

JANSSEN PHILIPPE

INFLUENCE DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ DE L'HABITAT SUR LA RICHESSE SPÉCIFIQUE DES COLÉOPTÈRES EN FORÊT BORÉALE

Mémoire présenté
à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval
dans le cadre du programme de maîtrise en biologie
pour l'obtention du grade de Maître ès sciences (M.Sc.)

DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE
FACULTÉ DES SCIENCES ET DE GÉNIE
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

2008

Résumé

Cette étude visait à évaluer la relation entre la richesse des coléoptères et l'hétérogénéité compositionnelle et structurale de l'habitat, caractérisée à plusieurs échelles spatiales. Aux étés 2004 et 2005, 70 peuplements de la forêt boréale de la Côte-Nord du Québec ont été échantillonnées. Globalement, 133 espèces de coléoptères ont été capturées au sol par pièges fosse et 251 espèces dans les airs par pièges à impact. L'influence du type d'hétérogénéité et de l'échelle spatiale variait entre ces deux groupes de coléoptères. L'hétérogénéité compositionnelle, évaluée à l'échelle du peuplement, expliquait le mieux les variations spatiales de richesse des coléoptères terrioles, alors que c'était plutôt l'influence conjointe de l'hétérogénéité structurale et compositionnelle évaluée aux échelles du peuplement et du paysage qui expliquait le mieux les variations spatiales de richesse des coléoptères volants. L'étude démontre l'importance de considérer plusieurs composantes de l'hétérogénéité et plusieurs échelles spatiales pour la compréhension des patrons de biodiversité.

Abstract

The main objective of this study was to establish the relationship between beetle species richness and compositional and structural heterogeneity characterized at multiple spatial scales. During the summers of 2004 and 2005, 70 stands of the boreal forest of the North shore region of Québec were sampled. Overall, 133 ground-dwelling beetle species and 251 flying species were captured using pitfall and flight interception traps. The influence of the type of heterogeneity and the spatial scale varied between the two groups of beetles. Compositional heterogeneity evaluated at the stand scale best explained spatial variations in ground-dwelling beetle richness, whereas it was the joint influence of structural and compositional heterogeneity at both stand and landscape scales that best explained spatial variations in flying beetle richness. The study outlines the importance of considering several components of heterogeneity and multiple spatial scales to better understand of biodiversity patterns.

Avant-Propos

Ce mémoire est constitué d'un chapitre rédigé en anglais qui a été soumis pour publication ainsi que d'une introduction et d'une conclusion générale écrites en français. Les coauteurs de l'article, Daniel Fortin et Christian Hébert, ont contribué à l'élaboration de l'étude, de même qu'à la rédaction et la révision des textes de ce mémoire.

Avant tout, je tiens à remercier chaleureusement mon directeur, Daniel Fortin, pour sa contribution active et efficace dans la supervision de ma maîtrise. Ses conseils ont toujours été pertinents et son expertise scientifique m'a permis de pousser les limites de la rigueur toujours plus loin. Avec du recul et quand je regarde les résultats obtenus après ces deux années de travail, je prends conscience des progrès personnels que j'ai accomplis et des compétences que j'ai acquises. Beaucoup en sont dus à Daniel.

Je voudrais également remercier Christian Hébert, mon codirecteur et représentant du côté entomologique de ma maîtrise. Ses connaissances, son expertise en entomologie et en écologie forestière ainsi que sa vision davantage tournée vers l'applicabilité des résultats de la recherche pour le gestionnaire, ont fait qu'il a été pour moi un codirecteur essentiel, en parfaite complémentarité avec mon directeur. Je le remercie également pour sa disponibilité, son écoute et l'importance qu'il accorde aux échanges d'idées dans son laboratoire.

Un grand merci à Georges Pelletier, taxonomiste au Centre de Foresterie des Laurentides, sans l'aide duquel je serais encore derrière mon microscope à compter les poils en bordure du pronotum d'une petite bête de moins de 5 mm. Après une année à identifier des coléoptères, j'ai compris que j'avais atteint ma limite de saturation, Georges pousse les limites beaucoup plus loin et transmet toujours avec passion ses connaissances. Je lui dois énormément et notamment la modeste expertise que j'ai développé en identification.

Merci à Carole Germain, jeune retraitée du CFL, et Yves Dubuc, désormais technicien solitaire du laboratoire de Christian, pour leur aide au quotidien dans la gestion des données, des étiquettes, des spécimens, du matériel, de l'entreposage... Bref des affaires qui peuvent vite s'entremêler et se perdent quand on étudie des groupes d'espèces

diversifiés et abondants comme les coléoptères. Merci à Sophie Brugerolle, Guillaume Côté, Jérôme Lemaître et Isabelle Plante pour la mise en place du dispositif expérimental ainsi que pour la collecte des données. Merci à Marie-André Boisvert pour les longues journées passées à trier les échantillons, à saisir les données et à confectionner les étiquettes.

Merci à David Pothier et Stéphane Boudreau pour avoir accepté d'être sur mon comité d'évaluation et ainsi accepter une charge de travail supplémentaire à leur agenda, qui je n'en doute pas, devait déjà être bien rempli.

Enfin, merci aux membres des laboratoires de Daniel Fortin : Ermias Azeria, Jean-Sébastien Babin, Guillaume Bastille-Rousseau, Sabrina Courant, Nicolas Courbin, Karine Dancose, Pierre Etcheverry, James Hodson, Mélina Houle, Cheryl Johnson, Mélanie Leblanc, Jérôme Lemaître, David Pinaud, Kim Poitras, et de Christian Hébert : Sébastien Bélanger, Richard Berthiaume, Jonathan Boucher, Pierre-Marc Brousseau, Éric Domaine, Jean-Philippe Légaré, pour les conseils de certains, les idées des autres et plus généralement pour les moments partagés, le congrès de la SEQ en est, je pense, un bon exemple.

Table des matières

Résumé.....	ii
Abstract.....	iii
Avant-Propos	iv
Table des matières	vi
Liste des tableaux.....	1
Liste des figures.....	2
INTRODUCTION GÉNÉRALE	3
Le concept d'hétérogénéité de l'habitat.....	4
Mesurer l'hétérogénéité de l'habitat... ..	4
... une question d'échelle	5
Universalité du concept d'hétérogénéité de l'habitat?.....	6
Territoire d'étude : La forêt boréale de la Côte-Nord du Québec	7
Modèle d'étude : les coléoptères	8
Relier l'hétérogénéité et les coléoptères dans la forêt boréale.....	9
Objectif de l'étude	10
Méthodologie.....	10
BETLE DIVERSITY IN OLD-GROWTH BOREAL FORESTS: INFLUENCE OF HABITAT HETEROGENEITY AT MULTIPLE SCALES.....	12
Abstract.....	13
Introduction.....	14
Materials and Methods.....	16
Study area	16
Insect sampling	17
Characterisation of sampling sites	18
Heterogeneity indices and environmental variables	19
Statistical analyses	22
Results.....	24
Beetles richness and habitat heterogeneity	24

Species richness of ground-dwelling beetles	25
Species richness of flying beetles	27
Beetles richness and types of heterogeneity	30
Beetles richness and scales of heterogeneity	31
Discussion	32
Acknowledgements.....	35
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	36
Le concept d'hétérogénéité de l'habitat.....	36
Influence des coupes forestières dans le paysage	37
Diversité des coléoptères et représentativité de notre échantillonnage	38
Enseignements et pratiques de gestion durables.....	39
Perspectives d'avenir	39
Bibliographie	41
Annexe 1	50
Annexe 2	53
Annexe 3	54

Liste des tableaux

Table 1. Repartition of sampling sites among stand type and age, according to the ecoforest maps of the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec, in the old-growth boreal forest of the North Shore region of Québec, Canada.	17
Table 2. Description of stand and landscape variables used to model beetle richness in old-growth boreal forests of the North-Shore region of Québec, Canada.	21
Table 3. The 10 top-ranking models among 61 models (see Appendix 1) predicting richness of ground-dwelling beetles in 70 stands of old-growth boreal forests, 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), and	26
Table 4. The 10 top-ranking models among 61 models (see Appendix 1) predicting richness of flying beetles in 70 stands of old-growth boreal forests, 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), and AIC_c weight (w) are provided.	28
Table 5. Average coefficients and confidence intervals (CI) for each variable of the 12 most parsimonious models predicting richness of ground-dwelling beetles (first 10 provided in Table 3) and each variable of the 27 most parsimonious models (first 10 provided in Table 4) predicting richness of flying beetles in old-growth boreal forests of the North-Shore region of Québec, Canada. Bold character indicates variables excluding 0 of the 95% confidence interval.	29

Liste des figures

Figure 1. Study area and distribution of sampling sites in the old-growth boreal forest of the North Shore region of Québec, Canada.	16
Figure 2. Variogram estimated for four vegetation cover classes in the boreal forest of the North Shore region of Québec, Canada.	24
Figure 3. Influence of types of habitat heterogeneity on the richness of ground-dwelling and flying beetles in old-growth boreal forests. Sums of AICc weights are provided for models based exclusively on compositional variables, on structural variables or on both types of variables.	30
Figure 4. Influence of heterogeneity estimated at different spatial scales on the richness of ground-dwelling and flying beetles in old-growth boreal forests. Sum of AICc weights are provided for models based exclusively on stand variables, on landscape variables or on variables estimated at both scales. The hatched bar indicates the relative contribution of models including variables measured at 400 m and 800 m radii, within models including stand and landscape variables and models including exclusively landscape variables.	31

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Avec l'émergence des notions de biodiversité et de développement durable, les pratiques de gestion ont évolué vers une plus grande prise en compte des diverses fonctions des écosystèmes. En milieu forestier, la conservation de la biodiversité est reconnue comme l'un des enjeux majeurs (e.g. Conseil Canadien des Ministres des Forêts 1995, 2003, Coalition pour la Stratégie Nationale sur les Forêts 1998, 2003, Ministère des Ressources Naturelles 1996, Nilsson et al. 2001) et a été entérinée par l'adoption du Processus de Montréal en 1994 ainsi que par la définition de critères et d'indicateurs pour l'aménagement durable des forêts (CCMF 1995, 2003). Cet intérêt pour la biodiversité s'exprime également à travers les biens et services rendus, dans le sens où les caractéristiques fonctionnelles des organismes, les variations spatio-temporelles dans leur répartition et leur abondance influencent la fonctionnalité des écosystèmes (Hooper et al. 2005). Dans ce cadre et par souci d'évaluation des impacts liés à l'exploitation des forêts naturelles, un des préalables consiste en une caractérisation du milieu naturel. Cette caractérisation passe par l'acquisition d'un ensemble de connaissances relatives au lien existant entre les attributs originels du peuplement et les patrons de biodiversité.

La biodiversité est influencée par différents facteurs ou processus qui, selon leur amplitude, peuvent expliquer des patrons distincts de répartition des espèces. En forêt, l'hétérogénéité est créée, maintenue et accentuée par des processus agissant dans le temps (Smith et al. 1993), comme c'est le cas avec les phénomènes de perturbations et de successions. La variabilité spatio-temporelle de ces processus engendre un mélange des essences et forme des peuplements (Kuuluvainen 2002). Comprendre l'organisation de la biodiversité en forêt implique donc de prendre en considération les spécificités induites par l'hétérogénéité afin de caractériser les patrons de répartition des organismes et l'influence de la variabilité des attributs des peuplements sur la diversité biologique.

Le concept d'hétérogénéité de l'habitat

«*L'hypothèse de l'hétérogénéité de l'habitat* » (MacArthur et MacArthur 1961) apparaît être particulièrement pertinente pour expliquer la diversification de la composition taxonomique en fonction des attributs de l'habitat. Ce concept stipule qu'une augmentation de la diversité des habitats peut mener à une augmentation de la diversité spécifique. Aussi, 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'hypothèse de l'hétérogénéité de l'habitat constitue une pierre angulaire en écologie (MacArthur et Wilson 2001) et représente probablement le concept fondamental le plus important du paradigme contemporain pour la gestion des écosystèmes et la biologie de la conservation (Kolasa et Pickett 1991, Dutilleul et Legendre 1993, Pickett et al. 1997, Spies et Turner 1999). L'hétérogénéité intègre toutes les formes de variations des composantes environnementales, intervenant dans le temps et l'espace (Ostfeld et al. 1997). En ce sens, l'hétérogénéité influence la structure et la dynamique des communautés écologiques (Kolasa et Pickett 1991, Tilman 1994). Les habitats complexes auront ainsi généralement tendance à fournir une plus grande gamme de ressources environnementales (Loucks 1970, Grime 1973, Bazzaz 1975). Cette complexité de l'habitat constitue une source d'opportunités pour la colonisation, la reproduction et la survie des organismes et permet l'accueil de tout un éventail d'espèces (Kuuluvainen 2002). Il en résulte souvent une augmentation de la biodiversité des écosystèmes terrestres et aquatiques (MacArthur et MacArthur 1961, Downing 1991, Huston 1994).

Mesurer l'hétérogénéité de l'habitat...

Ce sont fréquemment les communautés végétales qui déterminent la structure physique des habitats, donc qui influencent la distribution et les interactions entre les espèces animales (Lawton 1983, McCoy et Bell, 1991). En milieu forestier, de nombreuses études ont mis en évidence l'influence de la couverture arborée sur le microclimat du peuplement (Chen et al. 1999), la diversité de la végétation au sol (Pitkänen 1997), les processus de décomposition (Packham et al. 1992) et le cycle des nutriments (Prescott 2002). En forêt

boréale, Esseen et al. (1992) ont montré que les arbres vivants et morts constituent les composantes structurales principales des habitats de la faune et de la flore.

Les communautés végétales forestières sont habituellement décrites à travers des attributs de composition et de structure (Noss 1990, Franklin et al. 2002). L'hétérogénéité intervient lorsque l'un ou l'autre de ces attributs varie dans le temps ou dans l'espace (Li and Reynolds 1995, Franklin and Van Pelt 2004). Aussi, en quantifiant distinctement les composantes associées à la structure et à la composition forestières, et en les reliant à la diversité faunistique du peuplement, il est possible de mettre en évidence le rôle fonctionnel de l'hétérogénéité sur la biodiversité. Dans ce sens, MacArthur et MacArthur (1961) ont montré que la distribution verticale du feuillage était plus importante que la composition en espèces de plantes pour la diversité de l'avifaune forestière. De même, l'importance de la diversité structurale des habitats a permis d'expliquer les patrons d'abondance et de diversité des arthropodes de la strate supérieure du sapin de Douglas, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Halaj et al. 2000).

...une question d'échelle

Comprendre la relation entre un groupe d'espèces et les attributs d'un écosystème implique de considérer des éléments relatifs à l'écologie des espèces étudiées. Dépendamment de la taille du domaine vital et des besoins en nourriture, la réponse des espèces à des attributs spécifiques de l'hétérogénéité environnementale divergera (e.g. Boyce et al. 2003, Fortin et al. 2003). On comprend que l'hétérogénéité sera perçue différemment suivant le groupe d'organismes considéré (Harmon et al. 1986, Wiens 1994, Tews et al. 2004). Une pelouse constitue une salade verte pour un mouton et un univers complexe pour un insecte (Huston, 1994). Cette distinction implique le choix d'une échelle spatiale en cohérence avec la perception que le modèle d'étude peut avoir de son environnement, ce qui sollicite le choix de variables descriptives appropriées (Tews et al. 2004).

Les besoins d'une espèce en termes de reproduction et de survie sont souvent associés à des attributs intervenant à une échelle spécifique (Tews et al. 2004). D'un autre côté, il a été montré pour de nombreuses espèces que c'est davantage la combinaison d'attributs agissant à plusieurs échelles qui explique les patrons de répartition (e.g. Hastings 1990, Kie et al.

2002, Williams et al. 2002). Dans ce sens, l'hétérogénéité est considérée comme un phénomène agissant à plusieurs échelles spatiales (Kolasa et Pickett 1991) et son étude implique la sélection de groupes de variables adaptés non seulement au modèle d'étude, mais également aux échelles spatiales pertinentes. La nécessité de considérer plusieurs échelles est d'autant plus vraie dans le cadre d'études portant sur plusieurs espèces car celles-ci peuvent répondre à l'hétérogénéité de l'habitat à différentes échelles. Il est ainsi globalement admis que l'étude des patrons de biodiversité devrait inclure au moins deux échelles spatiales (e.g. Niemelä et al. 1996, Mitchell et al. 2001, Holland et al. 2005).

