundamental & Applied Nematology* 19, 561–577.
- Arpin, P., Ponge, J.-F., Faille, A., Blandin, P., 1998. Diversity and dynamics of eco-units in the biological reserves of the Fontainebleau forest (France): Contribution of soil biology to a functional approach. *European Journal of Soil Biology* 34, 167–177.
- Assmann, T., 1999. The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae). *Biodiversity and Conservation* 8, 1499–1517.
- Baeten, L., Hermy, M., Van Daele, S., Verheyen, K., 2010. Unexpected understorey community development after 30 years in ancient and post-agricultural forests. *Journal of Ecology* 98, 1447–1453.
- Baeten, L., Hermy, M., Verheyen, K., 2009. Environmental limitation contributes to the differential colonization capacity of two forest herbs. *Journal of Vegetation Science* 20, 209–223.
- Baeten, L., Verstraeten, G., De Frenne, P., Vanhellefont, M., Wuyts, K., Hermy, M., Verheyen, K., 2011. Former land use affects the nitrogen and phosphorus concentrations and biomass of forest herbs. *Plant Ecology* 212, 901–909.
- Baker, S.C., Spies, T.A., Wardlaw, T.J., Balmer, J., Franklin, J.F., Jordan, G.J., 2013. The harvested side of edges: Effect of retained forests on the re-establishment of biodiversity in adjacent harvested areas. *Forest Ecology and Management* 302, 107–121.
- Baker, T.P., Baker, S.C., Dalton, P.J., Fountain-Jones, N.M., Jordan, G.J., 2016. Temporal persistence of edge effects on bryophytes within harvested forests. *Forest Ecology and Management* 375, 223–229.

- Baker, T.P., Jordan, G.J., Steel, E.A., Fountain-Jones, N.M., Wardlaw, T.J., Baker, S.C., 2014. Microclimate through space and time: Microclimatic variation at the edge of regeneration forests over daily, yearly and decadal time scales. *Forest Ecology and Management* 334, 174–184.
- Barbault, R., 1995. *Ecologie des peuplements. Structure et dynamique de la biodiversité*, MASSON. ed. Paris, Milan, Barcelone.
- Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254, 1–15.
- Bartels, S.F., Chen, H.Y., 2010. Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? *Ecology* 91, 1931–1938.
- Barthod, C., Touzet, G., 1994. De Strasbourg à Helsinki les deux premières conférences ministérielles pour la protection des forêts en europe. *Revue Forestière Française XLVI*, 319–334.
- Bauhus, J., Puettmann, K., Messier, C., 2009. Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management* 258, 525–537.
- Bedi, P., Seidl, R., Motta, R., Fuhr, M., Firm, D., Krumm, F., Conedera, M., Ginzler, C., Wohlgemuth, T., Kulakowski, D., 2016. Changes of forest cover and disturbance regimes in the mountain forests of the Alps. *Forest ecology and management* In press.
- Bellemare, J., Motzkin, G., Foster, D.R., 2002. Legacies of the agricultural past in the forested present: an assessment of historical land-use effects on rich mesic forests. *Journal of Biogeography* 29, 1401–1420.
- Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A., Menozzi, P., 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132, 39–50.
- Bérard, C., 2015. *Géohistoire d'un patrimoine forestier de montagne : usages et pratiques en Chartreuse, Vercors et Bauges (Mémoire de Master 2 Histoire, spécialité Patrimoines)*. IRSTEA - Université Savoie Mont Blanc, IRSTEA - Université Savoie Mont Blanc.
- Berg, A., Ehnström, B., Gustafsson, L., Hallingbäck, T., Jonsell, M., Weslien, J., 1994. Threatened Plant, Animal, and Fungus Species in Swedish Forests: Distribution and Habitat Associations. *Conservation Biology* 8, 718–731.
- Bergamini, A., Scheidegger, C., Stofer, S., Carvalho, P., Davey, S., Dietrich, M., Dubs, F., Farkas, E., Groner, U., Kärkkäinen, K., Keller, C., Lökös, L., Lommi, S., Máguas, C., Mitchell, R., Pinho, P., Rico, V.J., Aragón, G., Truscott, A.-M., Wolseley, P., Watt, A., 2005. Performance of macrolichens and lichen genera as indicators of lichen species richness and composition. *Conservation Biology* 19, 1051–1062.
- Bergès, L., Avon, C., Arnaudet, L., Archaux, F., Chauchard, S., Dupouey, J.-L., 2016. Past landscape explains forest periphery-to-core gradient of understory plant communities in a reforestation context. *Diversity and Distributions* 22, 3–16.
- Bernhardt-Römermann, M., Baeten, L., Craven, D., De Frenne, P., Hédli, R., Lenoir, J., Bert, D., Brunet, J., Chudomelová, M., Decocq, G., Dierschke, H., Dirnböck, T., Dörfler, I., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Jaroszewicz, B., Keczyński, A., Kelly, D.L., Kirby, K.J., Kopecký, M., Macek, M.,

- Máliš, F., Mirtl, M., Mitchell, F.J.G., Naaf, T., Newman, M., Peterken, G., Petřík, P., Schmidt, W., Standovár, T., Tóth, Z., Calster, H.V., Verstraeten, G., Vladovič, J., Vild, O., Wulf, M., Verheyen, K., 2015. Drivers of temporal changes in temperate forest plant diversity vary across spatial scales. *Global Change Biology* 21, 3726–3737.
- Bernier, N., 1996. Altitudinal changes in humus form dynamics in a spruce forest at the montane level. *Plant and Soil* 178, 1–28.
- Bernier, N., Ponge, J.-F., 1994. Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biology & Biochemistry* 26, 183–220.
- Bigot, S., Rome, S., 2010. Contraintes climatiques dans les Préalpes françaises : évolution récente et conséquences potentielles futures. *EchoGéo* 14, 1–21.
- Bissardon, M., Guibal, L., Rameau, J.-C., 1997. CORINE Biotopes, version originale, Types d'habitats français. ENGREF, ATEN.
- Bonet, A., Pausas, J.G., 2004. Species richness and cover along a 60-year chronosequence in old-fields of southeastern Spain. *Plant Ecology* 174, 257–270.
- Bossuyt, B., Hermy, M., Deckers, J., 1999. Migration of herbaceous plant species across ancient recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology* 87, 628–638.
- Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S., Drapeau, P., 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1080–1093.
- Bouget, C., Brustel, H., Brin, A., Noblecourt, T., 2008a. Sampling saproxylic beetles with window flight traps: methodological insights. *Revue d'Ecologie (suite de La Terre et la Vie)* 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. *Revue d'Ecologie -Terre et Vie* suppl. 10, 33–36.
- Bouget, C., Larrieu, L., Brin, A., 2014a. Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecological Indicators* 36, 656–664.
- 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. *Biodiversity and Conservation* 22, 2111–2130.
- Bouget, C., Lassauce, A., Jonsell, M., 2012. Effects of fuelwood harvesting on biodiversity — a review focused on the situation in Europe. *Canadian Journal of Forest Research* 42, 1421–1432.
- Bouget, C., Parmain, G., Gilg, O., Noblecourt, T., Nusillard, B., Paillet, Y., Pernot, C., Larrieu, L., Gosselin, F., 2014b. Does a set-aside conservation strategy help the restoration of old-growth forest attributes and recolonization by saproxylic beetles? *Animal Conservation* 17, 342–353.
- Boyer, F., Mercier, C., Bonin, A., Le Bras, Y., Taberlet, P., Coissac, E., 2016. OBITOOLS: a UNIX-inspired software package for DNA metabarcoding. *Molecular Ecology Resources* 16, 176–182.
- Bricaud, O., 2010. Les lichens des forêts de la région méditerranéenne française et leur relation avec la continuité écologique des boisements (Rapport WWF). WWF, Association française de lichénologie, Marseille.

- 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. *Journal of Insect Conservation* 15, 653–669.
- 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. *Biodiversity and Conservation* 25, 587–602.
- Brunet, J., De Frenne, P., Holmström, E., Mayr, M.L., 2012. Life-history traits explain rapid colonization of young post-agricultural forests by understory herbs. *Forest Ecology and Management* 278, 55–62.
- Burrascano, S., Keeton, W.S., Sabatini, F.M., Blasi, C., 2013. Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. *Forest Ecology and Management* 291, 458–479.
- Buse, J., 2012. “Ghosts of the past”: flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands. *Journal of Insect Conservation* 16, 93–102.
- Bütler, R., Angelstam, P., Ekelund, P., Schlaepfer, R., 2004. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biological Conservation* 119, 305–318.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotnick, N., 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services: Functional diversity in ecology and conservation. *Journal of Applied Ecology* 48, 1079–1087.
- Carrara, R., Vázquez, D.P., 2010. The species-energy theory: a role for energy variability. *Ecography* 33, 942–948.
- Caruso, A., Rudolphi, J., Rydin, H., 2011. Positive edge effects on forest-interior cryptogams in clear-cuts. *PloS one* 6, e27936.
- Cateau, E., Courtin, O., Brustel, H., 2016. How and when should flightless, saproxylic, litter-dwelling coleoptera be surveyed? *Insect Conservation and Diversity* 9, 282–289.
- Cateau, E., Larrieu, L., Vallauri, D., Savoie, J.-M., Touroult, J., Brustel, H., 2015. Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d’un écosystème forestier. *Comptes Rendus Biologies* 338, 58–73.
- Cateau, E., Parrot, M., Reyna, K., Roux, A., Rossi, M., Bruciamacchie, M., Vallauri, D., 2013. Réseau d’îlots de vieux bois. Éléments de méthode et test dans les forêts publiques du Mont-Ventoux. Rapport WWF.
- Cesarz, S., Fahrenholz, N., Migge-Kleian, S., Platner, C., Schaefer, M., 2007. Earthworm communities in relation to tree diversity in a deciduous forest. *European Journal of Soil Biology* 43, S61–S67.
- Chauvat, M., Titsch, D., Zaytsev, A.S., Wolters, V., 2011a. Changes in soil faunal assemblages during conversion from pure to mixed forest stands. *Forest Ecology and Management* 262, 317–324.
- Chauvat, M., Trap, J., Perez, G., Delporte, P., Aubert, M., 2011b. Assemblages of Collembola across a 130-year chronosequence of beech forest. *Soil Organisms* 83, 405–411.

