

JEAN-PHILIPPE LÉGARÉ

**TRAITEMENTS SYLVICOLES ALTERNATIFS EN
FORÊT BORÉALE IRRÉGULIÈRE SUR LA CÔTE-
NORD: LA RÉPONSE DES COMMUNAUTÉS DE
COLÉOPTÈRES**

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

DÉPARTEMENT DES SCIENCES DU BOIS ET DE LA FORÊT
FACULTÉ DE FORESTERIE, DE GÉOGRAPHIE ET DE GÉOMATIQUE
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

2010

Résumé

Cette étude vise à déterminer l'impact de quatre traitements sylvicoles (CPRS, CPPTM et 2 types de coupes de jardinage) sur la diversité et l'abondance des coléoptères en forêt boréale irrégulière. Un dispositif d'échantillonnage a été déployé dans 4 blocs expérimentaux du 5 juin au 22 août 2007 et a permis de capturer 26 906 coléoptères regroupant 407 taxons de coléoptères répartis au sein de 52 familles distinctes. Les résultats montrent que la CPRS et la CPPTM modifient davantage la structure et la composition des communautés de coléoptères retrouvées dans l'aire d'étude que les coupes de jardinage. L'ouverture du milieu de même que les débris ligneux au sol et sur pied semblent des facteurs déterminants dans l'établissement de plusieurs espèces saproxyliques et non-saproxyliques. Les coupes de jardinage permettent le maintien des communautés étudiées; ces traitements sylvicoles s'inscrivent bien dans une perspective d'aménagement écosystémique et durable de la forêt boréale irrégulière.

Abstract

The main objective of this study is to determine the impact of four silvicultural treatments (CPRS, CPPTM and 2 types of selection cutting) on the diversity and abundance of beetles in irregular boreal forest. A sampling design was deployed in four experimental blocks from 5 June to 22 August 2007 and has permitted to capture 26 906 beetles comprising 407 beetle taxa distributed among 52 distinct families. We found that the CPRS and the CPPTM treatments had greater impact on beetle communities than both selection cuttings. The opening of the habitat as well as the presence of snags and downed woody debris seemed to be determinant factors in the establishment of several saproxylic and non-saproxylic species. Selection cuttings were definitely better at maintaining communities found in controls; these silvicultural treatments fit well in a context of ecosystemic and sustainable management of irregular boreal forests.

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 rédigées en français. Ce document a été écrit en entier par le candidat à la maîtrise avec les conseils des coauteurs de l'article, Jean-Claude Ruel et Christian Hébert qui ont participé à la correction et la révision des textes contenus dans ce mémoire. Ce projet a été réalisé grâce au partenariat de la Chaire de recherche industrielle CRSNG - Université Laval en sylviculture et faune de l'Université Laval et Ressources Naturelles Canada.

Tout d'abord, je tiens à remercier mon directeur de recherche, le D^r Jean-Claude Ruel, ses connaissances et son expertise en sylviculture et aménagement m'ont été indispensables tout au long de ce projet. La pertinence de ses conseils, commentaires et discussions, de même que les connaissances que j'en ai retirées me seront à toujours utiles. Étant biologiste de formation, mes connaissances de la foresterie présentaient certainement plusieurs lacunes. Merci Jean-Claude d'avoir contribué à l'amélioration de mes compétences, je suis certainement un meilleur biologiste grâce à vous.

Je voudrais aussi remercier mon codirecteur, le D^r Christian Hébert, entomologiste passionné du laboratoire d'écologie et de diversité des insectes forestiers. Son expertise et sa rigueur scientifique ont fait de moi un meilleur homme de sciences. Sa disponibilité, son écoute et son ouverture d'esprit face à de nouvelles idées en ont fait un codirecteur formidable. Je le remercie pour les nombreuses discussions et échanges d'idées qui m'ont amené à remettre mes opinions en cause et développer mon esprit critique. Je garderai en mémoire les bons moments professionnels, mais aussi amicaux, passés en sa compagnie.