Richesse en espèces animales et hétérogénéité de l'habitat

Bien que la plupart des études ait montré une augmentation de la richesse spécifique avec l'hétérogénéité de l'habitat, certaines études ont mis en évidence une diminution de cette même richesse (revue dans Tews et al. 2004). C'est le cas par exemple pour des groupes taxonomiques aussi variés que les mammifères (August 1983, Sullivan et Sullivan 2001), les oiseaux (Ralph 1985) ou bien encore les papillons (Hill et al. 1995). Par ailleurs, une influence positive de l'hétérogénéité de l'habitat sur la richesse spécifique de ces mêmes groupes faunistiques a également été mise en évidence (e.g. Debinski and Brussard 1994, Ecke et al. 2002). D'ailleurs, environ 15% des 85 études revues par Tews et al. (2004) présentaient des résultats contradictoires. Ces résultats étaient parfois expliqués par le choix arbitraire des paramètres structuraux de la végétation en rapport avec le groupe d'espèces étudié (Tews et al. 2004). Dans ce sens, Sullivan and Sullivan (2001) ont montré que la diversité en espèces de mammifères forestiers terricoles était plus forte dans les dispositifs de coupes que dans les forêts non aménagées. Ces dernières présentaient pourtant une plus grande diversité structurale, mesurée par un indice combinant la surface terrière, la densité et le pourcentage de couverture des arbres et du bois mort. Ainsi, si le choix des paramètres structuraux de la végétation avait été en relation avec l'hétérogénéité de la couverture au sol, les résultats auraient sans doute permis d'illustrer la plus grande diversité structurale des dispositifs de coupes, comparativement aux forêts non aménagées (Tews et al. 2004). Aussi, la nuance entre un habitat hétérogène et un habitat fragmenté est fonction de ce que le groupe d'espèces perçoit comme un habitat, donc de l'échelle spatiale. Par exemple, alors que les chablis en forêt augmentent l'hétérogénéité de l'habitat pour les papillons

(Spitzer et al. 1997), ils peuvent fragmenter l'habitat des carabes des forêts fermées (Rainio et Niemela 2003). Dans ce sens, l'hétérogénéité sera davantage exprimée par la diversité des paramètres de végétation mesurée à l'intérieur des limites de ce qui constitue l'habitat d'un groupe d'espèces donné (Tews et al. 2004). La prise en compte des paramètres structuraux de la végétation à échelles étendues induira donc la considération d'une plus grande diversité d'habitat, pas nécessairement en relation avec la diversité des espèces échantillonnée localement, exprimée par exemple par le rayon d'attractivité des pièges.

Territoire d'étude : La forêt boréale de la Côte-Nord du Québec

La forêt boréale forme une ceinture s'étendant de l'Amérique du Nord à la Russie, en passant par la Scandinavie. Elle constitue l'un des plus grands biomes au monde (Haila 1994, Pothier 2001). Encore récemment considérée comme une ressource inépuisable (Simberloff 2001), la forêt boréale a fait l'objet d'une exploitation intensive (Haila 1994), cela particulièrement en Scandinavie où la quasi-totalité de la forêt originelle a laissé place à des forêts de seconde venue (Kuuluvainen et al. 2002). Ces pratiques ont eu pour conséquence d'altérer fortement la structure des communautés floristiques et faunistiques (Esseen et al. 1992, Niemelä 1997, Larsson et Kjell 2001), mettant de nombreuses espèces en péril. En Finlande par exemple, 196 espèces d'insectes saproxyliques sont inscrites sur la liste des espèces menacées (Rassi et al. 1992).

Au Québec, dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses, la forêt boréale naturelle de l'Est trouve sa spécificité dans l'irrégularité de sa structure (Boucher et al. 2003). Cette situation s'explique par l'humidité élevée du climat régional qui limite l'importance du feu dans les processus de dynamique forestière et favorise les phénomènes de sénescence et de chablis (Pham et al. 2004). Ainsi et comparativement à la forêt boréale de l'ouest du Québec, où le cycle du feu varie de 50 à 100 ans, dans la forêt boréale de l'est du Québec la période de retour du feu peut excéder 300 ans (Gauthier et al. 2001, Bouchard et al. 2008). Avec l'allongement du cycle de feu, une dynamique de trouées s'installe (Pham et al. 2004), ce qui engendre une structure forestière irrégulière et influence l'organisation spatio-temporelle des ressources, donc la répartition des communautés fauniques (Nilsson et al. 2001, Thompson et al. 2003). L'irrégularité de cette forêt

s'exprime également par la présence conjointe de différents types de peuplements, pouvant s'organiser le long d'un gradient de successions, allant des stades les plus jeunes ou les plus réguliers, vers les stades les plus anciens ou les plus irréguliers. Ce gradient permet l'évaluation de la variabilité quantitative et qualitative des attributs du peuplement sur la représentativité et la diversité des espèces. La forêt de la Côte-Nord du Québec constitue donc un terrain d'étude de choix pour l'acquisition de connaissances sur les facteurs qui modulent les patrons de biodiversité en zone boréale.

Modèle d'étude : les coléoptères

La forêt boréale est riche de nombreuses espèces, cependant, les connaissances demeurent limitées au niveau de certains groupes taxonomiques tels que les invertébrés (Rapport Coulombe 2004). Les insectes sont pourtant d'une importance fonctionnelle considérable dans les écosystèmes, tant dans les réseaux trophiques que dans l'accomplissement de processus complexes, comme par exemple la pollinisation ou la décomposition des matériaux (Wilson 1987). Pour les insectes, environ 25 000 espèces ont été répertoriées au Canada alors que leur richesse totale est estimée à 55 000 espèces (Danks 1993). Cette importante diversité devrait donc jouer un rôle majeur dans les inventaires de biodiversité (Niemi 1997, Nilsson et al. 2001). Malheureusement, les insectes ont été trop longtemps ignorés (Franklin 1993, Miller 1993) au bénéfice des vertébrés, qui en forêt, constituent le groupe d'organismes le plus étudié (Hunter 1999). Cette situation est révélatrice de difficultés pratiques telles que le manque de spécialistes (Nilsson et al. 2001) et la rareté des ouvrages de référence sur la taxonomie et l'écologie des espèces. C'est pourquoi tout comme la plupart des études, la présente recherche focalise sur l'ordre d'insectes le mieux connu, le plus diversifié et le mieux représenté en forêt : les coléoptères.

Les coléoptères constituent une large proportion de la diversité spécifique de nombreux écosystèmes, depuis les tropiques jusqu'à la zone boréale (Martikainen and Kouki 2003). Durant les 20 dernières années, les coléoptères ont fait l'objet de nombreuses recherches, notamment en Scandinavie (Martikainen and Kouki 2003). De manière générale, plusieurs de ces études ont comparé d'une part, des vieilles forêts non perturbées à des forêts aménagées (Väisänen et al. 1993, Martikainen et al. 1999, Martikainen et al. 2000, Similä

et al. 2002) et d'autre part, des pratiques de foresterie intensives à des pratiques extensives (Siitonen and Martikainen 1994, Martikainen et al. 1996). Aussi, des études ont été menées afin de connaître les attributs préférentiels de certains groupes, comme les coléoptères saproxyliques (e.g. Martikainen et al. 1996, Økland et al. 1996, Martikainen et al. 1999, Siitonen 2001, Gibb et al. 2006) ou les carabes (e.g. Niemelä et al. 1996, Saint-Germain et al. 2005, Pearce and Venier 2006). Les résultats de ces études ont permis de souligner l'importance des forêts anciennes pour le maintien d'une plus large diversité de coléoptères, notamment pour des espèces rares ou menacées. De plus, les attributs associés à la quantité (volume) et à la qualité (gros diamètre, position, stade de décomposition, essence) du bois mort et au mélange des essences ont été mis en évidence (Økland et al. 1996, Martikainen et al. 2000).

Relier l'hétérogénéité et les coléoptères dans la forêt boréale

Bien que beaucoup de recherches aient été effectuées dans le domaine de l'hétérogénéité de l'habitat et des patrons de biodiversité, la plupart des études se sont limitées aux communautés de vertébrés. Tews et al. (2004) estiment que moins de 6% des publications étudiées dans leur revue de littérature concernent le lien entre l'hétérogénéité de l'habitat et les coléoptères. Par exemple, Brose (2003) a mis en évidence que les variations de composition spécifique des carabes étaient davantage fonction de l'hétérogénéité structurale de la végétation des prairies humides que de la diversité du couvert végétal. De même, Lassau et al. (2005) ont montré que la réponse des coléoptères, dans les boisés sur grès, était fortement associée à la complexité de l'habitat.

Aussi, les effets de l'hétérogénéité sont moins bien documentés pour les milieux naturels que les habitats anthropogènes (Tews et al. 2004). Les milieux naturels constituent pourtant un réservoir de vie, au niveau desquels de nombreuses espèces sont encore inconnues (Franklin 1993). Ils constituent en ce sens une source de bénéfices potentiels, tant du point de vue écologique, scientifique, éthique, qu'économique. La forêt boréale irrégulière de la Côte-Nord du Québec, bien que partiellement exploitée, présente encore une large proportion de vieux peuplements naturels, jusqu'alors peu étudiés. Les peuplements

forestiers de ce territoire constituent un terrain d'étude idéal, combinant une variabilité graduelle dans l'hétérogénéité des attributs à une forte représentativité de forêts vierges.

Enfin, il n'existe à notre connaissance, que peu d'études ayant considéré l'ensemble de la diversité des coléoptères d'un habitat donné et aucune ne s'étant intéressée au rôle de l'influence de l'hétérogénéité de l'habitat sur la richesse de ce groupe taxonomique en forêt boréale. Cette situation est d'autant plus regrettable, si l'on considère que les coléoptères constituent un groupe d'indicateurs pertinent pour donner un cadre à la gestion durable des forêts (Langor et Spence 2006). C'est pourquoi une meilleure compréhension de l'influence de l'hétérogénéité de l'habitat sur la diversité des coléoptères pourrait nous permettre de mieux définir les attributs d'importance de la forêt boréale pour maintenir la biodiversité de ces insectes. Ainsi, il sera possible de fournir à l'industrie les outils nécessaires au développement de pratiques d'aménagement durable des forêts.

Objectif de l'étude

La présente étude vise à caractériser les patrons de biodiversité des coléoptères en forêt boréale irrégulière. Cette caractérisation se place dans le contexte de la compréhension des liens existant entre l'hétérogénéité de l'habitat et la diversité des coléoptères, à plusieurs échelles spatiales. Plus spécifiquement, la réponse de deux groupes de coléoptères à l'hétérogénéité de l'habitat est étudiée : les coléoptères au sol, qui se déplacent majoritairement en marchant et les coléoptères dans les airs, qui se déplacent majoritairement en volant. Aussi, pour chacun de ces groupes, deux sources d'hétérogénéité sont étudiées : l'hétérogénéité de composition et de structure. L'objectif central de l'étude est donc de comprendre l'influence du type d'hétérogénéité sur la richesse de deux groupes de coléoptères, à plusieurs échelles spatiales, dans les vieilles forêts boréales de la Côte-Nord du Québec.

Méthodologie

Notre étude se situe en forêt boréale, sur la Côte-Nord du Québec entre les 49^{ème} et 51^{ème} parallèles. Au total, 70 stations ont été échantillonnées sur deux ans, soit 36 en 2004 et 34

en 2005. Ces stations ont été sélectionnées selon des critères de représentativité de la diversité structurale et compositionnelle de la forêt boréale de la Côte-Nord.

Deux types de pièges passifs ont été utilisés de manière complémentaire pour échantillonner les coléoptères. Le piège à impact multidirectionnel est une méthode d'échantillonnage standardisée qui vise la capture des insectes volants. Il est considéré comme efficace pour capturer des coléoptères, notamment des espèces saproxyliques (Økland 1996, Brustel 2004). Le piège fosse permet de collecter les insectes se déplaçant en marchant au sol et est particulièrement efficace pour la capture des *Carabidae* (Dávalos et Blossey 2006).

Deux échelles spatiales ont été considérées. L'échelle du peuplement correspond à une placette circulaire de 400 m² (rayon de 11.28 m), au niveau de laquelle de nombreux attributs descriptifs du peuplement ont été mesurés. L'échelle du paysage correspond à des cercles de 400 et 800 m de rayon depuis le centre de la placette et à l'intérieur desquels les composantes du paysage ont été extraites de cartes écoforestières.

Deux sources d'hétérogénéité ont été mesurées à chacune des trois échelles spatiales. L'hétérogénéité de composition correspond à la richesse des essences d'arbres et d'arbustes à l'échelle du peuplement, tandis qu'aux échelles du paysage, cette hétérogénéité se caractérise par la richesse des types de couverts. L'hétérogénéité structurale fait référence à la diversité des classes de diamètres à l'échelle du peuplement et à la diversité des types de structures de couverts aux échelles du paysage.

Le chapitre qui suit démontre l'importance de considérer plusieurs composantes de l'hétérogénéité et plusieurs échelles spatiales pour améliorer la compréhension des patrons de biodiversité. La méthodologie suivie ainsi que les analyses statistiques effectuées sont présentées plus en détails. La discussion replace les éléments trouvés dans le contexte plus général des connaissances existantes et illustre l'importance de considérer plusieurs groupes pour une meilleure compréhension de la diversité des coléoptères.

Chapitre principal

BEETLE DIVERSITY IN OLD-GROWTH BOREAL FORESTS: INFLUENCE OF HABITAT HETEROGENEITY AT MULTIPLE SCALES

JANSSEN PHILIPPE, FORTIN DANIEL and CHRISTIAN HÉBERT

Janssen Philippe

Chaire de recherche industrielle CRSNG-Université Laval en sylviculture et faune et
Département de biologie, Université Laval, Québec, Qc, G1K7P4, Canada
Email : philippejanssen@hotmail.fr

Fortin Daniel

Chaire de recherche industrielle CRSNG-Université Laval en sylviculture et faune et
Département de biologie, Université Laval, Québec, Qc, G1K7P4, Canada
Email : Daniel.Fortin@bio.ulaval.ca

Hébert Christian

Ressources Naturelles Canada, Service Canadien des Forêts, Centre de Foresterie des
Laurentides, 1055 du P.E.P.S., P.O Box 10380, Stn. Sainte-Foy, Québec, Qc, G1V 4C7,
Canada
Email : chhebert@rncan.gc.ca

Abstract

The relative contribution of compositional and structural heterogeneity on biodiversity is currently ambiguous because field studies generally integrate these two sources of habitat heterogeneity into a single index. We established the relationship between species richness of ground-dwelling and flying beetles and compositional and structural attributes of forest heterogeneity. The relationship was evaluated at two spatial scales: the scale of a forest stand, corresponding to an 11.3 m radius, and the scale of the landscape, corresponding to either a 400 or 800 m radius. Seventy old-growth boreal forest sites were sampled on the North shore region of Québec, Canada, during the summers of 2004 and 2005. A total of 133 ground-dwelling beetle species (range: 4-42 species per site) were captured in pitfall traps and 251 flying species (range: 16-58 species per site) in flight-interception traps. We found that the most relevant type of heterogeneity to explain variations in species richness and the significance of landscape scale information varied between groups of beetles. Compositional heterogeneity (i.e. the number of species of forest trees and shrubs) at the stand scale best predicted species richness in ground-dwelling beetles. On the other hand, it was the combined influence of structural and compositional habitat heterogeneity at stand and landscape scales that best explained richness patterns in flying beetles. Our study outlines the significance of considering multiple types and spatial scales of habitat heterogeneity when describing patterns of species richness.

Introduction

Biological diversity usually relates positively to habitat heterogeneity (MacArthur and MacArthur 1961, Huston 1994). In forest ecosystems, habitat heterogeneity arises when either stand composition or structure varies over space or time (Li and Reynolds 1995, Franklin and Van Pelt 2004). Forest structure has been identified as a key determinant of biodiversity (review by McElhinny et al. 2005). Although some researchers have suggested that “*stand structural complexity is essential for biodiversity conservation in all forests*” (Lindenmayer et al. 2006), others have noted that indices of habitat structure often include attributes of forest composition (McElhinny et al. 2005). Combining structural and compositional attributes into one index may obscure the relative effect of habitat composition on biodiversity.