- Chauvat, M., Wolters, V., Dauber, J., 2007. Response of collembolan communities to land-use change and grassland succession. *Ecography* 30, 183–192.
- Chauvat, M., Zaitsev, A.S., Gabriel, E., Wolters, V., 2009. How do soil fauna and soil microbiota respond to beech forest growth? *Current Zoology* 55, 272–278.
- Chauvat, M., Zaitsev, A.S., Wolters, V., 2003. Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation. *Oecologia* 137, 269–276.
- Chen, G., Kéry, M., Zhang, J., Ma, K., 2009. Factors affecting detection probability in plant distribution studies. *Journal of Ecology* 97, 1383–1389.
- Chen, X.Y., Daniell, T.J., Neilson, R., O’Flaherty, V., Griffiths, B.S., 2010. A comparison of molecular methods for monitoring soil nematodes and their use as biological indicators. *European Journal of Soil Biology* 46, 319–324.
- Christensen, M., Hahn, K., Mountford, E.P., Ódor, P., Standovár, T., Rozenbergar, D., Diaci, J., Wijdeven, S., Meyer, P., Winter, S., Vrska, T., 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management* 210, 267–282.
- Clark, A.L., St. Clair, S.B., 2011. Mycorrhizas and secondary succession in aspen–conifer forests: Light limitation differentially affects a dominant early and late successional species. *Forest Ecology and Management* 262, 203–207.
- Compton, J.E., Boone, R.D., 2000. Long-Term Impacts of Agriculture on Soil Carbon and Nitrogen in New England Forests. *Ecology* 81, 2314.
- Connor, E.F., McCoy, E.D., 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist* 113, 791–833.
- Courbin, N., Fortin, D., Dussault, C., Courtois, R., 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology* 24, 1375–1388.
- Courty, P.-E., Buée, M., Diedhiou, A.G., Frey-Klett, P., Le Tacon, F., Rineau, F., Turpault, M.-P., Uroz, S., Garbaye, J., 2010. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts. *Soil Biology & Biochemistry* 42, 679–698.
- Čuchta, P., Miklisová, D., Kováč, L., 2012. A three-year study of soil Collembola communities in spruce forest stands of the High Tatra Mts (Slovakia) after a catastrophic windthrow event. *European Journal of Soil Biology* 50, 151–158.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guegan, J.-F., Hawkins, B.A., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Oberdorff, T., O’Brien, E., Turner, J.R.G., 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7, 1121–1134.
- Dajoz, R., 1998. *Les Insectes et la Forêt : Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier*. Technique Et Documentation.
- Dambrine, E., Dupouey, J.-L., Laüt, L., Humbert, L., Thinson, M., Beaufils, T., Richard, H., 2007. Present forest biodiversity pattern in France related to former roman agriculture. *Ecology* 88, 1430–1439.

- de Bello, F., Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C.H., Boulangeat, I., Mazel, F., Thuiller, W., 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography* 36, 393–402.
- De Cáceres, M., Legendre, P., Wiser, S.K., Brotons, L., 2012. Using species combinations in indicator value analyses. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 973–982.
- De Frenne, P., Baeten, L., Graae, B.J., Brunet, J., Wulf, M., Orczewska, A., Kolb, A., Jansen, I., Jamoneau, A., Jacquemyn, H., Hermy, M., Diekmann, M., De Schrijver, A., De Sanctis, M., Decocq, G., Cousins, S.A.O., Verheyen, K., 2011. Interregional variation in the floristic recovery of post-agricultural forests: Recovery of post-agricultural forest. *Journal of Ecology* 99, 600–609.
- DeBellis, T., Kernaghan, G., Bradley, R., Widden, P., 2006. Relationships between stand composition and ectomycorrhizal community structure in boreal mixed-wood forests. *Microbial ecology* 52, 114–126.
- Decaëns, T., Jiménez, J.J., Gioia, C., Measey, G.J., Lavelle, P., 2006. The values of soil animals for conservation biology. *European Journal of Soil Biology* 42, S23–S38.
- Decaëns, T., Porco, D., Rougerie, R., Brown, G.G., James, S.W., 2013. Potential of DNA barcoding for earthworm research in taxonomy and ecology. *Applied Soil Ecology* 65, 35–42.
- Déchêne, A.D., Buddle, C.M., 2009. Effects of experimental forest harvesting on oribatid mite biodiversity. *Forest Ecology and Management* 258, 1331–1341.
- Deleporte, S., 2001. Changes in the earthworm community of an acidophilous lowland beech forest during a stand rotation. *European Journal of Soil Biology* 37, 1–7.
- Desender, K., Eryvynck, A., Tack, G., 1999. Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders. *Belgium Journal of Zoology* 129, 139–156.
- Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F., 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117, 507–514.
- Didham, R.K., 1997. An overview of invertebrate responses to forest fragmentation, in: *Forests and Insects*. Watt A.D., Stork N.E., Hunter M.D., London, pp. 303–340.
- Diedhiou, A.G., Dupouey, J.-L., Buée, M., Dambrine, E., Laüt, L., Garbaye, J., 2009. Response of ectomycorrhizal communities to past Roman occupation in an oak forest. *Soil Biology & Biochemistry* 41, 2206–2213.
- Dittrich, S., Hauck, M., Jacob, M., Rommerskirchen, A., Leuschner, C., 2013a. Response of ground vegetation and epiphyte diversity to natural age dynamics in a Central European mountain spruce forest. *Journal of Vegetation Science* 24, 675–687.
- Dittrich, S., Hauck, M., Schweigatz, D., Dörfler, I., Hühne, R., Bade, C., Jacob, M., Leuschner, C., 2013b. Separating forest continuity from tree age effects on plant diversity in the ground and epiphyte vegetation of a Central European mountain spruce forest. *Flora* 208, 238–246.
- Duguid, M.C., Ashton, M.S., 2013. A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 303, 81–90.

- Dupouey, J.-L., Bachacou, J., Cosserat, R., Aberdam, S., Vallauri, D., Chappart, G., Corvisier de Villèle, M.-A., 2007. Vers la réalisation d'une carte géoréférencée des forêts anciennes de France. *Le Monde des cartes* 191, 85–98.
- Dupouey, J.-L., Dambrine, E., Laffite, J.D., Moares, C., 2002a. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* 83, 2978–2984.
- Dupouey, J.-L., Sciama, D., Koerner, W., Dambrine, É., Rameau, J.-C., 2002b. La végétation des forêts anciennes. *Revue Forestière Française* 6, 521–532.
- Dutilleul, P., Legendre, P., 1993. Spatial Heterogeneity against Heteroscedasticity: An Ecological Paradigm versus a Statistical Concept. *Oikos* 66, 153–171.
- Dzwonko, Z., 1993. Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. *Journal of Vegetation Science* 4, 693–698.
- EEA (Ed.), 2011. Landscape fragmentation in Europe: joint EEA-FOEN report, EEA report. European Environment Agency & Swiss Federal Office for the Environment, Copenhagen.
- EEA (Ed.), 2010a. Assessing biodiversity in Europe: the 2010 report, EEA report. European Environment Agency, Copenhagen.
- EEA, 2010b. Europe's ecological backbone: recognising the true value of our mountains (EEA Report No. No 6/2010). European Environment Agency, Copenhagen.
- Emberger, C., Larrieu, L., Gonin, P., 2013. Dix facteurs clés pour la diversité des espèces en forêt. Comprendre l'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP). Institut pour le développement forestier, Paris.
- Erdmann, G., Scheu, S., Maraun, M., 2012. Regional factors rather than forest type drive the community structure of soil living oribatid mites (Acari, Oribatida). *Experimental and Applied Acarology* 57, 157–169.
- Evans, K.L., Greenwood, J.J., Gaston, K.J., 2005. Dissecting the species-energy relationship. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272, 2155–2163.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2005. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81, 117.
- Fahrig, L., 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40, 1649–1663.
- Fahrig, L., 2003. Effect of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 487–515.
- FAO, 2015a. Global Forest Resources Assessment 2015: Desk reference. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- FAO, 2015b. Understanding mountain soils: a contribution from mountain areas to the International Year of Soils 2015. Food and agriculture organization of the United Nations, Roma.
- FAO, 2014. Situation des forêts du monde 2014: mieux tirer parti des avantages socioéconomiques des forêts. FAO, Rome.

- Favre, C., Granier, E., Cosserat-Mangeot, R., Bachacou, J., Dupouey, J.-L., 2011. Digitalisation des cartes anciennes. Manuel pour la vectorisation de l'usage des sols et le géoréférencement de la carte d'Etat-Major. INRA, Champenoux.
- Felton, A., Lindbladh, M., Brunet, J., Fritz, Ö., 2010. Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *Forest Ecology and Management* 260, 939–947.
- Fenton, N.J., Bergeron, Y., 2008. Does time or habitat make old-growth forests species rich? Bryophyte richness in boreal *Picea mariana* forests. *Biological Conservation* 141, 1389–1399.
- Fernández-Toirán, L.M., Àgreda, T., Olano, J.M., 2006. Stand age and sampling year effect on the fungal fruit body community in *Pinus pinaster* forests in central Spain. *Canadian Journal of Botany* 84, 1249–1258.
- Fierer, N., Jackson, R.B., 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 626–631.
- Flinn, K.M., Marks, P.L., 2007. Agricultural legacies in forest environments: tree communities, soil properties, and light availability. *Ecological Applications* 17, 452–463.
- Flinn, K.M., Vellend, M., 2005. Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3, 243–250.
- Forest Europe, 2015. State of Europe's forests. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe.
- Forest Europe, UNECE and FAO, 2011. State of Europe's forests 2011: status and trends in sustainable forest management in Europe. Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, Oslo.
- Fountain-Jones, N.M., Baker, S.C., Jordan, G.J., 2015a. Moving beyond the guild concept: developing a practical functional trait framework for terrestrial beetles. *Ecological Entomology* 40, 1–13.
- Fountain-Jones, N.M., Jordan, G.J., Baker, T.P., Balmer, J.M., Wardlaw, T., Baker, S.C., 2015b. Living near the edge: being close to mature forest increases the rate of succession in beetle communities. *Ecological Applications* 25, 800–811.
- Franc, N., Götmark, F., Økland, B., Nordén, B., Paltto, H., 2007. Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biological Conservation* 135, 86–98.
- Franklin, J.F., Van Pelt, R., 2004. Spatial aspects of structural complexity in old-growth forests. *Journal of Forestry* 102, 22–28.
- Frego, K.A., 2007. Bryophytes as potential indicators of forest integrity. *Forest Ecology and Management* 242, 65–75.
- Fritz, Ö., Brunet, J., 2010. Epiphytic bryophytes and lichens in Swedish beech forests – effects of forest history and habitat quality. *Ecological Bulletins* 53, 95–107.