Un grand merci à Georges Pelletier, taxonomiste au Centre de Foresterie des Laurentides, pour ses précieuses formations permettant l'identification des coléoptères. Sans lui, je serais probablement encore en train d'identifier ces petites bestioles. Merci aussi à Yves Dubuc, technicien au laboratoire d'écologie et de diversité des insectes forestiers, pour sa disponibilité et son aide au laboratoire et sur le terrain. Je remercie aussi Christine Casabon et Jean-Gabriel Elie pour leur grande contribution à ce projet.

Un remerciement spécial à ma famille, mère, père et sœur pour leur amour et leur support inconditionnel tout au long de mon parcours. Sans eux, rien n'aurait été possible et je leur en suis reconnaissant. Merci à Julie, mon amour et complice, pour sa compréhension et son soutien à travers tous les hauts et les bas. Merci à mon ami de longue date, Olivier Jeffrey, pour son aide sur le terrain et au laboratoire. Ce fut un réel plaisir de travailler en sa compagnie. Je me dois aussi de remercier le Dr Michèle Roy, entomologiste au Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation (MAPAQ) ainsi que Mario Fréchette, technicien en entomologie au MAPAQ. Michèle m'a offert mon premier emploi en entomologie à l'été 2005 et depuis, je ne me suis jamais remis de cette piqûre. Finalement, merci à tous mes collègues et surtout amis du laboratoire de Christian Hébert : Jonathan Boucher, Pierre-Marc Brousseau, Sébastien Bélanger, Olivier Norvez, Éric Domaine, Richard Berthiaume, Mélanie Couture pour tous ces moments de science et parfois de folie. Merci à tous, ces moments ont été grandement appréciés et laisseront un souvenir irremplaçable dans ma mémoire.

Table des matières

Résumé	i
Abstract	ii
Avant-Propos.....	iii
Table des matières.....	v
Liste des tableaux.....	vii
Liste des figures	viii
Liste des annexes.....	ix
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Contexte pratique de l'étude : La forêt boréale irrégulière	3
Traitements sylvicoles.....	5
Les insectes : un modèle d'étude	5
Aménagement forestier et coléoptères	8
Objectifs de l'étude	8
ALTERNATIVE SYLVICULTURAL PRACTICES IN BOREAL IRREGULAR FORESTS: RESPONSE OF BEETLE ASSEMBLAGES.....	10
Abstract	11
1. Introduction	12
2. Materials and methods	14
2.1 Study area.....	14
2.2 Silvicultural treatments and experimental design	15
2.3 Insect sampling.....	16
2.4 Forest structure and composition	17
2.5 Statistical analysis	18
3. Results	20
3.1 Overview	20
3.2 Effects of silvicultural treatments on forest structure and composition.....	20
3.3 Abundance and species richness	21
3.4 Beetle assemblages and environmental attributes.....	22
3.5 Associated species.....	23
4. Discussion	24

5. Implications for management.....	28
6. Acknowledgments.....	28
References	38
CONCLUSION GÉNÉRALE	45
L'importance du bois mort.....	45
Autres influences des coupes forestières.....	47
Recommandations et perspectives d'avenir	49
Bibliographie.....	50
Annexe 1. Schéma du patron de récolte pour le jardinage avec sentiers temporaires.	57
Annexe 2. Schéma du patron de récolte du jardinage avec sentiers permanents.....	58
Annexe 3. Liste des espèces et abondance des coléoptères échantillonnés.	59

Liste des tableaux

Table 1. Log-transformed means of treatment characteristics \pm standard error..... 29

Table 2. Species significantly associated with a treatment or a combination of treatments.
..... 30