Several studies have shown that different components of habitat heterogeneity can have distinct consequences on biodiversity patterns (e.g. MacArthur and MacArthur 1961, Bersier and Meyer 1994, Schaffers et al. 2008). Unfortunately, only few studies have examined the separate effects of habitat structure and composition on biodiversity, with mixed results. For example, ground-dwelling beetle richness was influenced by the compositional attributes of heterogeneity in dwarf shrub habitats (González-Megías et al. 2007), whereas carabid beetle richness was more closely associated with structural attributes of heterogeneity in temporary wetlands (Brose 2003). The contrasting results could reflect differences either in habitat heterogeneity between study areas or in the ecological requirements between the two groups of beetles. Regardless, such observations indicate a clear need for a closer examination of the effect of habitat composition on biodiversity.

The link between biodiversity and the type of habitat heterogeneity may also vary with spatial scale (Tews et al. 2004). In riparian forests, for example, birds select their breeding habitat on the basis of structural attributes at broad spatial scale and on compositional attributes at a finer scale (Bersier and Meyer 1994). The latter example illustrates the fact that diversity is scale dependent (Magurran 2004), and emphasizes the need to evaluate the relationship between diversity and habitat heterogeneity at multiple scales (Wiens and Milne 1989).

Most studies quantifying the relationship between habitat heterogeneity and species richness have been conducted on vertebrate communities, and have generally focused on habitats under anthropogenic disturbance (review by Tews et al. 2004). Information is thus limited for major taxonomic groups, such as insects, in natural forest stands. Studies aimed at establishing beetle-habitat relationships in the boreal forest have used old-growth forests as benchmarks for estimating the impact of forest management (e.g. Martikainen et al. 2000, Similä et al. 2002), or have concentrated their investigation towards specific groups such as saproxylics (e.g. Økland et al. 1996, Franc et al. 2007) or carabids (e.g. Niemelä et al. 1996, Martikainen et al. 2006). To our knowledge, there has been no study on global species richness of beetles in natural landscapes dominated by old-growth boreal forests. Given the fundamental role that insects play in many ecosystem processes, this gap in knowledge could preclude our ability to develop efficient strategies for sustainable forest management (Wilson 1987).

Our study examined the relationship between species richness of beetles and habitat heterogeneity at multiple spatial scales in the old-growth boreal forest of the North shore of Québec, Canada. The boreal forest of this region is characterized by a humid climate that results in a long fire cycle, i.e. even exceeding 300 years (Gauthier et al. 2001, Bouchard et al. 2008). Forests are characterized by an irregular stand structure and composition (Boucher et al. 2003) partially created by insect outbreaks and windthrow (Pham et al. 2004). The ecosystem thus provides a unique opportunity to quantify the relationship between habitat heterogeneity and beetle richness in old-growth boreal forests. Specifically, we tested (1) whether habitat heterogeneity influenced beetle species richness in old-growth boreal forests, (2) whether ground-dwelling and flying beetles responded similarly to habitat heterogeneity, (3) which component of habitat heterogeneity (structure or composition) best explained species richness and (4) whether the link between heterogeneity and species richness was scale dependent.

Materials and Methods

Study area

The study was carried out in the North Shore region of Québec, Canada, between the 49th and 51th parallels (Figure 1). The area belongs to the eastern spruce-moss subdomain of the boreal forest (Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec 2003a). Dominant trees species are black spruce (*Picea mariana* (Mill.)), and balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.). White spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss), white birch (*Betula papyrifera* (Marsh.)), trembling aspen (*Populus tremuloides* (Michx.)), and jack pine (*Pinus banksiana* (Lamb.)), are also locally abundant.

We sampled 36 sites in 2004 and 34 sites in 2005, for a total of 70 sites over the two years. Sites were selected to reflect the range of structure and composition of the old-growth boreal forests of the North Shore region (Table 1). Site selection was based on the 1:20000 ecoforest maps of the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec (MRNFQ), updated for cutovers and logging roads by the local forestry companies. Each site was located in a stand >4 ha, at a distance >100 m from the stand's edge, and >2 km from any other sampling sites.

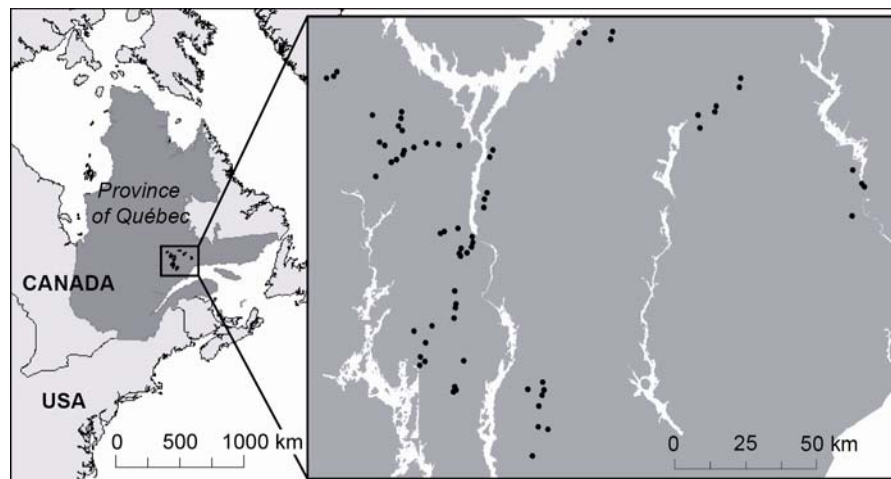


Figure 1. Study area and distribution of sampling sites in the old-growth boreal forest of the North Shore region of Québec, Canada.

Table 1. Distribution of sampling sites, according to stand type and age, in the old-growth boreal forest of the North Shore region of Québec, Canada.

Stand type	Age				Total
	50-70	71-90	91-120	>120	
Spruce	6	9	15	4	34
Spruce - Fir	3	4	9	8	24
Fir	3	-	3	6	12
Total	12	13	27	18	70

Insect sampling

Insects were collected from 2 June to 17 August 2004 at 36 sites and from 7 June to 15 August 2005 at 34 sites. Two types of traps were used at each site. A multidirectional flight-interception trap was placed at the center of each sampling site, 0.5 - 1 m above the ground to capture flying insects. The trap was built using four 15 x 40 cm panels (two made of Plexiglas and two of mosquito net) mounted into a cross pattern, along a 10-cm diameter black ABS cylinder, with two funnels located above and below the cylinder, and leading to collecting vials (Saint-Germain et al. 2004). Four pitfall traps (MultiPher[®] traps; Jobin and Coulombe 1988) were buried into the ground, 7 m away from the multidirectional flight-interception trap, and 10 m from each other to capture ground-dwelling insects. Pitfall traps had a diameter of 10 cm and were screened with a wire mesh (10 x 10 mm) to limit the captures of vertebrates.

We used a 40 % ethanol solution with traces of household vinegar (5 % acetic acid) to preserve insects. Trapped insects were collected every two weeks. Most beetles were identified at the species or genus level, depending on the available information in the literature. Some Aleocharinae sub-family specimens (Staphylinidae) were identified at tribe level. Identifications were verified by experts of the Canadian National Collection (CNC) of Insects, Arachnids and Nematodes (Ottawa, Canada) and cross-checked with insect

collections from the CNC or the Insectarium René-Martineau of the Canadian Forest Service (Québec, Canada).

Characterisation of sampling sites

Sampling sites were characterized at the stand and landscape scales. At the stand scale, a 400 m² circular plot (radius: 11.3 m) was established in which the diameter at breast height (DBH) of every living and dead tree ≥ 9 cm was recorded (2 cm classes). The DBH of all living and dead trees < 9 cm was also recorded in two perpendicular subplots of 2 m x 20 m. Coarse woody debris with diameter ≥ 9 cm at base and ≥ 1 m in length were inventoried: the diameter at both ends (2 cm classes), the length, and the tree species, whenever possible, were recorded. Only the portion of debris located inside the plots was considered.

At the landscape scale, a Geographic Information System (GIS), managed with ArcGIS 9.1 (Environmental Systems Research Institute, Redlands, California, USA), was used to characterize the landscape mosaic within 400 and 800 m of each sampling site. We used forest inventory maps, based on MRNFQ ecoforest classification (i.e. Normes de cartographie écoforestière, Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec 2003b), to describe landscape composition and structure within each of the two radii (data collected between 1997 and 2003 for the study area). These maps constitute baseline information for the planning of logging operations by forestry companies. By studying the link between species richness and habitat attributes using information already used by forest managers, our findings should be more readily applicable to the conservation and management of forest ecosystems.

Ecoforest classification uses age classes to define structural classes. Stand age provides a suitable index of forest structure because the two are closely associated in our study area (Boucher et al. 2003). Landscape structure was characterized by 14 mutually exclusive land cover types: Young even-aged stands, i.e. basal area of stems dominated by one age class ≤ 80 years (0-20, 21-40, 41-60, 61-80 years classes), Old even-aged stands, i.e. basal area of stems dominated by one age class > 80 years (81-100, ≤ 101 years classes), Young uneven-aged stands, i.e. basal area of stems dominated by at least three age classes ≤ 80 years, Old uneven-aged stands, i.e. basal area of stems dominated by at least three age classes > 80

years, Multi-storied stands, i.e. basal area of stems distributed in two-stories separated by at least 5 m. Each of these five classes of forest stands were subdivided into two classes based on tree density (A: ground projection of tree canopy $\leq 60\%$, B: $>60\%$). The remaining four additional structure classes were: Sparse plant cover (combining wet and dry barrens), Cutovers (0-20 years), Water bodies and Other features (e.g. anthropogenic infrastructures, burns and windthrows, which covered $<3\%$ of the study sites).

Landscape composition was characterized based on 14 mutually exclusive classes of stand composition: stands dominated by spruce or fir species (2 classes: Spruce stands, Fir stands), stands co-dominated by spruce and fir species (2 classes: Spruce-fir stands, Fir-spruce stands), stands dominated by spruce or fir species with at least two companion species (2 classes: Spruce+spp stands, Fir+spp stands), other stands dominated by one species with one or more companion species (3 classes: Pine+spp stands, Aspen+spp stands, Birch+spp stands), Dry barren lands, Wet barren lands, Water bodies, Cutovers and Other features (e.g. anthropogenic infrastructures, burns and windthrows).

Heterogeneity indices and environmental variables

At the stand scale, structural heterogeneity was estimated as the number of diameter classes (2 cm classes) and compositional heterogeneity as the number of tree (e.g. black spruce, jack pine) and shrub (e.g. speckled alder *Alnus rugosa*, american mountain ash *Sorbus americana*) species within the 400 m² circular plot. The indices were calculated for standing trees (combining live and dead trees) and for coarse woody debris (Table 2). Also, the basal area (m²/ha) of standing trees and the volume (m³/ha) of coarse woody debris of medium (9-16 cm) and large (≥ 16 cm) diameter were considered as structural attributes. The 16-cm threshold value corresponded to the upper limit of the diameter class (14-16 cm) in which fell the mean diameter recorded in the study area (15 ± 5 cm, $n = 70$). The basal area (m²/ha) of standing black spruce and balsam fir trees and the volume (m³/ha) of coarse woody debris of these two species were considered as compositional attributes.

At the landscape scale, structural heterogeneity was measured as the number of landscape structure classes (14 classes) and compositional heterogeneity as the number of landscape composition classes (14 classes), within the 400 m and 800 m radii (Table 2). Also, the area

covered by old even-aged stands and the area of old uneven-aged stands were considered as structural attributes, whereas the area covered by spruce dominated stands (combining spruce stands, spruce-fir stands and spruce+spp stands) and the area covered by fir dominated stands (combining fir stands, fir-spruce stands and fir+spp stands) were considered as compositional attributes. The areas covered by cutovers and water bodies were considered as influencing landscape composition and structure, and thus appear in both categories of models (Appendix 1).

Table 2. Description of stand and landscape variables used to model beetle richness in old-growth boreal forests of the North-Shore region of Québec, Canada.

Variable	Description	Range
latitude	Latitude in UTM coordinates	5532265-5681758
<i>Stand characteristics measured within a 11.28 m radius, leading to a 400 m² plot</i>		
ststand	Number of diameter classes of standing trees	6-17
mediumba	Basal area of medium size trees (DBH: 9-16 cm)	1.9-42.7 m ² /ha
largeba	Basal area of large trees (DBH: >16 cm)	0-41.6 m ² /ha
spstand	Species richness of standing trees and shrubs	1-7
spruceba	Basal area of black spruce	2.1-92.3 m ² /ha
firba	Basal area of balsam fir	0-88.3 m ² /ha
stlog	Number of diameter classes of coarse woody debris	0-13 m ³ /ha
mediumvl	Volume of coarse woody debris of medium logs (basal diameter: 9-16 cm)	0-34.1 m ³ /ha
largevl	Volume of coarse woody debris of large logs (basal diameter: >16 cm)	0-224.3 m ³ /ha
splog	Number of species of coarse woody debris	0-4
sprucevl	Volume of coarse woody debris of black spruce	0-117.6 m ³ /ha
firvl	Volume of coarse woody debris of balsam fir	0-126.6 m ³ /ha
<i>Landscape characteristics measured within radius $i = 400$ or 800 m, leading to landscapes of 50 ha and 201 ha, respectively</i>		
water _i	Area covered by lakes and rivers	0-58.7 ha
cut _i	Area covered by 0 - 20 year cutovers	0-135.5 ha
composition _i	Number of landscape composition classes	1-10
sprucestand _i	Area covered by spruce stands, spruce-fir stands and spruce+spp stands	0-177.9 ha
firstand _i	Area covered by fir stands, fir-spruce stands and fir+spp stands	0-197.5 ha
structure _i	Number of landscape structure classes	2-11
oldeven _i	Area covered by old even-aged stands	0-197.4 ha
olduneven _i	Area covered by old uneven-aged stands	0-125.2 ha

Statistical analyses

We tested for spatial autocorrelation in landscape attributes between sampling sites with variograms. Analyses were based on 200 plots of 10 m buffers extending in the four cardinal directions around each sampling site (i.e. 50 plots by direction).

Richness-habitat relationships were evaluated based on two dependent variables: 1) species richness of ground-dwelling beetles, measured from captures in pitfall traps and 2) species richness of flying beetles from captures in the multidirectional flight-interception trap. We developed 61 biologically plausible models (Appendix 1) and, because of overdispersion ($c > 2$) we used negative binomial regressions to relate richness in beetle species and variables of habitat heterogeneity at the different scales. Some of the candidate models included variables describing forest composition only, some models included forest structure only, whereas other models included both types of variables. Similarly, some models described habitat heterogeneity at either the stand or landscape scale, whereas other models incorporated both spatial scales. Candidate models were based on subsets of 29 potential independent variables (Table 2). A square-root transformation was applied to environmental variables with skewness > 1 to approximate normal distribution (McCune and Grace 2002). Multicollinearity among explanatory variables was assessed using variance inflation factors. This verification led to the exclusion of volume of coarse woody debris of black spruce (*sprucevl*) and of large diameter (*largevl*) from candidate models. Also, variance inflation factors indicated that effects of sampling year on species richness were already accounted for by latitude. Hence, only latitude was used in candidate models. In the end, we considered only models with variance inflation factor < 2.5 .

Model performance was evaluated using Akaike's Information Criterion corrected for small sample sizes (AIC_c , Anderson et al. 2000). We used model averaging (Burnham and Anderson 2004) when the AIC_c weight of the top-ranking model was < 0.95 . Average parameter estimates and associated unconditional standard errors were calculated from the subset of the top ranking models whose sum of AIC_c weights was ≥ 0.95 . This subset of models can be viewed as a confidence set on the Kullback-Leibler best model (Burnham and Anderson 2004).

To determine the relative importance of forest composition and structure on beetle richness, we compared the sum of AIC_c weights (Burnham and Anderson 2004) for models including compositional or structural variables only, and those including both type of variables. To identify which spatial scale best explained beetle richness, we compared the sum of AIC_c weights for models including only variables estimated at the stand scale or at a landscape scale (400 or 800 m radius), and models including variables measured at both scales.