- Fritz, Ö., Gustafsson, L., Larsson, K., 2008a. Does forest continuity matter in conservation? – A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biological Conservation* 141, 655–668.
- Fritz, Ö., Niklasson, M., Churski, M., 2008b. Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Applied Vegetation Science* 12, 93–106.
- Gao, T., Hedblom, M., Emilsson, T., Nielsen, A.B., 2014. The role of forest stand structure as biodiversity indicator. *Forest Ecology and Management* 330, 82–93.
- Gauquelin, X., Courbaud, B., 2006. Guide des sylvicultures des forêts de montagne - Alpes du Nord françaises. Cemagref, CRPF Rhône-Alpes, ONF.
- Gause, G.F., 1934. *The struggle for existence*, Hafner Publication Co. ed. Hafner Publication Co., New-York.
- Gellrich, M., Baur, P., Koch, B., Zimmermann, N.E., 2007. Agricultural land abandonment and natural forest re-growth in the Swiss mountains: A spatially explicit economic analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118, 93–108.
- Gladiné Martin, J., 2009. Reconstitution historique de l'exploitation forestière dans le Vercors. Forêts de Lente, Autrans et Engins au cours du 20^{ème} siècle. (Rapport de stage Master 2). Cemagref, Grenoble.
- González-Megías, A., María Gómez, J., Sánchez-Piñero, F., 2007. Diversity-habitat heterogeneity relationship at different spatial and temporal scales. *Ecography* 30, 31–41.
- Gosselin, M., 2002. Influence des facteurs spatiaux sur la biodiversité: taille des parcelles, répartition spatiale des classes d'âges, quantité de lisière, in: *Biodiversité et Gestion Forestière. Connaître Pour Préserver. Synthèse Bibliographique*. Coord. Gosselin M. & Laroussinie O., Etudes, Gestion Des Territoires. Ecofor, Cemagref, Paris, pp. 101–126.
- Gossner, M.M., Engel, K., Jessel, B., 2008. Plant and arthropod communities in young oak stands: are they determined by site history? *Biodiversity and Conservation* 17, 3165–3180.
- Gossner, M.M., Lachat, T., Brunet, J., Isacson, G., Bouget, C., Brustel, H., Brandl, R., Weisser, W.W., Müller, J., 2013. Current Near-to-Nature Forest Management Effects on Functional Trait Composition of Saproxyllic Beetles in Beech Forests: Functional Diversity of Beetles. *Conservation Biology* 27, 605–614.
- Gossner, M.M., Wende, B., Levick, S., Schall, P., Floren, A., Linsenmair, K.E., Steffan-Dewenter, I., Schulze, E.-D., Weisser, W.W., 2016. Deadwood enrichment in European forests – Which tree species should be used to promote saproxyllic beetle diversity? *Biological Conservation* 201, 92–102.
- Graae, B.J., 2000. The effect of landscape fragmentation and forest continuity on forest floor species in two regions of Denmark. *Journal of Vegetation Science* 11, 881–892.
- Graae, B.J., Sunde, P.B., 2000. The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography* 720–731.
- Graae, B.J., Sunde, P.B., Fritzboøger, B., 2003. Vegetation and soil differences in ancient opposed to new forest. *Forest Ecology and Management* 177, 179–190.

- Grinnell, J., 1917. Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist* 115–128.
- Grosso, G., 2012. Elaboration d'un protocole d'identification des forêts subnaturelles pour leur intégration à la gestion forestière (Rapport de stage Master 2). Université Bordeaux 1.
- Grytnes, J.A., Vetaas, O.R., 2002. Species Richness and Altitude: A Comparison between Null Models and Interpolated Plant Species Richness along the Himalayan Altitudinal Gradient, Nepal. *The American Naturalist* 159, 294–304.
- Gustafsson, L., Baker, S.C., Bauhus, J., Beese, W.J., Brodie, A., Kouki, J., Lindenmayer, D.B., Lohmus, A., Pastur, G.M., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, W.J.A., Wayne, A., Franklin, J.F., 2012. Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests: A World Perspective. *BioScience* 62, 633–645.
- Gustafsson, L., Bauhus, J., Kouki, J., Lohmus, A., Sverdrup-Thygeson, A., 2013. Retention forestry: an integrated approach in practical use, in: *Integrative Approaches as an Opportunity for the Conservation of Forest Biodiversity*. Kraus D., Krumm F. (eds), European Forest Institute, pp. 74–81.
- 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. *Scandinavian Journal of Forest Research* 25, 295–308.
- Hall, L.S., Krausman, P.R., Morrison, M.L., 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 173–182.
- Halpern, C.B., Spies, T.A., 1995. Plant Species Diversity in Natural and Managed Forests of the Pacific Northwest. *Ecological Applications* 5, 913–934.
- Hammond, J.H.E., Langor, D.W., Spence, J.R., 2004. Saproxyllic beetles (Coleoptera) using *Populus* in boreal aspen stands of western Canada: spatiotemporal variation and conservation of assemblages. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 1–19.
- Háněl, L., 2001. Succession of soil nematodes in pine forests on coal-mining sands near Cottbus, Germany. *Applied Soil Ecology* 16, 23–34.
- Háněl, L., 1996. Soil nematodes in five spruce forests of the Beskydy mountains, Czech Republic. *Fundamental & Applied Nematology* 19, 15–24.
- Hansen, A.J., McComb, W.C., Vega, R., Raphael, M.G., Hunter, M., 1995. Bird Habitat Relationships in Natural and Managed Forests in the West Cascades of Oregon. *Ecological Applications* 5, 555–569.
- Hansen, M.C., Stehman, S.V., Potapov, P.V., 2010. Quantification of global gross forest cover loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 8650–8655.
- Hanski, I., 1999. *Metapopulation Ecology*, Oxford University Press. ed. Oxford University Press, Oxford.
- Hanski, I., Ovaskainen, O., 2002. Extinction debt at extinction threshold. *Conservation biology* 16, 666–673.

- Harmer, R., Peterken, G., Kerr, G., Poulton, P., 2001. Vegetation changes during 100 years of development of two secondary woodlands on abandoned arable land. *Biological Conservation* 101, 291–304.
- Harper, K.A., MacDonald, E., Burton, P.J., Chen, J., Brososke, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., Esseen, P.-A., 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19, 768–782.
- Hasegawa, M., Okabe, K., Fukuyama, K., Makino, S., Okochi, I., Tanaka, H., Goto, H., Mizoguchi, T., Sakata, T., 2013. Community structures of Mesostigmata, Prostigmata and Oribatida in broad-leaved regeneration forests and conifer plantations of various ages. *Experimental and Applied Acarology* 59, 391–408.
- Hauck, M., De Bruyn, U., Leuschner, C., 2013. Dramatic diversity losses in epiphytic lichens in temperate broad-leaved forests during the last 150 years. *Biological Conservation* 157, 136–145.
- Hedde, M., Aubert, M., Bureau, F., Margerie, P., Decaëns, T., 2007. Soil detritivore macro-invertebrate assemblages throughout a managed beech rotation. *Annales of Forest Science* 64, 219–228.
- Heikkinen, R.K., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R.G., Körber, J.-H., 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography* 16, 754–763.
- Heiniger, C., Barot, S., Ponge, J.-F., Salmon, S., Botton-Divet, L., Carmignac, D., Dubs, F., 2014. Effect of habitat spatiotemporal structure on collembolan diversity. *Pedobiologia* 57, 103–117.
- Heneghan, L., Salmore, A., Crossley Jr., D.A., 2004. Recovery of decomposition and soil microarthropod communities in an Appalachian watershed two decades after a clearcut. *Forest Ecology and Management* 189, 353–362.
- Hermý, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., Lawesson, J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91, 9–22.
- Hermý, M., Verheyen, K., 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. *Ecological Research* 22, 361–371.
- Hibbett, D.S., Ohman, A., Glotzer, D., Nuhn, M., Kirk, P., Nilsson, H.R., 2011. Progress in molecular and morphological taxon discovery in Fungi and options for formal classification of environmental sequences. *Fungal Biology Reviews* 25, 38–47.
- Hillebrand, H., 2004. On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. *The American Naturalist* 163, 192–211.
- HilleRisLambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., Mayfield, M.M., 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43, 227–248.
- Hilmo, O., Såstad, S.M., 2001. Colonization of old-forest lichens in a young and an old boreal *Picea abies* forest: an experimental approach. *Biological Conservation* 102, 251–259.

- Hjältén, J., Stenbacka, F., Pettersson, R.B., Gibb, H., Johansson, T., Danell, K., Ball, J.P., Hilszczański, J., 2012. Micro and Macro-Habitat Associations in Saproxyllic Beetles: Implications for Biodiversity Management. *PLoS ONE* 7, e41100.
- Hofmeister, J., Hošek, J., Brabec, M., Hédli, R., Modrý, M., 2013. Strong influence of long-distance edge effect on herb-layer vegetation in forest fragments in an agricultural landscape. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15, 293–303.
- Honkanen, M., Roberge, J.-M., Rajasärkkä, A., Mönkkönen, M., 2010. Disentangling the effects of area, energy and habitat heterogeneity on boreal forest bird species richness in protected areas. *Global Ecology and Biogeography* 19, 61–71.
- Honnay, O., Bossuyt, B., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Hermy, M., 2002a. Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. *Biodiversity & Conservation* 11, 213–242.
- Honnay, O., Hermy, M., Coppin, P., 1999. Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management* 115, 157–170.
- Honnay, O., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., Hermy, M., 2005. Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist* 166, 723–736.
- Honnay, O., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Bossuyt, B., Hermy, M., 2002b. Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters* 5, 525–530.
- Hooper, D.U., Chapin lii, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., others, 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs* 75, 3–35.
- Humphrey, J.W., Davey, S., Peace, A.J., Ferris, R., Harding, K., 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation* 107, 165–180.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415–427.
- Ibañez, J.J., De-Alba, S., Lobo, A., Zucarello, V., 1998. Pedodiversity and global soil patterns at coarse scales (with discussion). *Geoderma* 83, 171–192.
- Ildikó, K., Ódor, P., 2010. The effect of stand structure and tree species composition on epiphytic bryophytes in mixed deciduous–coniferous forests of Western Hungary. *Biological Conservation* 143, 2063–2069.
- Irmiler, U., Arp, H., Nötzold, R., 2010. Species richness of saproxyllic beetles in woodlands is affected by dispersion ability of species, age and stand size. *Journal of Insect Conservation* 14, 227–235.
- Jackson, S.T., Sax, D.F., 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 153–160.
- Jamoneau, A., Chabrerie, O., Closset-Kopp, D., Decocq, G., 2012. Fragmentation alters beta-diversity patterns of habitat specialists within forest metacommunities. *Ecography* 35, 124–133.

- 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.
- Janssen, P., Hébert, C., Fortin, D., 2011. Biodiversity conservation in old-growth boreal forest: black spruce and balsam fir snags harbour distinct assemblages of saproxylic beetles. *Biodiversity and Conservation* 20, 2917–2932.
- Johnson, D., Ijdo, M., Genney, D.R., Anderson, I.C., Alexander, I.J., 2005. How do plants regulate the function, community structure, and diversity of mycorrhizal fungi? *Journal of Experimental Botany* 56, 1751–1760.
- Jonášová, M., Prach, K., 2008. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biological Conservation* 141, 1525–1535.
- Jonsell, M., Hansson, J., Wedmo, L., 2007. Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden – Comparisons between tree species and diameters. *Biological Conservation* 138, 89–99.
- Jonsell, M., Weslien, J., Ehnström, B., 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation* 7, 749–764.
- Junninen, K., Komonen, A., 2011. Conservation ecology of boreal polypores: A review. *Biological Conservation* 144, 11–20.
- Junninen, K., Similä, M., Kouki, J., Kotiranta, H., 2006. Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia. *Ecography* 29, 75–83.
- Kaneko, N., Sugawara, Y., Miyamoto, T., Hasegawa, M., Hiura, T., 2005. Oribatid mite community structure and tree species diversity: A link? *Pedobiologia* 49, 521–528.
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157–164.
- Keddy, P.A., Weiher, E., 1999. *Ecological assembly rules: Perspectives, Advances, Retreats*, Cambridge University Press. ed. Cambridge University Press., Cambridge.
- Kelemen, K., Kriván, A., Standovár, T., 2014. Effects of land-use history and current management on ancient woodland herbs in Western Hungary. *Journal of Vegetation Science* 25, 172–183.
- Kernaghan, G., 2005. Mycorrhizal diversity: Cause and effect? *Pedobiologia* 49, 511–520.
- Kéry, M., Schmidt, B., 2008. Imperfect detection and its consequences for monitoring for conservation. *Community Ecology* 9, 207–216.
- Király, I., Nascimbene, J., Tinya, F., Ódor, P., 2013. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 22, 209–223.
- Koerner, W., Dupouey, J.-L., Dambrine, E., Benoit, M., 1997. Influence of Past Land Use on the Vegetation and Soils of Present Day Forest in the Vosges Mountains, France. *Journal of Ecology* 85, 351–358.