Liste des figures

- Figure 1.** Study area and distribution of experimental blocks in a forest matrix dominated by old-growth boreal forests in the North Shore region of Québec, Canada. 31
- Figure 2.** Mean volume of young snags (A), young down dead wood (DDW) (B), old snags (C), old DDW (D), total snags (E) and total DDW (F) in each treatment. Error bars represent standard error. Bars with different letters are significantly different at $\alpha = 0.05$ 32
- Figure 3.** Mean volume of coarse woody debris (CDW) in each treatment. Error bars represent standard error. 33
- Figure 4.** Log-transformed mean abundance (left) and mean richness (right) of flying saproxylic beetles (A), epigaeic saproxylic beetles (B), epigaeic non-saproxylic beetles (C) and overall beetles (D) in each treatment. Error bars represent standard error. Letters represent statistical differences among treatments at $\alpha = 0.05$ 34
- Figure 5.** Individual-based rarefaction curves for flying saproxylic beetles (A), epigaeic saproxylic beetles (B), epigaeic non-saproxylic beetles (C) and overall beetles (D) sampled across all treatments and in each stand type. 35
- Figure 6.** RDA ordination of flying saproxylic beetles (A), epigaeic saproxylic beetles (B). Centroids of treatment are represented by a black rhombus. Species are marked with red cross and the environmental variables with arrows. Only species clearly outside the cloud of species were identified. Label explanations: mean basal area (m^2/ha) of black spruce (*P.mar*) and balsam fir (*A.bal*); the mean percentage of ground covering ericaceous (**Erica.**), latifoliate herbaceous (**Herb.**), sphagnum (**Sphag.**), (**Mosses**), the volume (m^3/ha) of young (**Y.Snags**) and old snags (**O.Snags**); the volume (m^3/ha) of young (**Y.DDW**) and old (**O.DDW**) down dead wood. 36
- Figure 7.** RDA ordination of epigaeic none-saproxylic beetles . Centroids of treatment are represented by a black rhombus. Species are marked with black cross and the environmental variables with arrows. Only species clearly outside the cloud of species were identified. Label explanations: mean basal area (m^2/ha) of black spruce (*P.mar*) and balsam fir (*A.bal*); the mean percentage of ground covering ericaceous (**Erica.**), latifoliate herbaceous (**Herb.**), gramineous (**Gram.**), sphagnum (**Sphag.**), (**Mosses**). 37

Liste des annexes

Annexe 1. Schéma du patron de récolte pour le jardinage avec sentiers temporaires.....	57
Annexe 2. Schéma du patron de récolte du jardinage avec sentiers permanents.	58
Annexe 3. Liste des espèces et abondance des coléoptères échantillonnés.....	59

Introduction générale

Jusqu'au début des années 1990, les activités du secteur forestier s'intégraient majoritairement à l'intérieur d'une vision axée sur la production de matière ligneuse. Cependant, l'émergence du concept d'aménagement durable, qui vise à répondre à nos besoins présents sans compromettre l'habileté des générations futures à répondre elles-mêmes à leurs besoins (Brundtland, 1987), impliquait désormais de grands changements dans la façon de développer la foresterie. Avec le concept de conservation de la biodiversité en tant que critère d'aménagement durable, des objectifs de conservation s'intégraient dorénavant dans la gestion forestière (CCMF, 1995, 1997, 2003; Helsinki Process, 1995; Montreal Process, 1995; CSNF, 1998, 2003; Simberloff, 2001; Burton *et al.*, 2003; Ruel *et al.*, 2007). C'est en 1992 que la collectivité internationale a reconnu l'importance de l'aménagement forestier durable lors de la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement (CNUED) tenue dans le cadre du sommet de la Terre à Rio de Janeiro alors qu'une Déclaration de principe sur les forêts a été adoptée (Norton, 1996; CCMF, 2003). Désormais, l'aménagement durable des écosystèmes forestiers devait s'assurer de maintenir leurs fonctions et les processus écologiques associés à ces fonctions (Norton, 1996; CCMF, 2003). Cette nouvelle vision de la foresterie imposait un changement dans notre façon de concevoir la sylviculture. L'élaboration de traitements sylvicoles mieux adaptés et s'intégrant dans une vision d'aménagement écosystémique était une solution envisagée (Attiwill, 1994; Haila, 1994; Haila *et al.*, 1997; Angelstam, 1998; Bergeron *et al.*, 1999; Larsson et Danell, 2001; Boucher *et al.*, 2003; McGeoch *et al.*, 2007).