Results

Spatial autocorrelation became absent at distances >750 m for the major vegetation classes of old-growth boreal forests of the North-Shore region of Québec, Canada (Figure 2). Given that sampling sites were >2 km apart (Figure 1), habitat attributes could be considered as independent among sites.

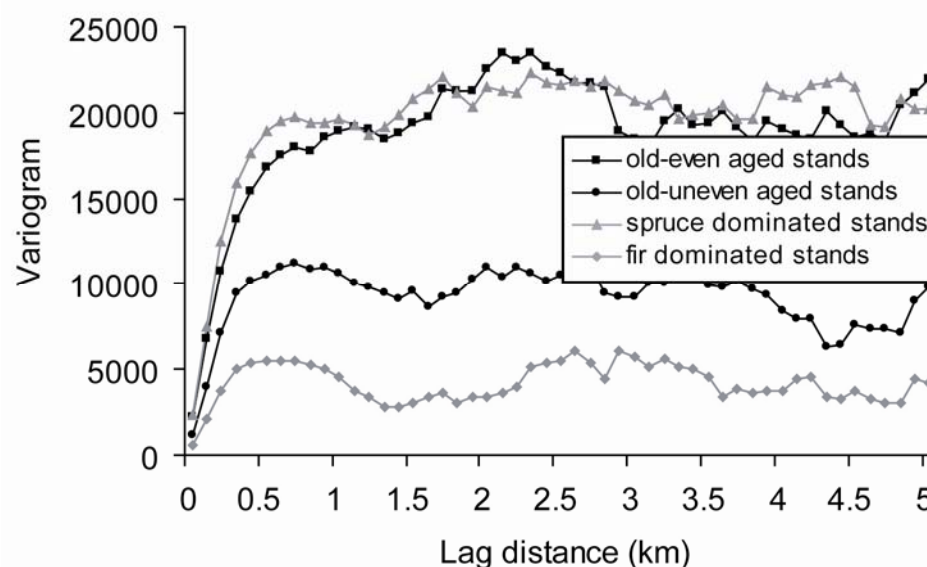


Figure 2. Variogram estimated for four vegetation cover classes in the boreal forest of the North Shore region of Québec, Canada.

Beetles richness and habitat heterogeneity

A total of 315 beetle species (14 819 individuals), belonging to 53 families were captured at the 70 sites; 133 species (4 236 individuals) from 21 families were caught in pitfall traps and 251 species (10 583 individuals) from 52 families in the multidirectional flight-interception traps. The most abundant species were *Epuraea planulata* Erichson (Nitidulidae) and *Rhizophagus dimidiatus* Mannerheim (Monotomidae). Ground-dwelling species richness averaged 16 species per site, with a range of 4 to 42 species, whereas flying species richness averaged 30 species per site, with a range of 16 to 58 species.

Species richness of ground-dwelling beetles

The top-ranking model (Model 3; $w_3 = 0.31$, $r^2 = 41.8\%$ for the correlation between predicted and observed values) predicting species richness of ground-dwelling beetles only accounted for stand composition (Table 3). Model 3 was at least 2.8 times (i.e. $0.309/0.112$) more likely to explain species richness of ground-dwelling beetles than other models. Its AIC_c weight, however, was relatively low, indicating that other models also received a certain level of support (Burnham and Anderson 2004). We therefore combined the 12 best models ($\sum w = 0.963$) and used model averaging to draw inferences about the variables influencing ground-dwelling beetle richness. The top 10 models are displayed in Table 3. Species richness in ground-dwelling beetles increased with increasing heterogeneity in tree species composition (spstand) and diameter (stand), as well as with the basal area of balsam fir (firba). In contrast, species richness decreased as the area of cutovers increased within a 400 m (cut₄₀₀) or an 800 m (cut₈₀₀) radius. The influence of the other habitat attributes appeared less important, given that the 95% confidence interval of their regression coefficient included 0 (Table 5).

Table 3. The 10 top-ranking models among 61 models (see Appendix 1) predicting richness of ground-dwelling beetles in 70 stands of old-growth boreal forests, 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), and AIC_c weight (w) are provided.

No	Candidate Model	K	AIC_c	ΔAIC_c	w
3	latitude spstand firba	4	-4007.2	0.0	0.309
42	latitude spstand ststand firba mediumba	6	-4005.2	2.0	0.112
46	latitude spstand ststand spruceba mediumba composition ₄₀₀ structure ₄₀₀ sprucestand ₄₀₀ oldeven ₄₀₀ cut ₄₀₀	11	-4005.0	2.2	0.105
41	latitude spstand ststand spruceba mediumba	6	-4004.8	2.4	0.094
16	latitude spstand spruceba firba composition ₄₀₀ sprucestand ₄₀₀ firstand ₄₀₀ water ₄₀₀ cut ₄₀₀	10	-4004.3	2.9	0.073
14	latitude spstand firba composition ₈₀₀ firstand ₈₀₀	6	-4004.2	3.0	0.069
13	latitude spstand firba composition ₄₀₀ firstand ₄₀₀	6	-4003.8	3.4	0.056
17	latitude spstand spruceba firba composition ₈₀₀ sprucestand ₈₀₀ firstand ₈₀₀	8	-4003.5	3.7	0.048
6	latitude spstand splog spruceba firba firvl	7	-4002.9	4.3	0.035
15	latitude spstand spruceba firba composition ₄₀₀ sprucestand ₄₀₀ firstand ₄₀₀	8	-4002.4	4.8	0.028

Species richness of flying beetles

The top-ranking model (Model 48, $r^2 = 49.5\%$) was 4.8 times more likely to explain flying beetle richness than the second best model. The AIC_c weight of Model 48 was low ($w_{48} = 0.37$), however. We used the 27 best models ($\sum w = 0.951$), the first 10 being displayed in Table 4, for model inference. Species richness of flying beetles increased with the heterogeneity in tree species composition (spstand), the basal area of large size trees (largeba), the volume of medium size woody debris (mediumvl), the area of old-uneven stand within a 400 m radius (olduneven₄₀₀) and the area of cutovers within 400 or 800 m radii (cut₄₀₀ or cut₈₀₀). Richness of flying beetles decreased with increasing latitude and as the heterogeneity of stand structure within 400 or 800 m radii (structure₄₀₀ or structure₈₀₀) increased. Other habitat attributes appeared to have little influence on flying beetle richness, given that the 95% confidence interval of their regression coefficient included 0 (Table 5).

Table 4. The 10 top-ranking models among 61 models (see Appendix 1) predicting richness of flying beetles in 70 stands of old-growth boreal forests, 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), and AIC_c weight (w) are provided.

No	Candidate Model	K	AIC_c	ΔAIC_c	w
48	latitude spstand ststand firba mediumba composition ₄₀₀ structure ₄₀₀ firstand ₄₀₀ olduneven ₄₀₀ cut ₄₀₀	11	-9648.5	0.0	0.368
54	latitude spstand ststand stlog composition ₄₀₀ structure ₄₀₀	7	-9645.6	2.9	0.087
46	latitude spstand ststand spruceba mediumba composition ₄₀₀ structure ₄₀₀ sprucestand ₄₀₀ oldeven ₄₀₀ cut ₄₀₀	11	-9645.3	3.2	0.076
32	latitude stlog mediumvl structure ₄₀₀ oldeven ₄₀₀	6	-9645.1	3.4	0.069
34	latitude ststand mediumba mediumvl structure ₄₀₀ oldeven ₄₀₀ olduneven ₄₀₀	8	-9645.0	3.5	0.065
49	latitude spstand ststand firba mediumba composition ₈₀₀ structure ₈₀₀ firstand ₈₀₀ olduneven ₈₀₀ cut ₈₀₀	11	-9643.5	5.0	0.031
21	latitude mediumba largeba mediumvl	5	-9643.2	5.3	0.026
52	latitude spstand ststand splog composition ₄₀₀ structure ₄₀₀	7	-9643.0	5.4	0.024
43	latitude spstand stlog firvl mediumvl	6	-9643.0	5.4	0.024
40	latitude spstand ststand	4	-9642.9	5.6	0.023

Table 5. Average coefficients and confidence intervals (CI) for each variable of the 12 most parsimonious models predicting richness of ground-dwelling beetles (first 10 provided in Table 3) and each variable of the 27 most parsimonious models (first 10 provided in Table 4) predicting richness of flying beetles in old-growth boreal forests of the North-Shore region of Québec, Canada. The 95% confidence interval of coefficients in bold excluded 0.

Variable	Ground-dwelling		Flying	
	Average coeff.	(95% CI)	Average coeff.	(95% CI)
latitude	8.21E-07	(-6.6E-07, 2.3E-06)	-2.30E-06	(-3.6E-06, -1.0E-06)
spstand	0.0872	(0.024, 0.150)	0.0675	(0.028, 0.107)
ststand	0.0501	(0.008, 0.093)	0.0147	(-0.010, 0.039)
firba	0.0112	(0.006, 0.017)	-0.0007	(-0.004, 0.003)
spruceba	-0.0076	(-0.016, 0.000)	-0.0033	(-0.007, 0.000)
mediumba	0.0134	(-0.006, 0.033)	0.0032	(-0.004, 0.011)
largeba	-	-	0.0057	(0.001, 0.011)
splog	-0.0017	(-0.094, 0.090)	0.0144	(-0.041, 0.070)
stlog	-	-	0.0082	(-0.013, 0.030)
firvl	-0.0020	(-0.006, 0.002)	-0.0004	(-0.003, 0.002)
mediumvl	-	-	0.0103	(0.002, 0.018)
composition ₄₀₀	0.0408	(-0.022, 0.104)	0.0089	(-0.029, 0.047)
structure ₄₀₀	0.0336	(-0.033, 0.101)	-0.0661	(-0.110, -0.022)
firstand ₈₀₀	-0.0045	(-0.021, 0.012)	-0.0015	(-0.008, 0.005)
sprucestand ₈₀₀	-0.0043	(-0.016, 0.008)	0.0041	(-0.002, 0.010)
oldeven ₈₀₀	0.0002	(-0.005, 0.006)	-0.0024	(-0.006, 0.001)
olduneven ₈₀₀	-0.0025	(-0.011, 0.006)	0.0068	(0.001, 0.013)
water ₄₀₀	-0.0181	(-0.052, 0.016)	0.0051	(-0.016, 0.026)
cut ₄₀₀	-0.0172	(-0.029, -0.004)	0.0079	(0.002, 0.014)
composition ₈₀₀	0.0304	(-0.035, 0.096)	0.0171	(-0.031, 0.065)
structure ₈₀₀	0.0391	(-0.002, 0.004)	-0.0342	(-0.067, -0.001)
firstand ₈₀₀	0.0012	(-0.002, 0.004)	-0.0020	(-0.004, 0.001)
sprucestand ₈₀₀	0.0007	(-0.003, 0.004)	0.0006	(-0.002, 0.003)
oldeven ₈₀₀	0.0003	(-0.002, 0.002)	-0.0008	(-0.002, 0.001)
olduneven ₈₀₀	-	-	0.0021	(-0.0005, 0.004)
cut ₈₀₀	-0.0039	(-0.006, -0.001)	0.0022	(0.001, 0.003)

Beetles richness and types of heterogeneity

The sum of AIC_c weights for models including compositional variables (models 1 to 20), structural variables (models 21 to 39) or both types of variables (models 40 to 61) (see Appendix 1 for model description) revealed that the type of habitat heterogeneity influencing species richness differed between ground-dwelling and flying beetles (Figure 3). Species richness of ground-dwelling beetles was mostly influenced by compositional heterogeneity. Seven of the top 10 models included only attributes of forest composition (Table 3). Cumulative AIC_c weight for all models including only compositional variables was 0.65. In contrast, species richness of flying beetles was influenced by both compositional and structural heterogeneity. The top three models included both types of heterogeneity (Table 4). Also, the cumulative AIC_c weight for models including a combination of compositional and structural variables was 0.70.

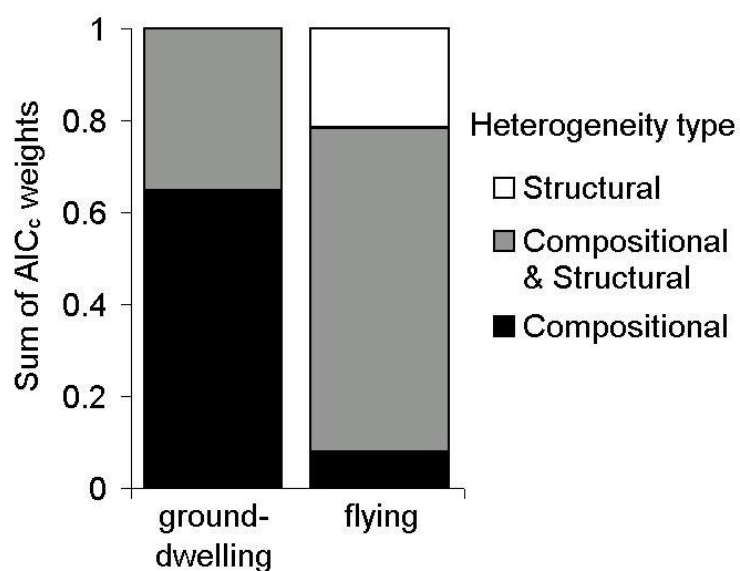


Figure 3. Influence of types of habitat heterogeneity on the richness of ground-dwelling and flying beetles in old-growth boreal forests. Sums of AIC_c weights are provided for models based exclusively on compositional variables, on structural variables or on both types of variables.

Beetles richness and scales of heterogeneity

Species richness of ground-dwelling beetles was a function of multiple scales, although models based only on stand characteristics performed slightly better than those combining both stand and landscape attributes (Figure 4). Species richness of flying beetles was associated with attributes of both scales (stand and landscape within 400 m, Figure 4). The weight of evidence favoured models accounting for both scales of attributes 4.88 times (i.e. $0.825/0.169$) more than models based on stand characteristics alone. For the two groups of beetles, models of species richness performed better when landscape variables were measured within a 400 m than an 800 m radius (Figure 4). However, the six models including only landscape variables (models 56 to 61) were poor predictors of beetle richness (Figure 4).

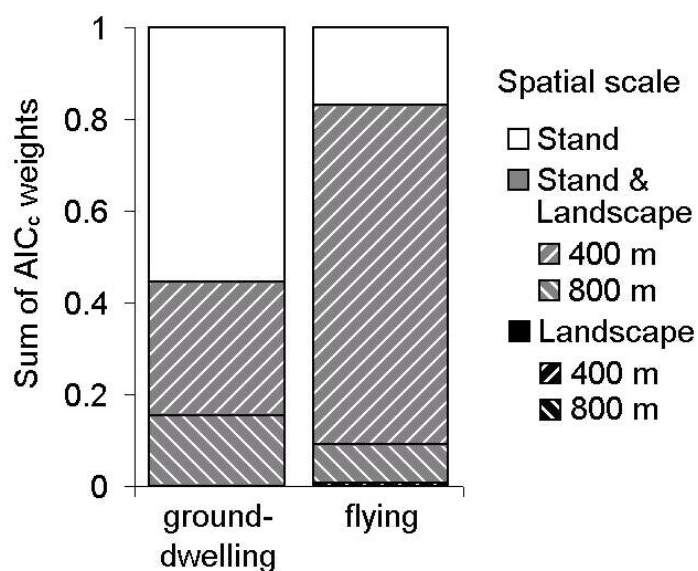


Figure 4. Influence of heterogeneity estimated at different spatial scales on the richness of ground-dwelling and flying beetles in old-growth boreal forests. Sum of AICc weights are provided for models based exclusively on stand variables, on landscape variables or on variables estimated at both scales. The hatched bar indicates the relative contribution of models including variables measured at 400 m and 800 m radii, within models including stand and landscape variables and models including exclusively landscape variables.

Discussion

Our study shows that the compositional and structural components of forest heterogeneity have distinct consequences on the species richness of ground-dwelling and flying beetles in old-growth boreal forests. Our findings are significant because habitat heterogeneity studies commonly integrated compositional and structural heterogeneity into a single index simply referred to as “structural” heterogeneity or complexity (McElhinny et al. 2005). This has resulted in guidelines for sustainable management that put more emphasis on structural than compositional components of forests (e.g. Lindenmayer et al. 2006). The preservation of biodiversity is recognized as a criterion of sustainable management in most countries (Lindenmayer et al. 2000, Kuuluvainen 2002), and our results outline the importance of considering compositional heterogeneity for beetle richness in old-growth boreal forests.