- Koivula, M., Kukkonen, J., Niemelä, J., 2002. Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodiversity and Conservation* 11, 1269–1288.
- Kolasa, J., Pickett, S.T.A., 1991. *Ecological heterogeneity*, Springer-Verlag. ed. Springer-Verlag, New-York.
- Kolb, A., Diekmann, M., 2004. Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *Journal of Vegetation Science* 15, 199–208.
- Korboulewsky, N., Perez, G., Chauvat, M., 2016. How tree diversity affects soil fauna diversity: A review. *Soil Biology and Biochemistry* 94, 94–106.
- Körner, C., 2007. The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 569–574.
- Körner, C., 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends in Ecology & Evolution* 15, 513–514.
- Kozak, J., 2003. Forest Cover Change in the Western Carpathians in the Past 180 Years: A Case Study in the Orawa Region in Poland. *Mountain Research and Development* 23, 369–375.
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., Levine, J.M., 2014. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29, 592–599.
- Kranabetter, J.M., Friesen, J., Gamiet, S., Kroeger, P., 2005. Ectomycorrhizal mushroom distribution by stand age in western hemlock – lodgepole pine forests of northwestern British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 1527–1539.
- Kuuluvainen, T., 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fennica* 36, 97–125.
- Kuusinen, M., 1996. Cyanobacterial macrolichens on *Populus tremula* as indicator of forest continuity in Finland. *Biological Conservation* 75, 43–49.
- Lachat, T., Wermelinger, B., Gossner, M.M., Bussler, H., Isacson, G., Müller, J., 2012. Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. *Ecological Indicators* 23, 323–331.
- 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. *European Journal of Forest Research* 131, 773–786.
- Lassau, S.A., Hochuli, D.F., 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27, 157–164.
- Lassauce, A., Anselme, P., Lieutier, F., Bouget, C., 2012a. Coppice-with-standards with an overmature coppice component enhance saproxylic beetle biodiversity: A case study in French deciduous forests. *Forest Ecology and Management* 266, 273–285.
- Lassauce, A., Larrieu, L., Paillet, Y., Lieutier, F., Bouget, C., 2012b. The effects of forest age on saproxylic beetle biodiversity: implications of shortened and extended rotation lengths in a French oak high forest. *Insect Conservation and Diversity* 6, 396–410.

- Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators* 11, 1027–1039.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ewers, R.M., Harms, K.E., Luizão, R.C.C., Ribeiro, J.E., 2007. Habitat Fragmentation, Variable Edge Effects, and the Landscape-Divergence Hypothesis. *PLoS ONE* 2, e1017.
- Lavelle, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quéfier, F., Thébault, A., Bonis, A., 2008. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology* 22, 134–147.
- Lebrun, P., van Straalen, N.M., 1995. Oribatid mites: prospects for their use in ecotoxicology. *Experimental & applied acarology* 19, 361–379.
- Levins, R., 1979. Coexistence in a variable environment. *American Naturalist* 765–783.
- Lewandowski, A.S., Noss, R.F., Parsons, D.R., 2010. The Effectiveness of Surrogate Taxa for the Representation of Biodiversity. *Conservation Biology* 24, 1367–1377.
- Li, H., Reynolds, J.F., 1995. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos* 280–284.
- Lier, M., Parviainen, J., Nivet, C., Gosselin, M., Gosselin, F., Paillet, Y., 2013. European initiatives on criteria and indicators for forest biodiversity, in: *Integrative Approaches as an Opportunity for the Conservation of Forest Biodiversity*. Kraus D., Krumm F. (eds), European Forest Institute, pp. 32–42.
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F., Fischer, J., 2006. General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation* 131, 433–445.
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F., Löhmus, A., Baker, S.C., Bauhus, J., Beese, W., Brodie, A., Kiehl, B., Kouki, J., Pastur, G.M., Messier, C., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, J., Wayne, A., Gustafsson, L., 2012. A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues. *Conservation Letters* 5, 421–431.
- Lindenmayer, D.B., Margules, C.R., Botkin, D.B., 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology* 14, 941–950.
- Lindhe, A., Lindelöw, Å., 2004. Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management* 203, 1–20.
- Lindo, Z., Visser, S., 2004. Forest floor microarthropod abundance and oribatid mite (Acari: Oribatida) composition following partial and clear-cut harvesting in the mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 998–1006.
- Loehle, C., Li, B.-L., 1996. Habitat Destruction and the Extinction Debt Revisited. *Ecological Applications* 6, 784–789.
- Lomolino, M., 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and biogeography* 10, 3–13.
- MAAF, IGN, 2016. Indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines, édition 2015, Résultats. Maaf-IGN, Paris.
- MacArthur, R.H., MacArthur, J.W., 1961. On Bird Species Diversity. *Ecology* 42, 594–598.

- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton (New Jersey).
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1963. An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution* 17, 373–387.
- MacKenzie, D.I., Nichols, J.D., Lachman, G.B., Droege, S., Andrew Royle, J., Langtimm, C.A., 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83, 2248–2255.
- Mäder, P., Fliebbach, A., Dubois, D., Gunst, L., Fried, P., Niggli, U., 2002. Soil Fertility and Biodiversity in Organic Farming. *Science* 296, 1694–1697.
- Magura, T., Tóthmérész, B., Elek, Z., 2003. Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. *Biodiversity and Conservation* 12, 73–85.
- Malmström, A., 2012. Life-history traits predict recovery patterns in Collembola species after fire: A 10 year study. *Applied Soil Ecology* 56, 35–42.
- Marmor, L., Tõrra, T., Saag, L., Randlane, T., 2011. Effects of forest continuity and tree age on epiphytic lichen biota in coniferous forests in Estonia. *Ecological Indicators* 11, 1270–1276.
- Marozas, V., Grigaitis, V., Brazaitis, G., 2005. Edge effect on ground vegetation in clear-cut edges of pine-dominated forests. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20, 43–48.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L., Rauh, J., 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological conservation* 94, 199–209.
- Mather, A.S., Fairbairn, J., Needle, C.L., 1999. The course and drivers of the forest transition: the case of France. *Journal of Rural Studies* 15, 65–90.
- Matthies, D., Bräuer, I., Maibom, W., Tschardt, T., 2004. Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants. *Oikos* 105, 481–488.
- Matuszkiewicz, J.M., Kowalska, A., Kozłowska, A., Roo-Zielińska, E., Solon, J., 2013. Differences in plant-species composition, richness and community structure in ancient and post-agricultural pine forests in central Poland. *Forest Ecology and Management* 310, 567–576.
- McCook, L.J., 1994. Understanding ecological community succession: Causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110, 115–147.
- McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C., Bauhus, J., 2005. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management* 218, 1–24.
- McGee, G.G., Leopold, D.J., Nyland, R.D., 1999. Structural characteristics of old-growth, maturing, and partially cut northern hardwood forests. *Ecological Applications* 9, 1316–1329.
- McGlynn, T.P., Weiser, M.D., Dunn, R.R., 2010. More individuals but fewer species: testing the “more individuals hypothesis” in a diverse tropical fauna. *Biology Letters* 6, 490–493.
- McSorley, R., Walter, D.E., 1991. Comparison of soil extraction methods for nematodes and microarthropods. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 34, 201–207.
- MEDD, 2005. Protocole de suivi d’espaces naturels protégés. ENGREF/ONF/RNF/CEMAGREF.

- Mercier, C., Boyer, F., Bonin, A., Coissac, E., 2013. SUMATRA and SUMACLUSt: fast and exact comparison and clustering of sequences.
- Meyer, P., Schmidt, M., 2011. Accumulation of dead wood in abandoned beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in northwestern Germany. *Forest Ecology and Management* 261, 342–352.
- Migge, S., Maraun, M., Scheu, S., Schaefer, M., 1998. The oribatid mite community (Acarina) of pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) of different age. *Applied Soil Ecology* 9, 115–121.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*.
- Mölder, A., Schmidt, M., Engel, F., Schönfelder, E., Schulz, F., 2015. Bryophytes as indicators of ancient woodlands in Schleswig-Holstein (Northern Germany). *Ecological Indicators* 54, 12–30.
- Moning, C., Müller, J., 2009. Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. *Ecological Indicators* 9, 922–932.
- Moning, C., Werth, S., Dziock, F., Bäessler, C., Bradtka, J., Hothorn, T., Müller, J., 2009. Lichen diversity in temperate montane forests is influenced by forest structure more than climate. *Forest Ecology and Management* 258, 745–751.
- Moore, J.C., Berlow, E.L., Coleman, D.C., de Ruiter, P.C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N.C., McCann, K.S., Melville, K., Morin, P.J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A.D., Post, D.M., Sabo, J.L., Scow, K.M., Vanni, M.J., Wall, D.H., 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7, 584–600.
- Morin, P.J., 2011. *Community Ecology*, 2nd Edition, Wiley-Blackwell. ed. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Müller, J., Bussler, H., Bense, U., Brustel, H., Flechtner, G., Fowles, A., Kahlen, M., Möller, G., Mühle, H., Schmidl, J., Zabransky, P., 2005. Urwald relict species - saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. *Waldökologie Online* 2, 106–113.
- Müller, J., Bütler, R., 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research* 122, 981–992.
- Müller, J., Jarzabek-Müller, A., Bussler, H., Gossner, M.M., 2014. Hollow beech trees identified as keystone structures for saproxylic beetles by analyses of functional and phylogenetic diversity. *Animal Conservation* 17, 154–162.
- Muller-Landau, H.C., 2014. Plant diversity rooted in pathogens. *Nature* 506, 44–45.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Naaf, T., Kolk, J., 2015. Colonization credit of post-agricultural forest patches in NE Germany remains 130–230years after reforestation. *Biological Conservation* 182, 155–163.
- Naaf, T., Wulf, M., 2011. Traits of winner and loser species indicate drivers of herb layer changes over two decades in forests of NW Germany: Traits indicate drivers of change. *Journal of Vegetation Science* 22, 516–527.