C'est dans les années 90 qu'a émergé le concept d'aménagement écosystémique. Désormais, la protection, la conservation et la mise en valeur des ressources par l'aménagement écosystémique constituent l'une des pierres angulaires dans la gestion des ressources naturelles (Coulombe *et al.*, 2004). L'aménagement écosystémique est défini comme :

«Un concept d'aménagement forestier ayant comme objectif de satisfaire un ensemble de valeurs et de besoins humains en s'appuyant sur les processus et les fonctions de l'écosystème et en maintenant son intégrité» (Coulombe et al., 2004)

Dans le contexte forestier, la communauté scientifique aborde ce concept en envisageant un aménagement inspiré des perturbations naturelles pour assurer le maintien de l'écosystème forestier et des processus naturels le régissant (Attiwill, 1994; Haila *et al.*, 1994; Haila, 1995; Perry, 1998; Bergeron *et al.*, 1999; Niemelä, 1999; Simberloff, 1999; Lindenmayer *et al.*, 2000; Larsson et Danell, 2001; Franklin *et al.*, 2002; Gauthier *et al.*, 2008). Les interventions en milieu forestier devraient alors se situer à l'intérieur des limites naturelles de variation des écosystèmes sous régime de perturbation naturelle, de façon à ce que les espèces présentes ne soient pas exposées à des conditions auxquelles elles n'auraient pas été confrontées auparavant (Hunter, 1990). Une telle approche prend alors en considération les caractéristiques forestières à l'échelle du paysage et du peuplement (Bergeron *et al.*, 1999; Harvey *et al.*, 2002; Ruel *et al.*, 2007). Ainsi, la taille et la répartition des traitements sylvicoles devraient tenir compte de l'agencement spatial des perturbations naturelles dans le paysage. À l'échelle du peuplement, la sylviculture tentera de maintenir les principaux attributs de structure typiques des perturbations dominant la dynamique naturelle (Niemelä, 1997; Harvey *et al.*, 2002; Bauhus *et al.*, 2009).

Un autre enjeu majeur de la gestion durable des forêts est la conservation de la biodiversité (Christensen et Emborg, 1996; Norton, 1996; Jonsson et Jonsell, 1999; Simberloff, 1999; Simberloff, 2001; Boucher *et al.*, 2003; Burton *et al.*, 2003; Groot *et al.*, 2005). Le Conseil Canadien des Ministres des Forêts (CCMF) définit la diversité biologique comme la variabilité qui existe parmi les organismes vivants et les complexes écologiques dont ils font partie (CCMF, 1997). Des modifications au niveau des écosystèmes provoquent inévitablement des changements dans les populations d'espèces ainsi que dans leur répartition (Franklin, 1993). En forêt boréale, les effets négatifs sur la faune et la flore sont principalement dus à la perte et à la fragmentation des forêts matures auxquelles s'ajoute une altération des composantes structurales et des processus naturels de cet écosystème (Bonan et Shugart, 1989; Magura *et al.*, 2000a; Martikainen *et al.*, 2000). Certaines espèces associées aux forêts matures pourraient ne pas survivre sous un régime sylvicole intensif (Niemelä, 1997; Buddle *et al.*, 2006; Pohl *et al.*, 2007; Hins *et al.*, 2009), ceci étant particulièrement vrai pour les espèces rares (Spence *et al.*, 1996). Il est à noter que les forêts cultivées et aménagées ne comportent pas nécessairement moins d'espèces, mais certaines espèces associées aux forêts matures ne peuvent survivre dans les zones récoltées

(Niemelä, 1997; Pohl *et al.*, 2007). L'objectif n'est donc pas de maximiser la diversité biologique, mais plutôt de conserver les espèces associées aux forêts matures. Une bonne compréhension des écosystèmes forestiers et de leur biodiversité est donc indispensable pour développer des approches d'aménagement durable des forêts.