Richness of ground-dwelling beetles was influenced primarily by compositional heterogeneity, i.e. the number of tree and shrub species and the basal area of balsam fir. Models that accounted for both compositional and structural heterogeneity also received some support, indicating that stand structure (e.g. the number of diameter classes of standing trees) also appeared to influence the richness of ground-dwelling beetles in old-growth boreal forests. Previous studies have reported a positive effect of habitat heterogeneity on biodiversity in this group of beetles (e.g. Lassau et al. 2005), but only few studies have investigated the relative contribution of different types of habitat heterogeneity on ground-dwelling beetles (e.g. González-Megías et al. 2007, Brose 2003). Higher compositional heterogeneity in old-growth boreal forests might be associated with greater amounts of resources at ground level (e.g. leaf litter), which may have a positive effect on biodiversity. Indeed, amount of leaf-litter has been shown to increase ground-dwelling beetle richness (Lassau et al. 2005) and affect assemblage structure of carabid beetles (Koivula et al. 1999). Similarly, balsam fir may have a positive effect on species richness because it is the predominant tree species contributing to coarse woody debris. Balsam fir is particularly susceptible to windthrow and insect and disease outbreaks (Farrar 1995, MacLean and Ebert 1999, Ruel 2000). Thus, balsam fir is an important generator of structural heterogeneity.

Unlike the ground beetles, compositional heterogeneity alone explained poorly the spatial variations in local richness of flying beetles. Instead, species richness of flying beetles was influenced by both structural and compositional attributes of forest heterogeneity. Flying beetles occupying old-growth boreal forests display a wide range of diets and use many microhabitats, potentially explaining why both forest composition and structure influenced species richness. Richness decreased with the diversity of stand structures in the landscape (structural heterogeneity) in our study. This is contrary to the positive link between richness and heterogeneity usually reported in the literature (Tews et al. 2004). One plausible explanation for our results is that beetle flight is favoured in habitats characterized by simple vertical structures (Lassau et al. 2005). The latter hypothesis could also explain the negative effect of structural heterogeneity on flying beetle richness observed at landscape scales. In contrast, the richness of flying beetles increased with compositional heterogeneity or the number of tree and shrub species. The presence of deciduous trees in coniferous stands has been reported to increase the richness of non-saproxyllic beetles (Martikainen et al. 2000) and saproxyllic beetles (Bakke 1999), a trend consistent with our results. The richness of saproxyllic species depends on various attributes linked to the quantity and diversity of dead wood (e.g. Økland et al. 1996, Franc et al. 2007). Saproxyllic species were a large portion of the flying beetles captured in our study, and we observed an increase in the richness of these with the basal area of large trees and the volume of coarse woody debris, two habitat attributes strongly associated with saproxyllic beetles (Martikainen et al. 2000).

Spatial scale also influenced species richness of beetles. The richness of flying beetles was a function of both stand and landscape attributes, whereas the richness of ground-dwelling beetles was influenced mostly by stand attributes. The greater mobility of flying beetles may make them more likely than ground dwelling beetles to respond to landscape features measured over broad spatial extents (With and Crist, 1995). In agricultural landscape, the richness of most soil macroarthropod taxa was better explained by variables measured at the local scale (i.e. land use and habitat characteristics) than by those measured at landscape scales (i.e. composition of the neighbouring landscape) (Dauber et al. 2005). Fine-scale habitat heterogeneity should be particularly important for species with reduced mobility because it reflects variations in microhabitat and resource availability (Niemelä et al. 1996).

In contrast, species richness of saproxylic flying beetles in the Norwegian boreal forest was best described by ecological variables measured at landscape scales of 1 and 4 km² (Økland et al. 1996). Similarly, arboreal beetle richness in the eastern deciduous forest of Ohio and Indiana was more closely associated to broad-scale characteristics of ecoregions than fine-scale variations in trees and forest stands (Gering et al. 2003). Our research underlines the importance of considering multiple functional groups and scales when evaluating the role of heterogeneity on richness patterns of taxa as diversified as beetles.

Although landscape features had less influence on the richness of ground-dwelling than flying beetles, both groups displayed a certain level of response to landscape attributes. The abundance of cutovers in the surrounding landscape decreased the richness of ground-dwelling beetles in residual forest stands but increased the richness of flying beetles. Cutovers may harbour different animal communities than closed stands (Koivula and Niemelä 2002, Similä et al. 2002, Martikainen et al. 2006). Flying beetles are relatively mobile and the probability of being captured in adjacent forest stands is likely to be increased by the immediate proximity of flowering plants, abundant in cutovers and on which feed many adult saproxylic beetles (Arnett and Thomas 2001, Arnett et al. 2002). Also, the less mobile ground-dwelling beetles may disperse over relatively small distances, and they may favour movements between relatively similar land cover types (e.g. among forested stands). In fact, the availability and connectivity of mature stands would appear essential to maintain forest-specialist carabid species, and forest gaps exceeding 50–200 m would already act as a barrier (Koivula and Niemelä 2002). Similarly, we found that cutovers had a negative effect on the ground beetle richness, highlighting the sensitivity of old-growth ground-dwelling beetles to habitat perturbations. Logging operations should account for fine-scale heterogeneity, as well as for the characteristics of the forest mosaic (Niemelä et al. 1996) to maintain biodiversity in old-growth forests under management. We suggest that strategies for sustainable management should consider that forest harvesting impact species richness at distances reaching 400 m (Figure 4) inside adjacent forest stands, even for animals as small as insects.

Acknowledgements

We thank Carole Germain, Luc Côté and Yves Dubuc of the Canadian Forest Service (CFS) for technical assistance, and Sophie Brugerolle, Guillaume Côté, Jérôme Lemaître and Isabelle Plante from l'Université Laval for data collection. We are grateful to Georges Pelletier from CFS, Serge Laplante and Drs Patrice Bouchard, Yves Bousquet, Anthony Davies, Laurent Lesage and Ales Smetana from the Eastern Cereal and Oilseed Research Centre of Agriculture and Agri-Food Canada, for verifying species identification. We also thank Cheryl Johnson for her comments on the paper. Financial support was provided by the NSERC-Université Laval industrial research chair in silviculture and wildlife.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'étude a montré que la richesse en espèces de coléoptères en forêt boréale dominée par de vieux peuplements de conifères variait en fonction du type d'hétérogénéité et de l'échelle spatiale. Ainsi, les variations de richesse spécifique des coléoptères au sol étaient principalement associées aux attributs de composition du peuplement, alors que les variations de richesse spécifique des coléoptères volants étaient liées à la fois aux attributs de composition et de structure du peuplement et du paysage. Ces résultats soulignent qu'une compréhension globale des patrons de richesse nécessite de considérer plusieurs composantes de l'hétérogénéité et plusieurs échelles spatiales, cela même pour un groupe taxonomique particulier comme les coléoptères.

Le concept d'hétérogénéité de l'habitat

Dépendamment du groupe de coléoptères et de l'échelle spatiale, la richesse en espèces a augmenté ou diminué avec l'hétérogénéité de l'habitat. À l'échelle du peuplement, la richesse des coléoptères au sol comme dans les airs étaient plus grande avec une hétérogénéité croissante de l'habitat. On trouvait donc globalement plus d'espèces de coléoptères dans les peuplements présentant une plus large gamme de classes de diamètres et une plus grande richesse en essences d'arbres et d'arbustes. Ces résultats peuvent s'expliquer par la mise à disposition, pour les espèces étudiées, d'une plus large gamme de ressources au niveau de l'habitat (Loucks 1970, Grime 1973, Bazzaz 1975). Par exemple, la richesse en espèces d'arbres agit directement en diversifiant dans l'écosystème les composantes associées au feuillage et au bois et indirectement en influençant les conditions locales d'hygrométrie et d'ensoleillement (Chen et al. 1999). Aussi, nos résultats illustrent que l'hétérogénéité intervient sous différentes formes, ici compositionnelle et structurale. Dans ce sens, notre étude est la première, pour ce qui des coléoptères forestiers de la zone boréale, à mettre en évidence l'intérêt de distinguer différentes sources d'hétérogénéité. À l'échelle du paysage, en revanche, que ce soit à 400 ou à 800 m, la richesse en espèces de coléoptères volants a diminué avec l'hétérogénéité de l'habitat. Plus spécifiquement, c'est l'hétérogénéité structurale, c'est-à-dire la diversité des structures dans le paysage, qui a influencé négativement ces espèces. Cette diminution de la richesse spécifique des

coléoptères volants était probablement associée à plus grande difficulté de déplacement à travers des structures forestières complexes (Lassau et al. 2005). Les coléoptères volants auraient ainsi la capacité de se déplacer plus largement au sein d'un *continuum* de structures homogènes, ce qui expliquerait que les pièges placés dans un tel contexte ont échantillonné une plus grande richesse spécifique. Ces résultats montrent qu'une plus grande richesse en espèces n'est pas systématiquement associée à une plus grande hétérogénéité de l'habitat. Les patrons de répartition des espèces peuvent avoir des associations différentes avec l'hétérogénéité du milieu dépendamment de l'échelle spatiale à laquelle les variables descriptives sont mesurées (Tews et al. 2004). L'importance de l'approche multi-échelle ainsi que la nécessité de considérer plusieurs groupes fonctionnels, pour des organismes taxonomiquement et fonctionnellement diversifiés comme les insectes, est renforcée. De plus, ces résultats soulignent que le concept d'hétérogénéité de l'habitat n'est pas systématiquement généralisable et appellent à plus de prudence dans l'inférence qui peut être faite à partir des résultats portant sur un groupe d'espèces déterminé.

Influence des coupes forestières dans le paysage

La superficie des parterres de coupes qui entourait nos stations d'échantillonnage influençait distinctement les coléoptères selon qu'ils se déplaçaient au sol ou dans les airs. Les coléoptères volants étaient positivement influencés par une forte concentration en coupes dans le paysage, alors que les coléoptères se déplaçant au sol l'étaient négativement. Les coléoptères volants sont des espèces mobiles qui doivent tirer profit des superficies de coupes, dans le sens où ces milieux ouverts présentent des ressources complémentaires, comme les plantes à fleurs, et des conditions propices à une forte activité biologique, comme un fort ensoleillement. En revanche, la faible mobilité des espèces de coléoptères au sol fait que les coupes agissent davantage comme une barrière et fractionnent la continuité et la disponibilité de leur habitat (Koivula and Niemelä 2002). Cette différence souligne encore la nécessité de séparer la diversité des coléoptères en fonction de la perception qu'ils peuvent avoir de leur environnement, c'est-à-dire pour notre étude en fonction de leur mobilité. Les espèces de coléoptères des vieilles forêts boréales se déplaçant au sol, sans doute en raison de leur pouvoir de dispersion plus limité,

apparaissent comme étant plus sensibles aux activités forestières. Cette sensibilité, comparativement aux coléoptères se déplaçant en volant, en fait de bons indicateurs de la qualité du milieu (Langor and Spence 2006, Pearce and Venier 2006), dans notre cas, de la continuité et de la disponibilité en vieux peuplements forestiers. Dans ce sens, les mesures de conservation visant à limiter l'impact des coupes forestières sur la biodiversité des coléoptères seraient davantage efficaces si elles considéraient les attributs préférentiels des coléoptères se déplaçant au sol.

Diversité des coléoptères et représentativité de notre échantillonnage

Choisir un groupe taxonomique comme les coléoptères présente l'avantage de travailler sur une richesse spécifique importante et sur une gamme d'espèces très variables d'un peuplement à l'autre. Aussi, ces espèces ont, pour les plus spécialisées, des besoins en termes d'attributs forestiers très ciblés, ce qui les rend particulièrement sensibles à toute modification du milieu. Dans ce sens, les coléoptères représentent un modèle idéal pour l'étude des patrons de biodiversité dans un environnement hétérogène. Compte tenu de l'immense diversité de ce groupe et des connaissances qui restent encore fragmentaires pour de nombreuses familles, la question de la représentativité de notre échantillonnage pourrait être toutefois soulevée. En d'autres termes, dans quelle mesure la richesse en espèces de coléoptères capturées dans notre dispositif représente-t-elle la richesse totale en espèces de coléoptères forestiers sur l'aire d'étude ? Pour répondre à cette question nous avons estimé la richesse potentielle des vieilles forêts boréales présentes sur notre site d'étude en utilisant des indicateurs de richesse totale (ACE & ICE) (Colwell 2006, Colwell and Coddington 1994). Nous avons par la suite comparé ces estimés à une courbe d'accumulation en espèces (Annexe 2). Les deux estimés convergeaient et nous indiquaient qu'environ 420 espèces (ACE = 419, ICE = 420) de coléoptères des vieilles forêts boréales devraient être présentes sur notre site d'étude. Notre dispositif a permis la capture de 315 espèces (Annexe 3), ce qui représente environ 77% de la richesse totale du milieu. Ces estimés confortent la pertinence de notre dispositif expérimental et montrent que l'inférence faite à partir de nos résultats est dans une certaine mesure généralisable à l'ensemble des espèces de coléoptères des vieilles forêts de la Côte-Nord du Québec. Aussi il est bon de rappeler que pour plusieurs familles, les identifications se sont arrêtées au genre, parfois à

la tribu. Cette limitation, elle-même associée à une disponibilité limitée voir inexistante en ouvrages de références taxinomiques, nous laisse à penser que plusieurs espèces ont pu se retrouver regroupées dans un même genre. Dans ce sens, notre estimé de richesse spécifique pourrait lui-même être sous évalué ce qui indiquerait que la richesse échantillonnée serait plus grande encore que celle indiquée.

Enseignements et pratiques de gestion durables

Dans le cadre de pratiques de gestion durable et notamment de l'exploitation de peuplements forestiers encore vierges, nos résultats soulignent l'importance de l'hétérogénéité de l'habitat à fine échelle pour le maintien de la diversité des coléoptères. Considérant que la plupart des études reliant la biodiversité et l'hétérogénéité de l'habitat ont intégré les composantes structurales et compositionnelles dans un seul indice, appelé hétérogénéité ou complexité « structurale » (McElhinny et al. 2005), notre approche est d'autant plus significative. Aussi, à notre connaissance, notre étude est la première à avoir reliée l'ensemble de la richesse spécifique des coléoptères et l'hétérogénéité de la forêt boréale. Ainsi, dépendamment du mode de déplacement, la richesse en espèces de coléoptères était plus ou moins influencée par les attributs de structure, en revanche elle était toujours influencée par les attributs de composition. Aussi, les attributs du paysage, plus spécifiquement ceux compris dans un rayon de 400 m aux alentours des peuplements, influençaient les patrons de richesse spatiale des coléoptères et plus spécifiquement les espèces se déplaçant en volant. Cela implique la nécessité d'une approche globale, intégrant des stratégies d'intervention sylvicole à plusieurs échelles et visant dans son ensemble à maintenir la diversité inter-peuplements, c'est à dire la mosaïque forestière, et intra-peuplement, c'est à dire le mélange des essences d'arbres et d'arbustes.

Perspectives d'avenir

Suite aux résultats de cette étude, plusieurs perspectives de recherche pourraient être approfondies. Il serait ainsi intéressant de raffiner les analyses à l'échelle du paysage afin d'établir le rayon permettant d'expliquer le plus de variation dans la richesse de chacun des groupes de coléoptères. Cet apport permettrait de connaître avec plus de précision l'influence du paysage environnant les peuplements forestiers. Des recommandations plus

précises pourraient alors être formulées pour chacun des deux groupes de coléoptères à l'étude. De plus, il serait pertinent de considérer l'influence du type d'hétérogénéité, à plusieurs échelles, sur les assemblages de coléoptères et non seulement sur la richesse spécifique. Cela permettrait une meilleure compréhension des patrons de biodiversité par l'étude des mécanismes associés aux variations de richesse spécifique. Par exemple, une telle recherche permettrait de mieux comprendre si l'enrichissement taxonomique est expliqué par l'arrivée de nouvelles espèces venant s'ajouter à un « pool » d'espèces, ou si au contraire il existe un « turnover » des espèces le long du gradient d'hétérogénéité. Enfin, il serait pertinent de s'intéresser au concept de guildes, c'est-à-dire de répartir la diversité des coléoptères échantillonnés dans des groupes distincts qui serait basés sur les préférences alimentaires des espèces. Cette approche permettrait de souligner les attributs d'importance pour les différentes guildes considérées et donc de formuler avec plus de précision les recommandations nécessaires à la préservation d'espèces vulnérables.