- Nageleisen, L.M., Bouget, C., 2009. L'étude des insectes en forêt : méthodes et techniques, éléments essentiels pour une standardisation. Synthèse des réflexions menées par le groupe de travail « Inventaires Entomologiques en Forêt » (Inv.Ent.For.), Les Dossiers Forestiers.
- Naman, S., Amandier, L., Beaudesson, P., Laporte, M., 2013. Les plantes et l'ancienneté de l'état boisé. Centre National de la Propriété Forestière, Paris.
- Nascimbene, J., Dainese, M., Sitzia, T., 2013a. Contrasting responses of epiphytic and dead wood-dwelling lichen diversity to forest management abandonment in silver fir mature woodlands. *Forest Ecology and Management* 289, 325–332.
- Nascimbene, J., Marini, L., Motta, R., Nimis, P.L., 2009a. Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodiversity and Conservation* 18, 1509–1522.
- Nascimbene, J., Marini, L., Nimis, P.L., 2010. Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in Alpine spruce forests. *Forest Ecology and Management* 260, 603–609.
- Nascimbene, J., Marini, L., Nimis, P.L., 2009b. Influence of tree species on epiphytic macrolichens in temperate mixed forests of northern Italy. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 785–791.
- Nascimbene, J., Marini, L., Nimis, P.L., 2007. Influence of forest management on epiphytic lichens in a temperate beech forest of northern Italy. *Forest Ecology and Management* 247, 43–47.
- Nascimbene, J., Thor, G., Nimis, P.L., 2013b. Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe – A review. *Forest Ecology and Management* 298, 27–38.
- Ness, J.H., Morin, D.F., 2008. Forest edges and landscape history shape interactions between plants, seed-dispersing ants and seed predators. *Biological Conservation* 141, 838–847.
- Nicotra, A.B., Chazdon, R.L., Iriarte, S.V.B., 1999. Spatial Heterogeneity of Light and Woody Seedling Regeneration in Tropical Wet Forests. *Ecology* 80, 1908–1926.
- Niemelä, J., Haila, Y., Puntilla, P., 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography* 19, 352–368.
- Niemelä, J., Koivula, M., Kotze, J.D., 2007. The effects of forestry on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in boreal forests. *Journal of Insect Conservation* 11, 5–18.
- Nilsson, S.G., Baranowski, R., 1997. Habitat predictability and the occurrence of wood beetles in old-growth beech forests. *Ecography* 20, 491–498.
- Nordén, B., Appelqvist, T., 2001. Conceptual problems of Ecological Continuity and its bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 10, 779–791.
- Nordén, B., Paltto, H., Götmark, F., Wallin, K., 2007. Indicators of biodiversity, what do they indicate? – Lessons for conservation of cryptogams in oak-rich forest. *Biological Conservation* 135, 369–379.
- Nowak, E., 2001. Enchytraeid communities in successional habitats (from meadow to forest). *Pedobiologia* 45, 497–508.

- Öckinger, E., Niklasson, M., Nilsson, S.G., 2005. Is local distribution of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* limited by dispersal capacity or habitat quality? *Biodiversity and Conservation* 14, 759–773.
- Ódor, P., Király, I., Tinya, F., Bortignon, F., Nascimbene, J., 2013. Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *Forest Ecology and Management* 306, 256–265.
- 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. *Biodiversity & Conservation* 5, 75–100.
- Økland, J., 1996. A comparison of three methods of trapping saproxylic beetles. *European Journal of Entomology* 93, 195–209.
- Oldeman, R.A.A., 1990. *Forests : Elements of Silvology*, Springer-Verlag. ed. Springer-Verlag, Berlin.
- Oliver, I., Beattie, A.J., York, A., 1998. Threatened species in a vanishing habitat: plants and invertebrates in calcareous grasslands in the Swiss Jura mountains. *Conservation Biology* 12, 822–835.
- ONF, 2012. *Gestion durable des forêts domaniales, produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité*. ONF, Paris.
- ONF, 2010. *Les arbres à conserver pour la biodiversité. Comment les identifier et les désigner ? Fiche technique - Biodiversité (No. n°3)*. ONF, Paris.
- ONF, 1998. *Arbres morts, arbres à cavités. Pourquoi, comment ? Guide technique*. ONF, Fontainebleau.
- ONF, 1993. *Instruction sur la prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière*. ONF, Paris.
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjalten, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.-J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastià, M.-T., Schmidt, W., Standovár, T., Tóthmérész, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Virtanen, R., 2009. Biodiversity Differences between Managed and Unmanaged Forests: Meta-Analysis of Species Richness in Europe. *Conservation Biology* 24, 101–112.
- 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. *Forest Ecology and Management* 346, 51–64.
- Palfner, G., Casanova-Katny, M.A., Read, D.J., 2005. The mycorrhizal community in a forest chronosequence of Sitka spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.] in Northern England. *Mycorrhiza* 15, 571–579.
- Palo, A., Ivask, M., Liira, J., 2013. Biodiversity composition reflects the history of ancient semi-natural woodland and forest habitats—Compilation of an indicator complex for restoration practice. *Ecological Indicators* 34, 336–344.

- Panesar, T.S., Marshall, V.G., Barclay, H.J., 2001. Abundance and diversity of soil nematodes in chronosequences of coastal Douglas-fir forests on Vancouver Island, British Columbia. *Pedobiologia* 45, 193–212.
- Paquin, P., 2008. Carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in the black spruce succession of eastern Canada. *Biological Conservation* 141, 261–275.
- Paquin, P., Coderre, D., 1997. Changes in soil macroarthropod communities in relation to forest maturation through three successional stages in the Canadian boreal forest. *Oecologia* 112, 104–111.
- Pärtel, M., Helm, A., Ingerpuu, N., Reier, Ü., Tuvi, E.-L., 2004. Conservation of Northern European plant diversity: the correspondence with soil pH. *Biological Conservation* 120, 525–531.
- Paul, K.I., Polglase, P.J., Nyakuengama, J.G., Khanna, P.K., 2002. Change in soil carbon following afforestation. *Forest ecology and management* 168, 241–257.
- Peck, R.W., Niwa, C.G., 2005. Longer-Term Effects of Selective Thinning on Microarthropod Communities in a Late-Successional Coniferous Forest. *Environmental Entomology* 34, 646–655.
- Pellissier, V., Bergès, L., Nedeltcheva, T., Schmitt, M.-C., Avon, C., Cluzeau, C., Dupouey, J.-L., 2013. Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. *Journal of Vegetation Science* 24, 9–24.
- Perez, G., Decaëns, T., Dujardin, G., Akpa-Vinceslas, M., Langlois, E., Chauvat, M., 2013. Response of collembolan assemblages to plant species successional gradient. *Pedobiologia* 56, 169–177.
- Peterken, G.F., Game, M., 1984. Historical Factors Affecting the Number and Distribution of Vascular Plant Species in the Woodlands of Central Lincolnshire. *Journal of Ecology* 72, 155–182.
- Peterson, E.B., McCune, B., 2001. Diversity and succession of epiphytic macrolichen communities in low-elevation managed conifer forests in Western Oregon. *Journal of Vegetation Science* 12, 511–524.
- Pickett, S.T.A., Ostfeld, R.S., Shachak, M., Likens, G.E., 1997. *The ecological basis of conservation: heterogeneity, ecosystems, and biodiversity*, Chapman & Hall. ed. Chapman & Hall, 432.
- Plue, J., Hermy, M., Verheyen, K., Thuillier, P., Saguez, R., Decocq, G., 2008. Persistent changes in forest vegetation and seed bank 1,600 years after human occupation. *Landscape Ecology* 23, 673–688.
- Ponge, J.-F., André, J., Zackrisson, O., Bernier, N., Nilsson, M.-C., Gallet, C., 1998. The forest regeneration puzzle. *BioScience* 48, 523–530.
- Ponge, J.-F., Chevalier, R., 2006. Humus Index as an indicator of forest stand and soil properties. *Forest Ecology and Management* 233, 165–175.
- Ponge, J.-F., Delhay, L., 1995. The heterogeneity of humus profiles and earthworm communities in a virgin beech forest. *Biology and Fertility of Soils* 20, 24–32.
- Ponge, J.-F., Dubs, F., Gillet, S., Sousa, J.P., Lavelle, P., 2006. Decreased biodiversity in soil springtail communities: the importance of dispersal and landuse history in heterogeneous landscapes. *Soil Biology & Biochemistry* 38, 1158–1161.

- Ponge, J.-F., Gillet, S., Dubs, F., Feodoroff, E., Haese, L., Sousa, J.P., Lavelle, P., 2003. Collembolan communities as bioindicators of land use intensification. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 813–826.
- QGIS Development Team, 2015. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Rainio, J., Niemelä, J., 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 12, 487–506.
- Ramade, F., 2003. *Éléments d'écologie. Ecologie fondamentale*. 3ème éditions, DUNOD. ed, Sciences Sup. DUNOD, Paris.
- Ranius, T., Johansson, P., Berg, N., Niklasson, M., 2008. The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. *Journal of Vegetation Science* 19, 653–662.
- Räty, M., Huhta, V., 2004a. Earthworm communities in birch stands with different origin in central Finland. *Pedobiologia* 48, 283–291.
- Räty, M., Huhta, V., 2004b. Communities of Enchytraeidae (Oligochaeta) in planted birch stands as compared with natural forests in central Finland. *Biology and Fertility of Soils* 40, 413–420.
- Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J.-F., Kerbiriou, C., 2013. Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecological Indicators* 34, 221–230.
- Ries, L., Fletcher Jr, R.J., Battin, J., Sisk, T.D., 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 491–522.
- Rinaldi, A.C., Comandini, O., Kuyper, T.W., 2008. Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Diversity* 33, 1–45.
- Rolstad, J., Gjerde, I., Gundersen, V.S., Sætersdal, M., 2002. Use of Indicator Species to Assess Forest Continuity: a Critique. *Conservation Biology* 16, 253–257.
- Rose, F., 1976. Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands, in: *Lichenology: Progress and Problems*. Brown, D.H., Hawksworth, D.L. & Bailey, R.H., London, pp. 278–307.
- Rukke, B.A., 2000. Effects of habitat fragmentation: increased isolation and reduced habitat size reduces the incidence of dead wood fungi beetles in a fragmented forest landscape. *Ecography* 23, 492–502.
- Sabatini, F.M., Burrascano, S., Tuomisto, H., Blasi, C., 2014. Ground Layer Plant Species Turnover and Beta Diversity in Southern-European Old-Growth Forests. *PLoS ONE* 9, e95244.
- Sagot, C., Brun, J.-J., Grossi, J.-L., Chauchat, J.H., Boudin, G., 1999. Earthworm distribution and humus forms in the development of a semi-natural alpine spruce forest. *European Journal of Soil Biology* 35, 163–169.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P., Buddle, C.M., 2007. Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *Ecography* 30, 737–748.