Contexte pratique de l'étude : La forêt boréale irrégulière

Couvrant près de 14 millions de kilomètres carrés, la forêt boréale est le biome terrestre le plus vaste de la planète (Bonan et Shugart, 1989; Burton *et al.*, 2003). Elle forme une ceinture autour de l'hémisphère nord, s'étendant de l'Amérique du Nord à la Russie, en passant par la Scandinavie. Environ 6% de cette superficie se trouve au Québec (MRNF, 2006) alors que 40% se trouve au Canada (Burton *et al.*, 2003). Par son étendue, la forêt boréale joue un rôle primordial dans les grands cycles planétaires (Bonan et Shugart, 1989). Exploitée depuis longtemps de façon intensive, la forêt boréale montre des structures de communautés fauniques et floristiques fortement altérées (Niemelä, 1997; Larsson et Danell, 2001). Au Québec, il reste cependant des régions qui n'ont jamais été exploitées, du moins jusqu'à tout récemment. C'est le cas de la Côte-Nord, notamment dans le secteur entourant le réservoir Manicouagan où les premières coupes forestières ont été réalisées au début des années 2000. Parmi les nombreuses espèces de la forêt boréale, certaines sont très spécialisées pour un habitat donné et par conséquent, elles sont fragiles (Norton, 1996; Niemelä, 1997; Lindenmayer *et al.*, 2000). C'est le cas du caribou forestier (*Rangifer tanrandus caribou*) qui est étroitement associé aux peuplements matures de la forêt boréale de l'Est. Les résultats de Courtois et al. (2008) ont montré que le caribou forestier évite les habitats ouverts (coupes récentes et brûlis), les sites en régénération et les peuplements mélangés et feuillus alors qu'il sélectionne les blocs protégés et les corridors de forêt non coupée.

Au Québec, la forêt boréale englobe quatre domaines bioclimatiques : la sapinière à bouleau blanc, la pessière noire à mousses, la pessière noire à lichens et la toundra forestière (Coulombe et al., 2004). La pessière noire à mousses, avec ses 433 600 kilomètres carrés, représente le plus vaste domaine du Québec, couvrant 28 % de la superficie totale de la forêt boréale (Bérard, 1996). Ce domaine forme une bande de 300 kilomètres de largeur s'étendant depuis l'ouest de l'Abitibi et de la Baie James jusqu'à

l'extrémité est de la Côte-Nord. La pessière noire à mousses est divisée en deux sous-domaines ayant des caractéristiques distinctes, soit celui de l'ouest et celui de l'est.

La pessière noire à mousses de la Côte-Nord du Québec est caractérisée par une prédominance de peuplements surannés, une présence accrue du sapin baumier, une structure irrégulière ainsi que par l'important rôle joué par les perturbations secondaires (vent, insectes et maladies) sur la dynamique forestière (Boucher *et al.*, 2003; Gauthier et De Granpré, 2003; McCarthy et Weetman, 2007; Bouchard *et al.*, 2008). Cette situation, très caractéristique de la région, découle d'un climat froid et maritime, avec une température moyenne annuelle variant entre -2,5 et 0,0°C et des précipitations annuelles situées entre 1100 et 1300 mm, dont 35% sous forme de neige (Pham *et al.*, 2004). Il en résulte une fréquence de feux beaucoup moins élevée (Boucher *et al.*, 2003; Gauthier et De Granpré, 2003; Pham *et al.*, 2004) dans la pessière à mousses de l'Est que dans celle de l'ouest de la Province. En effet, l'intervalle moyen entre deux feux sur la Côte-Nord est estimé à plus de 350 ans. (Foster, 1983; Gauthier et De Granpré, 2003; Bergeron *et al.*, 2004; Pham *et al.*, 2004; Cyr *et al.*, 2007; Ruel *et al.*, 2007). En absence de feu, les peuplements atteignent alors un stade où certains arbres meurent par sénescence, créant des trouées favorisant la croissance de la régénération établie en sous couvert. Cette dynamique de trouées favorise l'établissement du sapin baumier et engendre une structure forestière irrégulière et diversifiée (McCarthy, 2001; Boucher *et al.*, 2003; Pham *et al.*, 2004; McCarthy et Weetman, 2006; McCarthy et Weetman, 2007). La structure caractéristique des peuplements de l'est serait un élément clé pour le maintien de la biodiversité (Bergeron *et al.*, 1999; Gauthier et De Granpré, 2003; Ruel *et al.*, 2007). Cette complexité structurale aurait le potentiel d'abriter une plus grande variété d'habitats comparativement aux peuplements réguliers, accommodant ainsi davantage d'espèces animales et végétales. En ce sens, Janssen *et al.* (2009) ont montré qu'à diverses échelles spatiales, l'hétérogénéité en structure et en composition des peuplements irréguliers de la Côte-Nord influence considérablement la richesse spécifique en coléoptères. Plusieurs auteurs ont aussi suggéré que les peuplements de la forêt boréale irrégulière devraient être aménagés de façon à maintenir la diversité structurale à l'échelle du paysage (Boucher *et al.*, 2003; Ruel *et al.*, 2007; Gauthier *et al.*, 2008).