Bibliographie

- Anderson, D. R., Burnham, K. P. and Thompson, W. L., 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *Journal of Wildlife Management* 64: 912-923
- Arnett, R. H. Jr. and Thomas, M. C., (eds.) 2001. American beetles: Vol 1. Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Staphyliniformia. CRC Press LLC, Boca Raton, 443 pp
- Arnett, R. H., Jr., Thomas, M. C., Skelley, P. E. and Frank, J. H., (eds.) 2002. American beetles: Vol 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. CRC Press LLC, Boca Raton, 861 pp
- August, P. V., 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64: 1495-1507
- Bakke, A., 1999. High diversity of saproxylic beetles in a hemiboreal mixed forest reserve in the south of Norway. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14: 199-208
- Bazzaz, F. A., 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology* 56: 485-488
- Bersier, L. F. and Meyer, D. R., 1994. Bird assemblages in mosaic forests: the relative importance of vegetation structure and floristic composition along the successional gradient. *Acta Oecologica* 15: 561-576
- Bouchard, M., Pothier D. and Gauthier, S., 2008. Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 38: 1621-1633
- Boucher, D., De Grandpré, L. and Gauthier, S., 2003. Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaisons de deux territoires de la pessière à mousse du Québec. *The Forestry Chronicle* 79: 318-327
- Boyce, M. S., Mao, J. S., Merrill, E. H., Fortin, D., Turner, M. G., Fryxell, J. M. and Turchin, P., 2003. Scale and heterogeneity in habitat selection by elk in Yellowstone National Park. *Écoscience* 10: 321-332
- Brose, U., 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135: 407-413
- Brustel, H., 2004. Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises : perspectives pour la conservation du patrimoine naturel. Collection Dossiers forestiers de l'Office national des forêts, Paris, 297 pp

- Burnham, K. P. and Anderson, D. R., 2004. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. Springer-Verlag, New-York, 488 pp
- Chen, J., Saunders, S. C., Crow, T. R., Naiman, R. J., Brosofske, K. D., Mroz, G. D., Brookshire, B. L. and Franklin, J. F., 1999. Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. *BioScience* 49: 288-297
- Coalition pour la Stratégie Nationale sur les Forêts, 1998. Stratégie nationale sur la forêt (1998-2003) : durabilité des forêts, un engagement canadien. Ottawa, 25 pp
- Coalition pour la Stratégie Nationale sur les Forêts, 2003. Stratégie nationale sur la forêt (2003-2008) : une forêt durable, l'engagement canadien. Ottawa, 27 pp
- Conseil Canadien des Ministres des Forêts, 1995. Définir la gestion durable des forêts : Une approche canadienne aux critères et indicateurs. Ottawa, 23 pp
- Conseil Canadien des Ministres des Forêts, 2003. Définir l'aménagement forestier durable au Canada – Critères et indicateurs 2003. Ottawa, 20 pp
- Colwell, R. K., 2006, EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>
- Colwell, R. K., and Coddington, J. A., 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 345: 101-118
- Danks, H.V., 1993. Patterns of diversity in the Canadian insect fauna. In: Ball, G.E. and Danks, H.V. (eds.). *Systematics and entomology: diversity, distribution, adaptation and application*. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 165, pp. 51-74
- Dauber, J., Purtauf, T., Allspach, A., Frisch, J., Voigtländer, K., Wolters, V., 2005. Local vs. landscape controls on diversity: a test using surface-dwelling soil macroinvertebrates of differing mobility. *Global Ecology and Biogeography* 14: 213-221
- Dávalos, A. and Blossey, B., 2006. Assessing capture techniques for ground beetles. *The Canadian entomologist* 138: 118-122
- Debinski, D. M. and Brussard, P. F., 1994. Using biodiversity data to assess species-habitat relationships in Glacier National Park, Montana. *Ecological Applications* 4: 833-843
- Downing, J. A., 1991. Biological heterogeneity in aquatic ecosystems. In: Kolasa, J. and Pickett, S. T. A. (eds). *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlag, pp. 160-180
- Dutilleul, P. and Legendre, P., 1993. Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm against a statistical concept. *Oikos* 66: 153-171

- Ecke, F., Lofgren, O. and Sorlin, D., 2002. Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. *Journal of Applied Ecology* 39: 781-792
- Esseen, P. A., Ehnström, B., Ericson, L. and Sjöberg, K., 1992. Boreal forests - the focal habitats of Fennoscandia. In: Hansson, L. (ed.). *Ecological principles of nature conservation*. Elsevier, London, pp. 252-325
- Farrar, J. L. 1995. *Les arbres du Canada*. Service canadien des forêts, Ottawa, 502 pp
- Fortin, D., Fryxell, J. M., O'Brodovich, L. and Frandsen, D., 2003. Foraging ecology of bison at the landscape and plant community levels: the applicability of energy maximization principles. *Oecologia* 134: 219-227
- Franc, N., Götmark, F., Økland, B., Nordén, B. and Paltto, H., 2007. Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biological Conservation* 135: 86-98
- Franklin, J. F., 1993. Preserving biodiversity: species, ecosystem, or landscapes. *Ecological Applications* 3: 202-205
- Franklin, J. F., Spies, T. A., Van Pelt, R., Carey, A. B., Thornburgh, D. A., Berg, D. R., Lindenmayer, D. B., Harmon, M. E., Keeton, W. S., Shaw, D. C., Bible, K. and Chen, J., 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir as an example. *Forest Ecology and Management* 155: 399-423
- Franklin, J. F. and Van Pelt, R., 2004. Spatial aspects of structural complexity in old-growth forests. *Journal of Forestry* 102: 22-28
- Gauthier, S., Leduc, A., Harvey, B., Bergeron, Y. and Drapeau P., 2001. Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *Le Naturaliste Canadien* 125: 10-17
- Gering, J. C., Crist, T. O. and Veech, J. A., 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation Biology* 17: 488-499
- Gibb, H., Pettersson, R. B., Hjältén, J., Hilszczanski, J., Ball, J. P., Johansson, T., Ategrim, O. and Danell, K., 2006. Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *Biological Conservation* 129: 437-450
- González-Megías, A., Gómez, J. M. and Sánchez-Piñero, F., 2007. Diversity-habitat heterogeneity relationship at different spatial and temporal scales. *Ecography* 30: 31-41
- Grime, J. P., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347

- Haila, Y., 1994. Preserving ecological diversity in boreal forests: ecological background, research and management. *Annales Zoologici Fennici* 31: 203-217
- Halaj, J., Ross, D. W. and Moldenke, A. R., 2000. Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies. *Oikos* 90: 139-152
- Hall, L. S., Krausman, P. R. and Morrison, M. L., 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25: 173-182
- Harmon, M. E., Franklin, J. R., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., Anderson, N. H., Cline, S. P., Aumen, N. G., Sedell, J. R., Lienkaemper, G. W., Cromack, K. Jr. and Cummins K. W., 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133-302
- Hastings, A., 1990. Spatial heterogeneity and ecological models. *Ecology* 71: 426-428
- Hill, J. K., Hamer, K. C., Lace, L. A. and Banham, W. M. T., 1995. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Applied Ecology* 32: 754-760
- Holland, J. D., Fahrig L. and Cappuccino N., 2005. Body size affects the spatial scale of habitat-beetle interactions. *Oikos* 110: 101-108
- Hooper, D. U., Chaplin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. and Wardle, D. A., 2005. Effects on biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35
- Hunter, M. L., 1999. *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, 698 pp
- Huston, M. A., 1994. *Biological diversity - the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, 708 pp
- Jobin, L. J. and Coulombe, C., 1988. Le piège à insectes Multi-Pher[®]. Centre de Foresterie des Laurentides, Sainte-Foy, Feuillet d'information CFL-24, 8 pp
- Kie, J. G., Bowyer, R. T., Nicholson, M. C., Boroski, B. B. and Loft, E. R., 2002. Landscape heterogeneity at differing scales: effects on spatial distribution of mule deer. *Ecology* 83: 530-544
- Koivula, M. and Niemelä, J., 2002. Boreal carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in managed spruce forests – a summary of Finnish case studies. *Silva Fennica* 36:423-436
- Koivula, M., Punttila, P., Haila, Y. and Niemelä, J., 1999. Leaf litter and the small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest. *Ecography* 22: 424-435

- Kolasa, J. and Pickett, S. T. A., 1991. Ecological heterogeneity. Springer-Verlag, New-York, 332 pp
- Kuuluvainen, T., 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fennica* 36: 97-125
- Kuuluvainen, T., Aapala, K., Ahlroth, P., Kuusinen, M., Lindholm, T., Sallantausta, T., Siitonen, J. and Tukia, H., 2002. Principles of ecological restoration of boreal forested ecosystems: Finland as an example. *Silva Fennica* 36: 409-422
- Langor, D. W. and Spence, J. R., 2006. Arthropods as ecological indicators of sustainability in Canadian forests. *The Forestry Chronicle* 82: 344-350
- Larsson S. and Danell K., 2001. Science and the Management of Boreal Forest Biodiversity. *Scandinavian Journal of Forest Research* 16: 5-9
- Lassau, S. A., Hochuli, D. F., Cassis, G. and Reid, C. A. M., 2005. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? *Diversity and Distributions* 11: 73-82
- Lawton, J. H., 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 23-39
- Li, H. and Reynolds, J. F., 1995. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos* 73: 280-284
- Lindenmayer, D. B., Margules, C. R. and Botkin, D. B., 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology* 14: 941-950
- Lindenmayer, D. B., Franklin, J. F. and Fischer, J., 2006. General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation* 131: 433-445
- Loucks, O. L., 1970. Evolution of diversity, efficiency, and community stability. *American Zoologist* 10: 17-21
- MacArthur, R. H. and MacArthur, J. W., 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O., 2001. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, 224 pp
- MacLean, D. A. and Ebert, P., 1999. The impact of hemlock looper (*Lambdina fuscicollis* (Guen.)) on balsam fir and spruce in New Brunswick, Canada. *Forest Ecology and Management* 120:77-87
- Magurran, A. E., 2004. Measuring biological diversity. Blackwell, Oxford, 256 pp

- Martikainen, P. and Kouki, J., 2003. Sampling the rarest: threatened beetles in boreal forest biodiversity inventories. *Biodiversity and Conservation* 12: 1815-1831
- Martikainen, P., Kouki, J. and Heikkala, O., 2006. The effect of green tree retention and subsequent prescribed burning on ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in boreal pine-dominated forests. *Ecography* 29: 659-670
- Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L. and Punttila, P., 1996. Intensity of forest management and bark beetles in nonepidemic conditions: a comparison between Finnish and Russian Karelia. *Journal of Applied Entomology* 120: 257-264
- Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L., Puntilla, P. and Rauch, J., 1999. Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forest in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 116: 233-245
- Martikainen, P., Siitonen, J., Puntilla, P., Kaila, L. and Rauch, J., 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation* 94: 199-209
- McCoy, E. D. and Bell, S. S., 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. In: Bell, S. S., McCoy, E. D. and Mushinsky, H. R. (eds.). *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall, London, pp. 3-27
- McCune, B. and Grace, J. B., 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software, Gleneden Beach, 304 pp
- McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C. and Bauhus, J., 2005. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management* 218: 1-24
- Miller, J. C., 1993. Insect natural history, multi-species interactions and biodiversity in ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 2: 233-241
- Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, 1996. *Biodiversité du milieu forestier, «Protéger la biodiversité, un engagement pour la vie»*. Charlesbourg, 30 pp
- Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, 2003a. *Zones de végétation et domaines bioclimatiques au Québec*. Gouvernement du Québec, Québec, 2 pp
- Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec, 2003b. *Normes de cartographie écoforestière : troisième inventaire écoforestier*. Gouvernement du Québec, Québec, 95 pp
- Mitchell, M., Lancia, R. and Gerwin, J., 2001. Using landscape-level data to predict the distribution of birds on a managed forest: effects of scale. *Ecological Applications* 11: 1692-1708

- Niemelä, J., 1997. Invertebrates and boreal forest management. *Conservation Biology* 11: 601-610
- Niemelä, J., Hatla, Y. and Punttila, 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
- Nilsson, S.G., Hedin, J. and Niklasson, M., 2001. Biodiversity and its assessment in boreal and nemoral forests. *Scandinavian Journal of Forest Research* 16: 10-26
- Noss, R. F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4: 355-364
- Økland, B., 1996. A comparison of three methods of trapping saproxylic beetles. *European Journal of Entomology* 93: 195-209
- Økland, B., Bakke, A., Hagvar, S. and Kvamme, T., 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biological Conservation* 5: 75-100
- Ostfeld, R. S., Pickett, S. T. A., Sachak, M. and Likens, G. E., 1997. Defining the scientific issue. In: Pickett, S. T. A., Ostfeld, R. S., Sachak, M. and Likens, G. E. (eds.). *The ecological basis of conservation: heterogeneity, ecosystems, and biodiversity*. Chapman & Hall, New York. pp. 3-10
- Packham, J. R., Harding, D. J. L., Hilton, G. M. and Stuttard, R. A., 1992. *Functional ecology of woodlands and forests*. Chapman & Hall, London, 426 pp
- Pearce, J. L. and Venier, L. A., 2006. The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review. *Ecological Indicators* 6: 780-793
- Pham, A. T., De Grandpré, L., Gauthier, S. and Bergeron, Y., 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 353-364
- Pickett, S. T. A., Ostfeld, R. S., Shachak, M. and Likens, G. E., 1997. *The ecological basis of conservation: heterogeneity, ecosystems, and biodiversity*. Chapman & Hall, New York, 432 pp
- Pitkänen, S., 1997. Correlation between stand structure and ground vegetation: an analytical approach. *Plant Ecology* 131: 109-126
- Pothier, D., 2001. Portrait de la forêt boréale québécoise. *Le Naturaliste Canadien* 125: 5-9
- Prescott, C. E., 2002. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology* 22: 1193-1200

- Rainio, J. and Niemelä, J., 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 12: 487-506
- Ralph, C. J., 1985. Habitat association patterns of forest and steppe birds of Northern Patagonia, Argentina. *The Condor* 87: 471-483
- Rapport Coulombe, 2004. Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. Rapport, 253 pp
- Rassi, P., Kaipainen, H., Mannerkoski, I. and Ståhls, G., 1992. Report on the Monitoring of Threatened Animals and Plants in Finland. Ministry of the Environment, Helsinki
- Ressources Naturelles Canada, 2005. L'État des forêts au Canada 2004-2005, la forêt boréale. Service canadien des forêts, Ottawa, 96 pp
- Ruel, J.-C., 2000. Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies. *Forest Ecology and Management* 135:169-178
- Saint-Germain, M., Drapeau, P. and Hébert, C., 2004. Comparison of Coleoptera assemblages from a recently burned and unburned black spruce forests of northeastern North America. *Biological Conservation* 118: 583-592
- Saint-Germain, M., Larrivée, M., Drapeau, P., Fahrig, L. and Buddle, C. M., 2005. Short-term response of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to fire and logging in a spruce-dominated boreal landscape. *Forest Ecology and Management* 212: 118-126
- Schaffers, A. P., Raemakers, I. P., Sýkora, K. V. and Braak, C. J. F., 2008. Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology* 89: 782-794
- Simberloff, D., 2001. Management of boreal forest biodiversity - a view from the outside. *Scandinavian Journal of Forest Research* 16: 105-118
- Similä, M., Kouki, J., Martikainen, P. et Uotila, A., 2002. Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages. *Biological Conservation* 106: 19-27
- Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forest as an example. *Ecological Bulletins* 49:11-41
- Siitonen, J. and Martikainen, P., 1994. Occurrence of rare and threatened insects living on decaying *Populus tremula*: a comparison between Finnish and Russian Karelia. *Scandinavian Journal of Forest Research* 9: 185-191
- Smith, T. B., Bruford, M. W. and Wayne, R. K., 1993. The preservation of process: the missing element of conservation programs. *Biodiversity Letters* 1: 164-167

- Spies, T. A. and Turner, M. G., 1999. Dynamic forest mosaics. In: Hunter, M. L. (ed.). *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 95-160
- Spitzer, K., Jaros, J., Havelka, J. and Leps, J., 1997. Effect of small-scale disturbance on butterfly communities of an Indo-Chinese montane rainforest. *Biological Conservation* 80: 9-15
- Sullivan, T. P. and Sullivan, D. S., 2001. Influence of variable retention harvests on forest ecosystems. II. Diversity and population dynamics of small mammals. *Journal of Applied Ecology* 38: 1234-1252
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M. and Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92
- Thompson, I. D., Baker, J. A., Ter-Mikaelian, M., 2003. A review of the long-term effects of post-harvest silviculture on vertebrate and predictive models, with an emphasis on boreal forests in Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 177: 441-469
- Tilman, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitat. *Ecology* 75: 2-16
- Väisänen, R., Biström, O. and Heliövaara, K., 1993. Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forests? *Biodiversity and Conservation* 2: 95-113
- Wiens, J. A., 1994. Using fractal analysis to assess how species perceive landscape structure. *Landscape Ecology* 9: 25-36
- Wiens, J. A. and Milne, B. T., 1989. Scaling of "landscapes" in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle's perspective. *Landscape Ecology* 3: 87-96
- Williams, S. E., Marsh, H. and Winter, J., 2002. Spatial scale, species diversity, and habitat structure: small mammals in Australian tropical rain forest. *Ecology* 83: 1317-1329
- Wilson, E. O., 1987. The little things that run the world (the importance and conservation of invertebrates). *Conservation Biology* 1: 344-346
- With, K. A. and Crist, T. O., 1995. Critical thresholds in species' responses to landscape structure. *Ecology* 76: 2446-2459

Annexe 1

Appendix 1. Candidate models used to relate richness in beetle species to habitat heterogeneity at multiple spatial scales, in the old-growth boreal forest of the North-Shore region of Québec, Canada. Independent variables used in the models are defined in Table 2.