- Salamon, J.-A., Alpei, J., 2009. The Collembola community of a Central European forest: Influence of tree species composition. *European Journal of Soil Biology* 45, 199–206.
- Salamon, J.-A., Scheu, S., Schaefer, M., 2008a. The Collembola community of pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) of different age. *Pedobiologia* 51, 385–396.
- Salamon, J.-A., Zaitsev, A., Gärtner, S., Wolters, V., 2008b. Soil macrofaunal response to forest conversion from pure coniferous stands into semi-natural montane forests. *Applied Soil Ecology* 40, 491–498.
- Salmon, S., Artuso, N., Frizzera, L., Zampedri, R., 2008. Relationships between soil fauna communities and humus forms: Response to forest dynamics and solar radiation. *Soil Biology & Biochemistry* 40, 1707–1715.
- Salmon, S., Mantel, J., Frizzera, L., Zanella, A., 2006. Changes in humus forms and soil animal communities in two developmental phases of Norway spruce on an acidic substrate. *Forest Ecology and Management* 237, 47–56.
- Salmon, S., Ponge, J.-F., 1998. Responses to light in a soil-dwelling springtail. *European Journal of Soil Biology* 34, 199–201.
- Sanchez-De Leon, Y., Zou, X., Borges, S., Ruan, H., 2003. Recovery of Native Earthworms in Abandoned Tropical Pastures. *Conservation Biology* 17, 999–1006.
- Sauberer, N., Zulka, K.P., Abensperg-Traun, M., Berg, H.-M., Bieringer, G., Milasowszky, N., Moser, D., Plutzer, C., Pollheimer, M., Storch, C., Tröstl, R., Zechmeister, H., Grabherr, G., 2004. Surrogate taxa for biodiversity in agricultural landscapes of eastern Austria. *Biological Conservation* 117, 181–190.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., Margules, C.R., 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology* 5, 18–32.
- Scheller, R.M., Mladernoff, D.J., 2002. Understorey species patterns and diversity in old-growth and managed northern hardwood forest. *Ecological Applications* 12, 1329–1343.
- Scheu, S., Albers, D., Alpei, J., Buryr, R., Klages, U., Migge, S., Platner, C., Salamon, J.-A., 2003. The soil fauna community in pure and mixed stands of beech and spruce of different age: trophic structure and structuring forces. *Oikos* 101, 225–238.
- Schmidt, M., Mölder, A., Schönfelder, E., Engel, F., Schmiedel, I., Culmsee, H., 2014. Determining ancient woodland indicator plants for practical use: A new approach developed in northwest Germany. *Forest Ecology and Management* 330, 228–239.
- Sciama, D., Augusto, L., Dupouey, J.-L., Gonzalez, M., Domínguez, C.M., 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *Forest Ecology and Management* 258, 600–608.
- Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Büche, B., Szallies, A., Thorn, S., Ulyshen, M.D., Müller, J., 2016. Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *Journal of Applied Ecology* 53, 934–943.

- Seibold, S., Bässler, C., Brandl, R., Gossner, M.M., Thorn, S., Ulyshen, M.D., Müller, J., 2015a. Experimental studies of dead-wood biodiversity — A review identifying global gaps in knowledge. *Biological Conservation* 191, 139–149.
- Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn, S., Müller, J., 2015b. Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe: Beetle Extinction and Forest Degradation. *Conservation Biology* 29, 382–390.
- Setälä, H., McLean, M.A., 2004. Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. *Oecologia* 139, 98–107.
- Siddig, A.A.H., Ellison, A.M., Ochs, A., Villar-Leeman, C., Lau, M.K., 2016. How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in *Ecological Indicators*. *Ecological Indicators* 60, 223–230.
- Sigurdsson, B.D., Gudleifsson, B.E., 2013. Impact of afforestation on earthworm populations in Iceland. *Icelandic Agricultural Sciences* 26, 21–36.
- Siira-Pietikäinen, A., Haimi, J., 2009. Changes in soil fauna 10 years after forest harvestings: Comparison between clear felling and green-tree retention methods. *Forest Ecology and Management* 258, 332–338.
- Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49, 11–41.
- Siitonen, J., Saaristo, L., 2000. Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. *Biological Conservation* 94, 211–220.
- Sillett, S.C., McCune, B., Peck, J.E., Rambo, T.R., Ruchty, A., 2003. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecological Applications* 10, 789–799.
- Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P., 2003. Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management* 174, 365–381.
- Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P., Uotila, A., 2002a. Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages. *Biological Conservation* 106, 19–27.
- Similä, M., Kouki, J., Mönkkönen, M., Sippola, A.-L., 2002b. Beetle species richness along the forest productivity gradient in northern Finland. *Ecography* 25, 42–52.
- Smith, J.E., Molina, R., Huso, M.M.P., Luoma, D.L., McKay, D., Castellano, M.A., Lebel, T., Valachovic, Y., 2002. Species richness, abundance, and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age, and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. *Canadian Journal of Botany* 80, 186–204.
- Sohlenius, B., 2002. Influence of clear-cutting and forest age on the nematode fauna in a Swedish pine forest soil. *Applied Soil Ecology* 19, 261–277.
- Spake, R., van der Linde, S., Newton, A.C., Suz, L.M., Bidartondo, M.I., Doncaster, C.P., 2016. Similar biodiversity of ectomycorrhizal fungi in set-aside plantations and ancient old-growth broadleaved forests. *Biological Conservation* 194, 71–79.

- Speight, M.C.D., 1989. Saproxylic invertebrates and their conservation. (No. 42). Council of Europe, Strasbourg.
- Spence, J.R., Langor, D.W., Niemelä, J., Cárcamo, H.A., Currie, C.R., 1996. Northern forestry and carabids: the case for concern about old-growth species. *Annales Zoologici Fennici* 33, 173–184.
- Spies, T.A., Franklin, J.F., 1998. The structure of natural young, mature, and old-growth Douglas-Fir forests in Oregon and Washington. *Natural Areas Journal* 8, 190–201.
- Spitale, D., Mair, P., 2015. Predicting the distribution of a rare species of moss: The case of *Buxbaumia viridis* (Bryopsida, Buxbaumiaceae). *Plant Biosystems* In press.
- Spribile, T., Thor, G., Bunnell, F.L., Goward, T., Björk, C.R., 2008. Lichens on dead wood: species-substrate relationships in the epiphytic lichen floras of the Pacific Northwest and Fennoscandia. *Ecography* 31, 741–750.
- Sroka, K., Finch, O.-D., 2006. Ground beetle diversity in ancient woodland remnants in north-western Germany (Coleoptera, Carabidae). *Journal of Insect Conservation* 10, 335–350.
- Stenbacka, F., Hjalten, J., Hilszczanski, J., Dynesius, M., 2010. Saproxylic and non-saproxylic beetle assemblages in boreal spruce forests of different age and forestry intensity. *Ecological Applications* 20, 2310–2321.
- Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G., 2012. *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sutherland, W.J., Freckleton, R.P., Godfray, H.C.J., Beissinger, S.R., Benton, T., Cameron, D.D., Carmel, Y., Coomes, D.A., Coulson, T., Emmerson, M.C., Hails, R.S., Hays, G.C., Hodgson, D.J., Hutchings, M.J., Johnson, D., Jones, J.P.G., Keeling, M.J., Kokko, H., Kunin, W.E., Lambin, X., Lewis, O.T., Malhi, Y., Mieszkowska, N., Milner-Gulland, E.J., Norris, K., Phillimore, A.B., Purves, D.W., Reid, J.M., Reuman, D.C., Thompson, K., Travis, J.M.J., Turnbull, L.A., Wardle, D.A., Wiegand, T., Gibson, D., 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101, 58–67.
- Szlávecz, K., Csuzdi, C., 2007. Land use change affects earthworm communities in Eastern Maryland, USA. *European Journal of Soil Biology* 43, S79–S85.
- Taberlet, P., Coissac, E., Hajibabaei, M., Rieseberg, L.H., 2012a. Environmental DNA. *Molecular Ecology* 21, 1789–1793.
- Taberlet, P., Prud'Homme, S.M., Campione, E., Roy, J., Miquel, C., Shehzad, W., Gielly, L., Rioux, D., Choler, P., Clément, J.-C., Melodelima, C., Pompanon, F., Coissac, E., 2012b. Soil sampling and isolation of extracellular DNA from large amount of starting material suitable for metabarcoding studies. *Molecular Ecology* 21, 1816–1820.
- Taboada, A., Kotze, D.J., Tárrega, R., Salgado, J.M., 2008. Carabids of differently aged reforested pinewoods and a natural pine forest in a historically modified landscape. *Basic and Applied Ecology* 9, 161–171.
- Tedersoo, L., May, T.W., Smith, M.E., 2010. Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages. *Mycorrhiza* 20, 217–263.

- TEEB (Ed.), 2010. The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Mainstreaming the Economics of Nature: A synthesis of the approach, conclusions and recommendations of TEEB, The economics of ecosystems & biodiversity. UNEP, Geneva.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31, 79–92.
- Thomaes, A., De Keersmaeker, L., Verschelde, P., Vandekerckhove, K., Verheyen, K., 2014. Tree species determine the colonisation success of forest herbs in post-agricultural forests: Results from a 9 yr introduction experiment. *Biological Conservation* 169, 238–247.
- Thomsen, P.F., Willerslev, E., 2015. Environmental DNA – An emerging tool in conservation for monitoring past and present biodiversity. *Biological Conservation* 183, 4–18.
- Tikkanen, O.-P., Martikainen, P., Hyvärinen, E., Junninen, K., Kouki, J., 2006. Red-listed boreal species of Finland: associations with forest structure, tree species and decaying wood. *Annales Zoologici Fennici* 43, 373–383.
- Tilman, D., 1982. Resource competition and community structure, Princeton University Press. ed. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., Nowak, M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371, 65–66.
- Toïgo, M., Paillet, Y., Noblecourt, T., Soldati, F., Gosselin, F., Dauffy-Richard, E., 2013. Does forest management abandonment matter more than habitat characteristics for ground beetles? *Biological Conservation* 157, 215–224.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., O'Neill, R.V., 2001. Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process, Springer-Verlag. ed. Springer-Verlag, New York.
- Twieg, B.D., Durall, D.M., Simard, S.W., 2007. Ectomycorrhizal fungal succession in mixed temperate forests. *New Phytologist* 176, 437–447.
- Uotila, A., Kouki, J., 2005. Understorey vegetation in spruce-dominated forests in eastern Finland and Russian Karelia: Successional patterns after anthropogenic and natural disturbances. *Forest Ecology and Management* 215, 113–137.
- Vandekerckhove, K., De Keersmaeker, L., Menke, N., Meyer, P., Verschelde, P., 2009. When nature takes over from man: Dead wood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-western and Central Europe. *Forest Ecology and Management* 258, 425–435.
- Vandekerckhove, K., Thomaes, A., Jonsson, B.G., 2013. Connectivity and fragmentation: island biogeography and metapopulation applied to old-growth elements, in: Integrative Approaches as an Opportunity for the Conservation of Forest Biodiversity. Kraus D., Krumm F. (eds), European Forest Institute, pp. 104–115.
- Vellend, M., Verheyen, K., Jacquemyn, H., Kolb, A., Van Calster, H., Peterken, G., Hermy, M., 2006. Extinction debt of forest plants persists for more than a century following habitat fragmentation. *Ecology* 87, 542–548.