No	Candidate Model
----	-----------------

Compositional Model

- 1 latitude spruceba firba firvl
- 2 latitude spstand spruceba
- 3 latitude spstand firba
- 4 latitude splog firvl
- 5 latitude spstand splog
- 6 latitude spstand splog spruceba firba firvl
- 7 latitude spruceba firba firvl sprucestand₄₀₀ firstand₄₀₀
- 8 latitude spruceba firba firvl sprucestand₄₀₀ firstand₄₀₀ water₄₀₀ cut₄₀₀
- 9 latitude spruceba firba firvl prucestand₈₀₀ firstand₈₀₀
- 10 latitude spruceba firba firvl sprucestand₈₀₀ firstand₈₀₀ water₈₀₀ cut₈₀₀
- 11 latitude spstand spruceba composition₄₀₀ sprucestand₄₀₀
- 12 latitude spstand spruceba composition₈₀₀ sprucestand₈₀₀
- 13 latitude spstand firba composition₄₀₀ firstand₄₀₀
- 14 latitude spstand firba composition₈₀₀ firstand₈₀₀
- 15 latitude spstand spruceba firba composition₄₀₀ sprucestand₄₀₀ firstand₄₀₀
- 16 latitude spstand spruceba firba composition₄₀₀ sprucestand₄₀₀ firstand₄₀₀
water₄₀₀ cut₄₀₀
- 17 latitude spstand spruceba firba composition₈₀₀ sprucestand₈₀₀ firstand₈₀₀
- 18 latitude spstand spruceba firba composition₈₀₀ sprucestand₈₀₀ firstand₈₀₀
water₈₀₀ cut₈₀₀
- 19 latitude spstand splog composition₄₀₀
- 20 latitude spstand splog composition₈₀₀

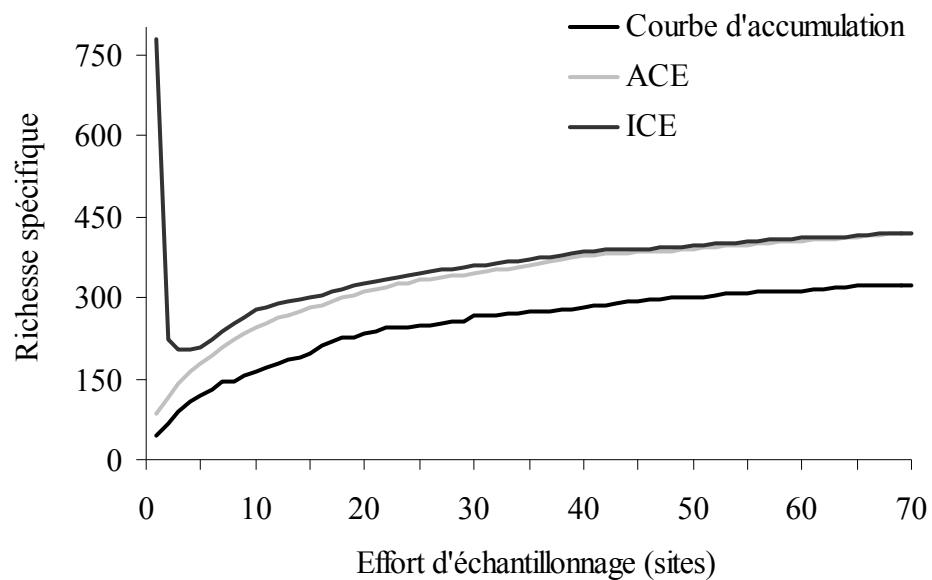
Structural Model

- 21 latitude mediumba largeba mediumvl

- 22 latitude ststand mediumba
- 23 latitude stlog mediumvl
- 24 latitude ststand stlog
- 25 latitude ststand stlog mediumba mediumvl
- 26 latitude mediumba largeba mediumvl oldeven₄₀₀ olduneven₄₀₀
- 27 latitude mediumba largeba mediumvl oldeven₄₀₀ olduneven₄₀₀ water₄₀₀ cut₄₀₀
- 28 latitude mediumba largeba mediumvl oldeven₈₀₀ olduneven₈₀₀
- 29 latitude mediumba largeba mediumvl oldeven₈₀₀ olduneven₈₀₀ water₈₀₀ cut₈₀₀
- 30 latitude ststand mediumba structure₄₀₀ oldeven₄₀₀
- 31 latitude ststand mediumba structure₈₀₀ oldeven₈₀₀
- 32 latitude stlog mediumvl structure₄₀₀ oldeven₄₀₀
- 33 latitude stlog mediumvl structure₈₀₀ oldeven₈₀₀
- 34 latitude ststand mediumba mediumvl structure₄₀₀ oldeven₄₀₀ olduneven₄₀₀
- 35 latitude ststand mediumba mediumvl structure₄₀₀ oldeven₄₀₀ olduneven₄₀₀
water₄₀₀ cut₄₀₀
- 36 latitude ststand mediumba mediumvl structure₈₀₀ oldeven₈₀₀ olduneven₈₀₀
- 37 latitude ststand mediumba mediumvl structure₈₀₀ oldeven₈₀₀ olduneven₈₀₀
water₈₀₀ cut₈₀₀
- 38 latitude ststand stlog structure₄₀₀
- 39 latitude ststand stlog structure₈₀₀
- Compositional and Structural Model*
- 40 latitude spstand ststand
- 41 latitude spstand ststand spruceba mediumba
- 42 latitude spstand ststand firba mediumba
- 43 latitude spstand stlog firvl mediumvl
- 44 latitude spstand ststand splog
- 45 latitude spstand ststand stlog
- 46 latitude spstand ststand spruceba mediumba composition₄₀₀ structure₄₀₀
sprucestand₄₀₀ oldeven₄₀₀ cut₄₀₀
- 47 latitude spstand ststand spruceba mediumba composition₈₀₀ structure₈₀₀
sprucestand₈₀₀ oldeven₈₀₀ cut₈₀₀

- 48 latitude spstand ststand firba mediumba composition₄₀₀ structure₄₀₀ firstand₄₀₀
olduneven₄₀₀ cut₄₀₀
 - 49 latitude spstand ststand firba mediumba composition₈₀₀ structure₈₀₀ firstand₈₀₀
olduneven₈₀₀ cut₈₀₀
 - 50 latitude spstand ststand composition₄₀₀ structure₄₀₀
 - 51 latitude spstand ststand composition₈₀₀ structure₈₀₀
 - 52 latitude spstand ststand splog composition₄₀₀ structure₄₀₀
 - 53 latitude spstand ststand splog composition₈₀₀ structure₈₀₀
 - 54 latitude spstand ststand stlog composition₄₀₀ structure₄₀₀
 - 55 latitude spstand ststand stlog composition₈₀₀ structure₈₀₀
 - 56 latitude composition₄₀₀ structure₄₀₀
 - 57 latitude composition₈₀₀ structure₈₀₀
 - 58 latitude composition₄₀₀ structure₄₀₀ sprucestand₄₀₀ oldeven₄₀₀ cut₄₀₀
 - 59 latitude composition₈₀₀ structure₈₀₀ sprucestand₈₀₀ oldeven₈₀₀ cut₈₀₀
 - 60 latitude composition₄₀₀ structure₄₀₀ firstand₄₀₀ olduneven₄₀₀ cut₄₀₀
 - 61 latitude composition₈₀₀ structure₈₀₀ firstand₈₀₀ olduneven₈₀₀ cut₈₀₀
-

Annexe 2



Annexe 2. Mesures de richesse spécifique (courbe d'accumulation = 324, ACE = 419, ICE = 420) et représentativité de l'échantillonnage des espèces de coléoptères dans les vieilles forêts boréales de la Côte-Nord du Québec, Canada.

Annexe 3

Annexe 3. Liste des espèces et abondance des coléoptères échantillonnées dans les vieilles forêts boréales de la Côte-Nord du Québec, Canada.

Famille	Taxon	Abondance
Aderidae	Vanonus sp.	1
Anobiidae	Dorcatoma sp.	1
Anobiidae	Hemicoelus carinatus (Say)	6
Anobiidae	Microbregma emarginatum emarginatum (Duftschmid)	1
Anobiidae	Xestobium gaspensis R.E. White	2
Anthicidae	Ischalia costata (LeConte)	21
Attelabidae	Himatolabus pubescens	1
Buprestidae	Anthaxia inornata (Randall)	2
Buprestidae	Melanophila fulvoguttata (Harris)	3
Byrrhidae	Cytilus alternatus (Say)	2
Byrrhidae	Simplocaria semistriata (Fabricius)	6
Cantharidae	Cantharis rotundicollis Say	1
Cantharidae	Malthodes fragilis (LeConte)	12
Cantharidae	Malthodes fuliginosus fuliginosus LeConte	3
Cantharidae	Malthodes niger (LeConte)	10
Cantharidae	Podabrus diadema (Fabricius)	3
Cantharidae	Podabrus laevicollis (Kirby)	89
Cantharidae	Podabrus puberulus LeConte	1
Cantharidae	Podabrus puncticollis (Kirby)	4
Cantharidae	Rhagonycha fraxini (Say)	3
Carabidae	Agonum retractum Leconte	1
Carabidae	Calathus advena (LeConte)	2
Carabidae	Calathus gregarius (Say)	2
Carabidae	Calathus ingratus Dejean	8
Carabidae	Cymindis cribricollis Dejean	1
Carabidae	Patrobus foveocollis (Eschscholtz)	8

Carabidae	<i>Platynus decentis</i> (Say)	28
Carabidae	<i>Pterostichus adstrictus</i> Eschscholtz	53
Carabidae	<i>Pterostichus brevicornis</i> (Kirby)	7
Carabidae	<i>Pterostichus punctatissimus</i> (Randall)	140
Carabidae	<i>Scaphinotus bilobus</i> (Say)	7
Carabidae	<i>Sphaeroderus nitidicollis brevoorti</i> LeConte	7
Carabidae	<i>Stereocerus haematopus</i> Dejean	71
Carabidae	<i>Tachyta angulata</i> Casey	1
Carabidae	<i>Trechus apicalis</i> Motschulsky	6
Carabidae	<i>Trechus crassiscapus</i> Lindroth	5
Carabidae	<i>Trechus rubens</i> (Fabricius)	4
Cerambycidae	<i>Acmaeops proteus proteus</i> (Kirby)	17
Cerambycidae	<i>Evodinus monticola monticola</i> (Randall)	3
Cerambycidae	<i>Gnathacmaeops pratensis</i> (Laicharting)	2
Cerambycidae	<i>Meriellum proteus</i> (Kirby)	1
Cerambycidae	<i>Monochamus scutellatus scutellatus</i> (Say)	1
Cerambycidae	<i>Pogonocherus penicillatus</i> LeConte	1
Cerambycidae	<i>Pygoleptura nigrella nigrella</i> (Say)	5
Cerambycidae	<i>Rhagium inquisitor</i> (Linné)	18
Cerambycidae	sp.	1
Cerambycidae	<i>Tetropium cinnamopterum</i> Kirby	7
Cerambycidae	<i>Tetropium schwarzianum</i> Casey	1
Cerambycidae	<i>Xestoleptura tibialis</i> (LeConte)	4
Cerylonidae	<i>Cerylon castaneus</i> Say	39
Chrysomelidae	<i>Chrysomela</i> sp.	1
Chrysomelidae	<i>Gonioctena notmani</i> (Schaeffer)	8
Chrysomelidae	<i>Syneta extorris borealis</i> Brown	5
Chrysomelidae	<i>Syneta pilosa</i> Brown	15
Ciidae	<i>Cis americanus</i> Mannerheim	1
Ciidae	<i>Cis creberrimus</i> Mellie	1
Ciidae	<i>Cis quadridentatus</i> Dury	1

Ciidae	<i>Cis</i> sp. Latreille	1
Ciidae	<i>Cis striolatus</i> (Casey)	1
Ciidae	<i>Dolichocis manitoba</i> Dury	1
Ciidae	<i>Orthocis punctuatus</i> (Mellie)	10
Ciidae	<i>Plesiocis cribrum</i> Casey	1
Clambidae	<i>Clambus gibbulus</i> LeConte	1
Cleridae	<i>Thanasimus undatulus</i> (Say)	17
Cleridae	<i>Thanasimus undatulus nubilus</i> (Say)	3
Cleridae	<i>Zenodosus sanguineus</i> (Say)	17
Coccinellidae	<i>Mulsantina hudsonica</i> (Casey)	4
Colydiidae	<i>Lasconotus borealis</i> Horn	5
Corylophidae	<i>Clipastraea fusca</i>	3
Corylophidae	<i>Orthoperus glaber</i> LeConte	4
Cryptophagidae	<i>Atomaria</i> sp.	179
Cryptophagidae	<i>Caenoscelis ferruginea</i> Sahlberg	2
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus difficilis</i> Casey	53
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus pilosus</i> (Gyllenhal)	12
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus setulosus</i> Sturm	16
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus subfumatus</i> Kraatz	7
Cryptophagidae	<i>Henoticus mycetaeus</i>	1
Cryptophagidae	<i>Henotiderus obesulus</i> (Casey)	4
Cryptophagidae	<i>Myrmedophila americana</i> (LeConte)	2
Cryptophagidae	<i>Pteryngium crenatum</i> (Gyllenhal)	1
Cucujidae	<i>Pediacus fuscus</i> Erichson	1
Curculionidae	<i>Hylobius congener</i> Dalla Torre, Schenkling & Marshall	202
Curculionidae	<i>Hylobius pinicola</i> (Couper)	5
Curculionidae	<i>Hylobius warreni</i> Wood	3
Curculionidae	<i>Magdalis alutacea</i> LeConte	1
Curculionidae	<i>Pissodes fiskei</i> Hopkins	7
Curculionidae	<i>Pissodes nemorensis</i> Germar	2
Curculionidae	<i>Pissodes rotundatus</i> LeConte	3