- Verheyen, K., Baeten, L., De Frenne, P., Bernhardt-Römermann, M., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G., Dierschke, H., Eriksson, O., Hédli, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Kirby, K., Naaf, T., Peterken, G., Petřík, P., Pfadenhauer, J., Van Calster, H., Walther, G.-R., Wulf, M., Verstraeten, G., 2012. Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology* 100, 352–365.
- Verheyen, K., Bossuyt, B., Hermy, M., Tack, G., 1999. The land use history (1278–1990) of a mixed hardwood forest in western Belgium and its relationship with chemical soil characteristics. *Journal of Biogeography* 26, 1115–1128.
- Verheyen, K., Guntenspergen, G.R., Biesbrouck, B., Hermy, M., 2003a. An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. *Journal of Ecology* 91, 731–742.
- Verheyen, K., Hermy, M., 2004. Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. *Journal of Vegetation Science* 15, 125–134.
- Verheyen, K., Honnay, O., Motzkin, G., Hermy, M., Foster, D.R., 2003b. Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *Journal of Ecology* 91, 563–577.
- Vetaas, O.R., 1997. The effect of canopy disturbance on species richness in a central Himalayan oak forest. *Plant Ecology* 132, 29–38.
- Vieilledent, G., Courbaud, B., Kunstler, G., Dhôte, J.-F., Clark, J.S., 2010. Individual variability in tree allometry determines light resource allocation in forest ecosystems: a hierarchical Bayesian approach. *Oecologia* 163, 759–773.
- Violle, C., Jiang, L., 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology* 2, 87–93.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892.
- Vodka, Š., Cizek, L., 2013. The effects of edge-interior and understorey-canopy gradients on the distribution of saproxylic beetles in a temperate lowland forest. *Forest Ecology and Management* 304, 33–41.
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W.H., Wall, D.H., 2004. Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science* 304, 1629–1633.
- Waters, J.R., McKelvey, K.S., Luoma, D.L., Zabel, C.J., 1997. Truffle production in old-growth and mature fir stands in northeastern California. *Forest Ecology and Management* 96, 155–166.
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., Bentivenga, S., 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366, 2403–2413.
- Westgate, M.J., Barton, P.S., Lane, P.W., Lindenmayer, D.B., 2014. Global meta-analysis reveals low consistency of biodiversity congruence relationships. *Nature Communications* 5, 1–8.
- Whitman, A.A., Hagan, J.M., 2007. An index to identify late-successional forest in temperate and boreal zones. *Forest Ecology and Management* 246, 144–154.

- Whittaker, R.J., 1998. *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation.*, Oxford University Press. ed. Oxford University Press, Oxford, Oxford.
- Wilcox, B.A., Murphy, D.D., 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *The American Naturalist* 125, 879–887.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M., Stevens, R.D., 2003. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 273–309.
- Winter, S., Möller, G.C., 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management* 255, 1251–1261.
- Wolf-Crowther, M., Mozes, C., Laczko, R., European Commission, Statistical Office of the European Communities (Eds.), 2011. *Forestry in the EU and the world: a statistical portrait*, 2011 ed. ed, Eurostat statistical books. Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- Wolters, V., Bengtsson, J., Zaitsev, A.S., 2006. Relationship among the species richness of different taxa. *Ecology* 87, 1886–1895.
- Wright, D.H., 1983. Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. *Oikos* 41, 496.
- Wu, Y.T., Wubet, T., Trogisch, S., Both, S., Scholten, T., Bruelheide, H., Buscot, F., 2013. Forest Age and Plant Species Composition Determine the Soil Fungal Community Composition in a Chinese Subtropical Forest. *PLoS ONE* 8, e66829.
- Wulf, M., 2004. Plant species richness of afforestations with different former use and habitat continuity. *Forest Ecology and Management* 195, 191–204.
- Wulf, M., 2003. Preference of plant species for woodlands with differing habitat continuities. *Flora* 198, 444–460.
- Wuyts, K., De Schrijver, A., Staelens, J., Gielis, L., Vandenbruwane, J., Verheyen, K., 2008. Comparison of forest edge effects on throughfall deposition in different forest types. *Environmental Pollution* 156, 854–861.
- Yeates, G.W., 2007. Abundance, diversity and resilience of nematode assemblages in forest soils. *Canadian Journal of Forest Research* 37, 216–225.
- Yeates, G.W., Hawke, M.F., Rijkse, W.C., 2000. Changes in soil fauna and soil conditions under *Pinus radiata* agroforestry regimes during a 25-year tree rotation. *Biology and Fertility of Soils* 31, 391–406.
- Zaitsev, A.S., Chauvat, M., Pflug, A., Wolters, V., 2002. Oribatid mite diversity and community dynamics in a spruce chronosequence. *Soil Biology & Biochemistry* 34, 1919–1927.
- Zelený, D., Li, C.-F., Chytrý, M., 2010. Pattern of local plant species richness along a gradient of landscape topographical heterogeneity: result of spatial mass effect or environmental shift? *Ecography* 33, 578–589.
- Zhao, Q., Azeria, E.T., Le Blanc, M.-L., Lemaître, J., Fortin, D., 2013. Landscape-Scale Disturbances Modified Bird Community Dynamics in Successional Forest Environment. *PLoS ONE* 8, e81358.

Bibliographie

Zobel, M., 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *TRENDS in Ecology and Evolution* 12, 266–269.

ANNEXES

Annexe 1. Fiche de terrain : inventaire de la flore vasculaire

Annexe 2. Fiche de terrain : caractérisation *a priori* de la maturité des peuplements

Annexe 3. Fiche de terrain : relevé pédologique

Annexe 4. Fiche de terrain : relevé dendrométrique

Annexe 1.
Fiche de terrain :
Inventaire de la flore vasculaire

Annexe 2.

Fiche de terrain :

**Caractérisation *a priori* de la
maturité des peuplements**

Fiche de terrain – Evaluation de la maturité des peuplements



Id Site : ANCCH02

Date :

Observateur :

Coordonnées Lati :

Long :

Altitude : 1256 m

Pente : 26 Exposition :

Foncier : privée

Ancienneté : ancien

Maturité :

➤ **Diamètre des 4 plus gros arbres**

ID	Sp.	Diam (cm)	ID	Sp.	Diam (cm)
1			3		
2			4		

➤ **Présence de bois mort**

Sur pied ($\varnothing > 30$ cm)		Au sol ($\varnothing > 30$ cm)		Stade décomposition	
NON		NON		0	
OUI < 3		OUI < 3		1-3	
OUI > 3		OUI > 3		>3	

➤ **Composition et structure du peuplement**

Composition (<i>Fagus, Abies, Picea, Acer, Sp</i>)		Structure	
Mono-spécifique		Régulière	
Mix (2 sp.)		Irrégulière	
Pluri-spécifique		Jardinée	

➤ **Autres infos**

Traces d'exploitation		Aspects pratiques	
Souches		Moyen d'accès	
Coupes		Durée d'accès	

➤ **Remarques/Commentaires**

Annexe 3.
Fiche de terrain :
Relevés pédologiques

Pour compléter les tableaux de la fiche :

- cocher 1 case par variable observée
- cocher plusieurs cases uniquement quand c'est spécifié sur la fiche
- noter la valeur pour les %, les profondeurs
- colonnes grisées : coder de 1 à n par ordre d'importance décroissante les modalités observées

DISPOSITIF

N° de la fosse

RENSEIGNEMENTS GÉNÉRAUX

LOCALISATION

GPS

Marque :

Modèle :

Nb d'acquisition :

X :

Y :

Altitude :

Dans le dispositif

N° Placette :

Traitement :

AUTEURS

DATE DU RELEVÉ

jour mois année

ANTÉCÉDENTS CLIMATIQUES

(Il est possible de noter deux modalités)

- | | |
|------------------|--------------------------|
| 1_Sécheresse | <input type="checkbox"/> |
| 2_Temps sec | <input type="checkbox"/> |
| 3_Ensoleillé | <input type="checkbox"/> |
| 4_Variable | <input type="checkbox"/> |
| 5_Pluies faibles | <input type="checkbox"/> |
| 6_Pluies fortes | <input type="checkbox"/> |
| 7_Brouillard | <input type="checkbox"/> |
| 8_Neige | <input type="checkbox"/> |
| 9_Gel | <input type="checkbox"/> |
| 10_Vent | <input type="checkbox"/> |

PHOTOGRAPHIE DU PROFIL

oui non

DISPOSITIF

N° de la fosse

GÉOLOGIE

Substrat :

- lu sur la carte géologique (à faire avant) :

- observé dans la fosse* :

Affleurements rocheux à la surface du sol :

Type :

1_Eboulis fins (<20cm)

2_Eboulis grossiers (>20cm)

3_Eboulis de tailles variées

5_Lapiaz

6_Affleurements rocheux autre que lapiaz

7_Mélange affleurements et éboulis

% de recouvrement

*Selon la typologie suivante :

- 10_roche cristalline grenue ou microgrenue
- 20_roche volcanique indéterminée
- 21_roche volcanique massive acide (rhyolite, kératophyre ...)
- 22_roche volcanique massive non acide (basalte, trachyte, andésite ...)
- 23_roche volcanique pyroclastique (brèche, cendre)
- 30_roche métamorphique indéterminée
- 31_roche métamorphique non carbonatée non schisteuse (gneiss, migmatite)
- 32_roche métamorphique non carbonatée schisteuse
- 33_roche métamorphique carbonatée (marbre, schiste calcaire)
- 40_roche sédimentaire cohérente indéterminée
- 41_roche sédimentaire cohérente siliceuse (grès à ciment non calcaire, gaize, flysch non calcaire)
- 42_roche sédimentaire cohérente carbonatée (calcaire dur, craie, tuf, grès à ciment calcaire, flysch calcaire, dolomie)
- 50_roche sédimentaire meuble indéterminée
- 51_roche sédimentaire meuble siliceuse (argile, limon, argile à silex, alluvion, colluvion, sable, éboulis, paléosol)
- 52_roche sédimentaire meuble carbonatée (marne, loess, grèze (pro parte), molasse, alluvion calcaire, colluvion calcaire, éboulis calcaire, falun)
- 60_autre roche sédimentaire
- 61_roche sédimentaire ferrifère et alumineuse
- 62_roche sédimentaire carbonée
- 70_roche saline
- 80_roche phosphatée
- 90_matériau d'origine anthropique (remblai)

En cas de difficulté à identifier le type de roche, utiliser les codes suivants (à éviter le plus possible) :

1_roche non carbonatée d'origine et de type (meuble, cohérent) non précisé

2_roche carbonatée d'origine et de type (meuble, cohérent) non précisé

DISPOSITIF

N° de la fosse

GÉOMORPHOLOGIE

Drainage

- 1_Départ d'eau
- 2_Apports et départs équilibrés
- 3_Apports faibles à moyen
- 4_Apports importants
- 5_Nappe courante

A l'endroit de la fosse

- Pente (%)
- Exposition (grade)

Position topographique

- 1_Sommet, butte ou croupe
- 2_Crête
- 3_Plateau ou zone plane
- 4_Dépression sur plateau
- 5_Doline
- 6_Rebord de plateau
- 7_Versant court (<50m)
- 8_Haut de versant (1/3 sup.)
- 9_Saillant de versant
- 10_Milieu de versant
- 11_Rentrant de versant
- 13_Bas de versant (1/3
- 14_Replat
- 16_Vallon
- 17_Lit majeur
- 18_Terrasse nette
- 19_Vallée

RÉGIME HYDRIQUE

<p>Régime :</p> <ul style="list-style-type: none"> 1_Submersion <input type="checkbox"/> 2_Engorgement temporaire <input type="checkbox"/> 3_Engorgement permanent <input type="checkbox"/> 4_Profil drainé <input type="checkbox"/> 5_Profil sec (drainage excessif) <input type="checkbox"/> <p>Nappe observée le jour de la description :</p> <p>Profondeur <input type="text"/> cm</p>	<p>Causes de l'excès d'eau : (il est possible de cocher 2 modalités)</p> <ul style="list-style-type: none"> -2_Sans objet <input type="checkbox"/> 1_Pluies <input type="checkbox"/> 2_Fonte des neiges <input type="checkbox"/> 3_Débordement <input type="checkbox"/> 4_Ruissellements <input type="checkbox"/> 5_Nappe temporaire <input type="checkbox"/> 6_Nappe phréatique <input type="checkbox"/> 7_Source <input type="checkbox"/> 8_Autre (à préciser) <input type="checkbox"/>
--	---

DISPOSITIF

N° de la fosse

INFLUENCES HUMAINES, ANIMALES ET AUTRES PERTURBATIONS
(il est possible de cocher plusieurs modalités)

- | | |
|---|--------------------------|
| -2_ Sans objet | <input type="checkbox"/> |
| 1_ Fossés de drainage récents | <input type="checkbox"/> |
| 2_ Fossés de drainage anciens | <input type="checkbox"/> |
| 3_ Labours récents < 1 an | <input type="checkbox"/> |
| 4_ Labours 1 à 5 ans | <input type="checkbox"/> |
| 5_ Labours anciens (>5ans) | <input type="checkbox"/> |
| 6_ Crochetage recent (< 3 ans) | <input type="checkbox"/> |
| 7_ Crochetage ancien | <input type="checkbox"/> |
| 8_ Billonnage, ados | <input type="checkbox"/> |
| 9_ Sous-solage récent | <input type="checkbox"/> |
| 10_ Sous-solage ancien | <input type="checkbox"/> |
| 11_ Travaux de débroussaillage | <input type="checkbox"/> |
| 12_ Autres travaux sur la végétation | <input type="checkbox"/> |
| 13_ Labour par animaux récent | <input type="checkbox"/> |
| 14_ Labour par animaux ancien | <input type="checkbox"/> |
| 15_ Abrouissements importants | <input type="checkbox"/> |
| 16_ Passage d'incendie | <input type="checkbox"/> |
| 17_ Place à feu | <input type="checkbox"/> |
| 18_ Ancienne terre agricole | <input type="checkbox"/> |
| 19_ Présence de chemins, voies diverses | <input type="checkbox"/> |
| 20_ Fortes perturbations anthropiques (dépotoirs ...) | <input type="checkbox"/> |
| 21_ Anciens travaux miniers, militaires, carrière | <input type="checkbox"/> |
| 22_ Autre (à préciser) : | <input type="checkbox"/> |

DISPOSITIF

N° de la fosse

DESCRIPTION DE L'HUMUS

Horizons holorganiques

	Recouvrement					Epaisseur (mm)	Structure				transition OH/A			
	1_Absent	2_ Très discontinu (<20%)	3_ Discontinu (20 à 50%)	4_ Peu discontinu (50 à 80%)	5_ Continu (>80%)		1_ Fibreuse/feuillecée	2_ Granulaire	3_ Continue/Massive	4_ Particulaire	1_ Nette (<5mm)	2_ Distincte (5 à 10mm)	3_ Graduelle (10 à 20mm)	4_ Diffuse (>20mm)
OLn														
OLv														
OF														
OH														

Forme d'humus

10_MULL	11_Eumull	
	12_Mésomull	
	13_Oligomull	
	14_Dysmull	
20_MODER	21_Hemimoder	
	22_Eumoder	
	23_Dysmoder	
30_MOR	31_Mor ou Eumor	
	32_Hémimor	
	33_Humimor	
40_ AMPHIMUS	41_Amphimus	
	42_Dys-amphimus	
50_FORMES HYDROMORPHES*	51_Hydromull	
	52_Hydromoder	
	53_Hydromor	
	54_Anmor	
	55_Tourbe	
60_FORMES SANS MATIERE MINERALE FINE*	61_Peyromull	
	62_Lithomoder	
	63_Peyromoder	
	64_Lithomor	
	65_Peyromor	
	66_Peyro-amphimus	
	67_Tangel	

DISPOSITIF

N° de la fosse

Tableau 3

N° HORIZON	Texture	Structure			Compacité			Calcaire		
	Code de la classe	Type	Taille	Dvpt						
	3_Continue/massive									
	4_Particiulaire									
	5_Lamellaire									
	6_Prismatique/colonnaire									
	7_Polyéd. ang.									
	8_Polyéd. sub.									
	10_Soufflée									
	11_Grenue/grumeleuse									
	Taille (mm)									
	1_Peu nette									
	2_Nette									
	3_Très nette									
	1_Meuble									
	2_Peu compact									
	3_Compact									
	4_Très compact									
	5_Induré ou cimenté									
	1_Pas d'effervescence									
	2_Eff. faible									
	3_Eff. forte									

Tableau 4

N° HORIZON	Eléments grossiers		Fome	Dispos.
	Abondance (% vol.)	Nature		
	1_Graviers (0.2 - 2)			
	2_Cailloux (2 - 7.5)			
	3_Pierres (7.5 - 20)			
	4_Blocs (>20cm)			
	10_R. cristalline			
	20_R. volc. indéter.			
	21_R. volc. acide			
	22_R. volc. non acide			
	23_R. volc. pyroclastique			
	30_R. métam. indéter.			
	31_R. métam. non carb. non schist.			
	32_R. métam. non carb. schist.			
	33_R. métam. carb.			
	40_R. séd. cohér. indéter.			
	41_R. séd. cohé. siliceuses			
	42_R. séd. cohé. carb.			
	60_autre R. séd.			
	61_R. séd. ferrifère et alumineuse			
	62_R. séd. carbonée			
	70_R. saline			
	80_R. phosphatée			
	90_Matériau d'origine anthropique			
	1_Arrondie			
	2_Allongée			
	3_Parallélépipédique			
	4_Aplatie			
	5_Irégulière			
	1_Quelconque			
	2_Horizontale			
	3_Redressée			

DISPOSITIF

N° de la fosse

Tableau 5

N° HORIZON	Abondance					Enracinement					Pénétration		
	1_0 ou <1 par dm²	2_1 à 3 par dm²	3_3 à 10 par dm²	4_10 à 50 par dm²	5_>50 par dm²	Dimension				5_ Toutes tailles	1_Homogène	2_Localisée	3_Déviée
						1_ <2mm	2_2 à 5 mm	3_5 à 20 mm	4_ > 20 mm				

Tableau 6

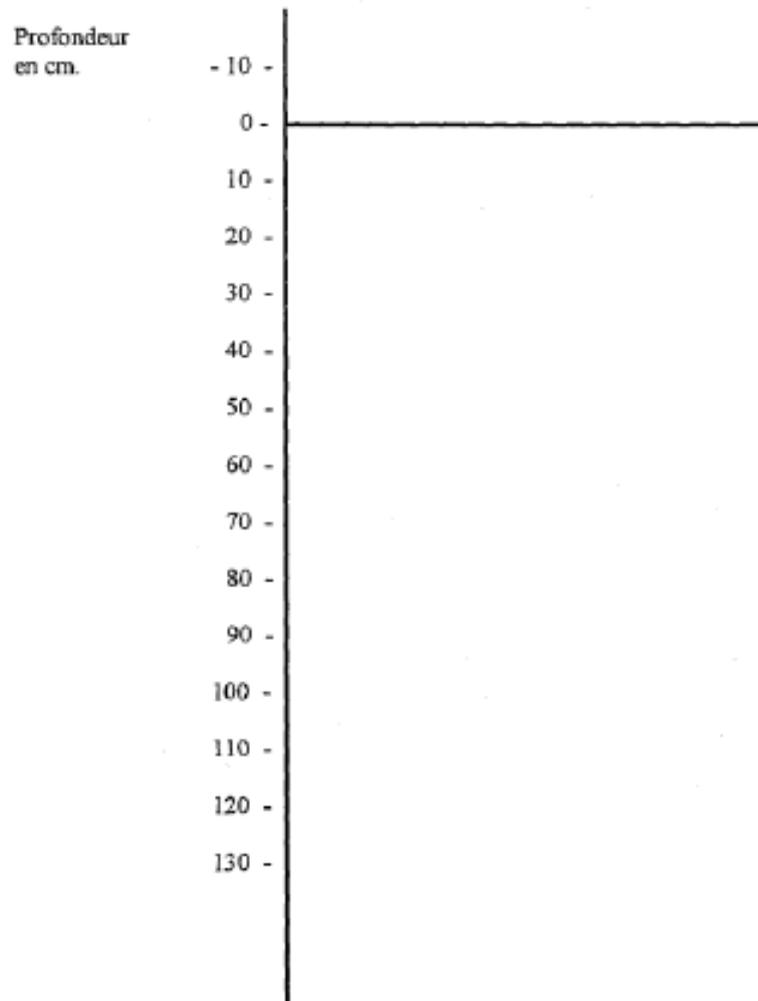
N° HORIZON	Horizons R (ou C)						
	1_R. dure homog.	Démantèlement			5_R. très fragmentée	Disposition	
		2_R. dure très fissurée à joints minces (<5mm)	3_R. dure très fissurée à joints larges (>5mm)	4_R. très altérée		1_Horizontale	2_Oblique / redressée

DISPOSITIF

N° de la fosse

OBSERVATIONS

Schéma du profil



DISPOSITIF

N° de la fosse

DESCRIPTION SYNTHETIQUE DU SOL

PROFONDEUR PROSPECTABLE PAR LES RACINES	PRESENCE D'UN HORIZON A POIVRE ET SEL
Profondeur prospectable : <input type="text"/> cm	1_Oui <input type="text"/>
Contraintes à l'enracinement (profondeur d'apparition) :	0_Non <input type="text"/>
-2_Pas d'obstacle <input type="text"/>	
1_Dalle ou roche massive <input type="text"/> cm	
2_Discontinuité structurale <input type="text"/> cm	
3_Rupture texturale <input type="text"/> cm	
4_Charge en éléments grossiers <input type="text"/> cm	
5_Nappe temporaire <input type="text"/> cm	
6_Nappe permanente <input type="text"/> cm	
7_Obstacle chimique <input type="text"/> cm	
0_Autre (à préciser) ----- <input type="text"/> cm	

DENOMINATION DU SOL :
(selon référentiel pédologique 2008, cf. annexe 2)

Annexe 4.
Fiche de terrain :
Relevés dendrométriques