Curculionidae	<i>Pissodes striatulus</i> (Fabricius)	2
Curculionidae	<i>Rhyncolus brunneus</i> Mannerheim	1
Curculionidae	<i>Rhyncolus macrops</i> Buchanan	4
Curculionidae	<i>Cryphalus ruficollis ruficollis</i> Hopkins	2
Curculionidae	<i>Crypturgus borealis</i> Swaine	17
Curculionidae	<i>Dendroctonus rufipennis</i> (Kirby)	9
Curculionidae	<i>Dryocoetes affaber</i> (Mannerheim)	45
Curculionidae	<i>Dryocoetes autographus</i> (Ratzeburg)	157
Curculionidae	<i>Dryocoetes betulae</i> Hopkins	29
Curculionidae	<i>Ips latidens</i> (LeConte)	1
Curculionidae	<i>Orthotomicus calelatus</i> (Eichhoff)	1
Curculionidae	<i>Pityokteines sparsus</i> (LeConte)	4
Curculionidae	<i>Pityophthorus</i> sp.	4
Curculionidae	<i>Polygraphus rufipennis</i> (Kirby)	95
Curculionidae	<i>Scierus annectans</i> LeConte	5
Curculionidae	<i>Scolytus piceae</i> (Swaine)	2
Curculionidae	sp.	1
Curculionidae	<i>Trypodendron betulae</i> Swaine	7
Curculionidae	<i>Trypodendron lineatum</i> (Olivier)	316
Curculionidae	<i>Xyleborus sayi</i> (Hopkins)	2
Dysticidae	<i>Hydroporus</i> sp.	2
Dysticidae	<i>Neoscutopterus angustus</i> (LeConte)	2
Elateridae	<i>Agriotella debilis</i> (LeConte)	29
Elateridae	<i>Agriotes limosus</i> (LeConte)	7
Elateridae	<i>Ampedus luctuosus</i> (LeConte)	6
Elateridae	<i>Ampedus mixtus</i> (Herbst)	38
Elateridae	<i>Ampedus nigrinus</i> (Herbst)	1
Elateridae	<i>Ampedus quebecensis</i> W.J. Brown	1
Elateridae	<i>Ampedus</i> sp.	52
Elateridae	<i>Ctenicera hoppingi</i> (Van Dyke)	1
Elateridae	<i>Ctenicera insidiosa</i> (LeConte)	1

Elateridae	<i>Ctenicera kendalli</i> Kirby	1
Elateridae	<i>Ctenicera resplendens aeraria</i> (Randall)	4
Elateridae	<i>Danosoma brevicorne</i> (LeConte)	1
Elateridae	<i>Denticollis denticornis</i> (Kirby)	19
Elateridae	<i>Eanus decoratus</i> (Mannerheim)	52
Elateridae	<i>Eanus estriatus</i> (LeConte)	6
Elateridae	<i>Eanus maculipennis</i> LeConte	4
Elateridae	<i>Liotrichus spinosus</i>	27
Elateridae	<i>Neohypdonus tumescens</i> (LeConte)	1
Elateridae	<i>Pseudanostirus propolus propolus</i> (LeConte)	1
Elateridae	<i>Pseudanostirus triundulatus</i> (Randall)	433
Elateridae	<i>Pseudanostirus watsoni</i> (W.J. Brown)	14
Elateridae	<i>Sericus incongruus</i> (LeConte)	11
Elateridae	<i>Setasomus nitidulus</i> (LeConte)	5
Endomychidae	<i>Phymaphora pulchella</i> Newman	6
Erotylidae	<i>Triplax thoracica</i> Say	9
Eucinetidae	<i>Eucinetus oviformis</i> LeConte	1
Eucinetidae	<i>Eucinetus terminalis</i> LeConte	2
Eucinetidae	<i>Eucinetus testaceus</i> LeConte	1
Eucnemidae	<i>Epiphanis cornutus</i> Eschscholtz	19
Hydrophilidae	<i>Cymbiodyta vindicata</i> Fall	1
Hydrophilidae	<i>Hydrobius fuscipes</i> (Linne)	1
Laemophloeidae	<i>Cryptolestes punctatus</i> (LeConte)	4
Laemophloeidae	<i>Laemophloeus biguttatus</i> (Say)	22
Lampyridae	<i>Ellychnia corrusca</i> (Linné)	60
Lathridiidae	<i>Cartodere constricta</i> (Gyllenhal)	11
Lathridiidae	<i>Corticaria</i> sp.	420
Lathridiidae	<i>Cortinicara gibbosa</i> (Herbst)	117
Lathridiidae	<i>Enicmus tenuicornis</i> LeConte	95
Lathridiidae	<i>Latridius</i> sp.	53
Lathridiidae	<i>Melanophtalma</i> sp.	10

Lathridiidae	<i>Stephostethus breviclavis</i> (Fall)	7
Leiodidae	<i>Agathidium</i> sp.	50
Leiodidae	<i>Anisotoma</i> sp.	17
Leiodidae	<i>Catops</i> sp.	237
Leiodidae	<i>Colon</i> sp.	1
Leiodidae	<i>Leiodes</i> sp.	10
Leiodidae	<i>Nemadus</i> sp.	1
Lycidae	<i>Celetes basalis</i> LeConte	1
Lycidae	<i>Dictyopterus aurora</i> (Herbst)	31
Lycidae	<i>Plateros lictor</i> (Newman)	1
Lymexylidae	<i>Hylecoetus lugubris</i> Say	63
Melandryidae	<i>Emmesa connectens</i> Newman	28
Melandryidae	<i>Hallomenus debilis</i> LeConte	1
Melandryidae	<i>Hallomenus serricornis</i> LeConte	1
Melandryidae	<i>Orchesia ovata</i> Laliberte	1
Melandryidae	<i>Scotochroa buprestoides</i> (Kirby)	2
Melandryidae	<i>Serropalpus coxalis</i> Mank	4
Melandryidae	<i>Serropalpus substriatus</i> Haldeman	13
Melandryidae	<i>Xylita laevigata</i> (Hellenius)	11
Melandryidae	<i>Xylita livida</i> (C.R. Sahlberg)	3
Melyridae	<i>Dolichosoma foveicolle</i> (Kirby)	2
Melyridae	<i>Hoppingiana hudsonica</i> (LeConte)	1
Mordellidae	<i>Mordellaria borealis</i> LeConte	41
Nitidulidae	<i>Colopterus truncatus</i> (Randall)	1
Nitidulidae	<i>Epuraea alternata</i> Parsons	2
Nitidulidae	<i>Epuraea avara</i> (Randall)	4
Nitidulidae	<i>Epuraea linearis</i> Mäklin	1
Nitidulidae	<i>Epuraea parsonsi</i> Connell	16
Nitidulidae	<i>Epuraea planulata</i> Erichson	2540
Nitidulidae	<i>Epuraea terminalis</i> Mannerheim	31
Nitidulidae	<i>Epuraea truncatella</i> Mannerheim	262

Nitidulidae	<i>Glischrochilus sanguinolentus sanguinolentus</i> (Olivier)	479
Nitidulidae	<i>Glischrochilus siepmanni</i> W.J. Brown	3
Nitidulidae	<i>Glischrochilus vittatus</i> (Say)	5
Ptiliidae	<i>Acrotrichis</i> sp.	51
Ptiliidae	<i>Pterix</i> sp.	13
Ptiliidae	<i>Ptiliola</i> sp.	3
Ptiliidae	<i>Ptiliolum</i> sp.	353
Ptiliidae	<i>Ptinella</i> sp.	12
Pyrochroidae	<i>Dendroides concolor</i> (Newman)	3
Pyrochroidae	<i>Schizotus cervicalis</i> Newman	3
Pythidae	<i>Pytho niger</i> Kirby	6
Rhizophagidae	<i>Rhizophagus brunneus brunneus</i> Horn	10
Rhizophagidae	<i>Rhizophagus dimidiatus</i> Mannerheim	3895
Rhizophagidae	<i>Rhizophagus remotus</i> LeConte	8
Salpingidae	<i>Rhinosimus viridiaeneus</i> Randall	18
Salpingidae	<i>Sphaeriestes virescens</i> (LeConte)	1
Scarabaeidae	<i>Aphodius leopardus</i> Horn	1
Scirtidae	<i>Cyphon obscurus</i> (Guerin-Meneville)	3
Scirtidae	<i>Cyphon</i> sp.	1
Scirtidae	<i>Cyphon variabilis</i> (Thunberg)	1
Scraptiidae	<i>Anaspis nigrina</i> Cisky	3
Scraptiidae	<i>Anaspis rufa</i> Say	1
Scraptiidae	<i>Canifa pallipes</i> (Melsheimer)	9
Scraptiidae	<i>Canifa pusilla</i> (Haldeman)	1
Scydmaenidae	<i>Brachycephsis pubipennis</i> (Casey)	19
Scydmaenidae	<i>Brachycephsis subpunctatus</i>	2
Scydmaenidae	<i>Parascydmus corpusculus</i> (Casey)	43
Scydmaenidae	<i>Stenichnus</i> sp.	76
Silphidae	<i>Nicrophorus defodiens</i> Mannerheim	6
Staphylinidae	<i>Acidota crenata</i> (Fabricius)	14
Staphylinidae	<i>Acidota quadrata</i> (Zetterstedt)	55

Staphylinidae	<i>Acrotona</i> sp.	1
Staphylinidae	<i>Actizona trifoveata</i> (Park)	2
Staphylinidae	<i>Aleochara fumata</i> Gravenhorst	2
Staphylinidae	Aleocharinae	4
Staphylinidae	<i>Aleodorus bilobatus</i>	3
Staphylinidae	<i>Atheta</i> (<i>Dimetrota</i>) sp.	173
Staphylinidae	<i>Atheta</i> sp.	143
Staphylinidae	<i>Athetini</i> sp.	171
Staphylinidae	<i>Atrecus americanus</i> (Casey)	1
Staphylinidae	<i>Atrecus macrocephalus</i> (Nordmann)	1
Staphylinidae	<i>Baeocera apicalis</i> LeConte	1
Staphylinidae	<i>Batrisodes</i> sp.	3
Staphylinidae	<i>Bledius</i> sp.	1
Staphylinidae	<i>Bolitobius</i> sp.	1
Staphylinidae	<i>Brathinus varicornis</i> LeConte	2
Staphylinidae	<i>Carphacis intrusus</i> (Horn)	1
Staphylinidae	<i>Carphacis nepigonensis</i> (Bernhauer)	2
Staphylinidae	<i>Coproporus ventriculus</i> (Say)	1
Staphylinidae	<i>Dinothenarus capitatus</i> (Bland)	1
Staphylinidae	<i>Earota dentata</i> (Bernhauer)	1
Staphylinidae	<i>Euaesthetus</i> sp.	1
Staphylinidae	<i>Eucnecosum brunnescens</i> (J. Sahlberg)	10
Staphylinidae	<i>Euplectus</i> sp.	43
Staphylinidae	<i>Geostiba</i> sp.	1
Staphylinidae	<i>Gyrophaena</i> sp.	2
Staphylinidae	<i>Hapalaraea hamata</i> (Fauvel)	3
Staphylinidae	<i>Heterothops minor</i> Smetana	1
Staphylinidae	<i>Hylota ochracea</i> Casey	2
Staphylinidae	<i>Ischnosoma fimbriatum</i> Campbell	18
Staphylinidae	<i>Ischnosoma splendidum</i> (Gravenhorst)	12
Staphylinidae	<i>Lathrobium</i> sp.	3

Staphylinidae	<i>Leptusa brevicollis</i> Casey	7
Staphylinidae	<i>Liogluta aloconotoides</i> Lohse	77
Staphylinidae	<i>Liogluta</i> sp.	1
Staphylinidae	<i>Lordithon fungicola</i> Campbell	11
Staphylinidae	<i>Lypoglossa angularis</i> (Mäklin)	12
Staphylinidae	<i>Lypoglossa franclemonti</i> Hoebeke	15
Staphylinidae	<i>Megarthus angulicollis</i> Mäklin	2
Staphylinidae	<i>Megarthus excisus</i> LeConte	6
Staphylinidae	<i>Megarthus incisus</i> LeConte	9
Staphylinidae	<i>Micropeplus browni</i> Campbell	8
Staphylinidae	<i>Mycetoporus americanus</i> Erichson	2
Staphylinidae	<i>Mycetoporus rugosus</i> Hatch	1
Staphylinidae	<i>Mycetoporus smetanae</i> Campbell	1
Staphylinidae	<i>Myllaena</i> sp.	1
Staphylinidae	<i>Neothetalia canadiana</i> Klimaszewski	3
Staphylinidae	<i>Neothetalia pallitarsis</i> (Kirby)	1
Staphylinidae	<i>Nudobius cephalus</i> (Say)	5
Staphylinidae	<i>Olisthaerus megacephalus</i> (Zetterstedt)	1
Staphylinidae	<i>Olisthaerus substriatus</i> (Gyllenhal)	4
Staphylinidae	<i>Olophrum rotundicolle</i> (C.R. Sahlberg))	59
Staphylinidae	<i>Omalium rivulare</i> (Paykull)	3
Staphylinidae	<i>Oxypoda convergens</i> Casey	2
Staphylinidae	<i>Oxypoda frigida</i> Bernhauer	4
Staphylinidae	<i>Oxypoda grandipennis</i> (Casey)	20
Staphylinidae	<i>Pentanota pallitarsis</i> (Kirby)	1
Staphylinidae	<i>Philhygra</i> sp.	1
Staphylinidae	<i>Philonthus</i> sp.	1
Staphylinidae	<i>Phloeonomus laesicollis</i> (Mäklin)	4
Staphylinidae	<i>Phloeopora</i> sp.	7
Staphylinidae	<i>Phloeostiba lapponica</i> (Zetterstedt)	451
Staphylinidae	<i>Phyllodrepa</i> sp.	3

Staphylinidae	<i>Placusa incompleta</i> Sjob.	2
Staphylinidae	<i>Placusa pseudosuecica</i> Klimaszewski	2
Staphylinidae	<i>Placusa</i> sp.	1
Staphylinidae	<i>Placusa tachyporoides</i> Waltl	135
Staphylinidae	<i>Placusa vaga</i> Casey	38
Staphylinidae	<i>Proteinus</i> sp.	77
Staphylinidae	<i>Pselaphus bellax</i> Casey	3
Staphylinidae	<i>Pseudopsis sagitta</i> Herman	1
Staphylinidae	<i>Pycnoglypta lurida</i> (Gyllenhal)	12
Staphylinidae	<i>Quedius brunnipennis</i> Mannerheim	25
Staphylinidae	<i>Quedius capucinus</i> (Gravenhorst)	2
Staphylinidae	<i>Quedius densiventris</i> (Casey)	1
Staphylinidae	<i>Quedius frigidus</i> Smetana	61
Staphylinidae	<i>Quedius labradorensis labradorensis</i> Smetana	45
Staphylinidae	<i>Quedius mesomelinus</i> (Marshall)	2
Staphylinidae	<i>Quedius plagiatus</i> Mannerheim	372
Staphylinidae	<i>Quedius rusticus</i> Smetana	34
Staphylinidae	<i>Reichenbachia</i> sp.	1
Staphylinidae	<i>Reichenbachia spatulifer</i> Casey	52
Staphylinidae	<i>Scaphium castanipes</i> Kirby	1
Staphylinidae	<i>Schistoglossa</i> sp.	2
Staphylinidae	<i>Seeversiella globicollis</i> (Casey)	1
Staphylinidae	<i>Sepedophilus littoreus</i> (Linné)	5
Staphylinidae	sp.	1
Staphylinidae	<i>Stenus</i> sp.	2
Staphylinidae	<i>Syntomium grahami</i> Hatch	4
Staphylinidae	<i>Tachinus basalis</i> Erichson	6
Staphylinidae	<i>Tachinus elongatus</i> Gyllenhal	9
Staphylinidae	<i>Tachinus frigidus</i> Erichson	271
Staphylinidae	<i>Tachinus fumipennis</i> (Say)	4
Staphylinidae	<i>Tachinus luridus</i> Erichson	7

Staphylinidae	Tachinus quebecensis Robert	2
Staphylinidae	Tachyporus borealis Campbell	1
Staphylinidae	Zyras obliquus (Casey)	1
Stenotrachelidae	Cephaloon unguare LeConte	4
Stenotrachelidae	Nematoplus collaris LeConte	1
Sylvanidae	Dendrophagus cygnaei Mannerheim	12
Sylvanidae	Silvanus bidentatus (Fabricius)	309
Tetratomidae	Tetratoma variegata Casey	5
Trogossitidae	Ostoma ferruginea (Linné)	1
Trogossitidae	Thymalus marginicollis Chevrolat	9
Total		14819