La topographie de la pessière noire à mousses de la Côte-Nord du Québec est caractérisée par un relief vallonné à accidenté, l'altitude des sites variant entre 450 et 650 m, avec une présence importante de lacs et de rivières. Les essences forestières dominantes sont l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.).

Traitements sylvicoles

Actuellement, les traitements sylvicoles les plus utilisés en forêt boréale sont la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS) et, dans une moindre mesure, la coupe avec protection des petites tiges marchandes (CPPTM) (Groot *et al.* 2005). Dans un contexte d'aménagement écosystémique, ces approches semblent inappropriées pour les peuplements irréguliers de la Côte-Nord. En effet, la CPRS génère des peuplements réguliers et équiens alors que la CPPTM tend à simplifier la structure des peuplements irréguliers (Groot *et al.*, 2005). La CPRS et la CPPTM ne répondraient donc pas à certains objectifs de l'aménagement écosystémique, tel que le maintien des attributs forestiers. C'est pourquoi, deux approches de jardinage ont été développées en collaboration avec FPInnovations-division FÉRIC et le centre de foresterie des Laurentides (CFL). Ces méthodes sylvicoles visent principalement le maintien de la structure irrégulière et d'un couvert forestier abondant, tout en favorisant le maintien de certains attributs tels que la présence de chicots, de débris ligneux et d'une proportion de sapin dans le couvert et dans la régénération. Leur utilisation sur la Côte-Nord étant nouvelle, l'influence de ces approches sylvicoles sur la faune reste encore peu documentée. Une récente étude de Leblanc (2009) a cependant montré que les approches de jardinage permettent le maintien des communautés de micromammifères et d'oiseaux associées à la forêt boréale irrégulière.

Les insectes : un modèle d'étude

Les récents efforts pour incorporer l'objectif de conservation de la biodiversité dans l'aménagement des forêts ont surtout considéré les taxons les mieux connus et les plus charismatiques : les vertébrés (Franklin, 1993; Niemelä, 1997; Langor et Spence, 2006). Cependant, la majorité des espèces retrouvées dans les écosystèmes forestiers sont plutôt des invertébrés, particulièrement des arthropodes et principalement des insectes (Kim,

1993). Selon Langor et Spence (2006), les insectes représenteraient entre 65 et 70% de la richesse spécifique des forêts canadiennes et joueraient un rôle crucial dans les fonctions écosystémiques (notamment la décomposition de la matière organique) (Kim, 1993). Environ 13 000 espèces d'insectes ont été inventoriées en forêt boréale et leur nombre total est estimé aux alentours de 25 000 (Danks et Footit, 1989; Danks, 1992). De par leur abondance et leurs rôles écologiques diversifiés (Franklin, 1993), les arthropodes représentent de puissants indicateurs de biodiversité (Kim, 1993; Jonsson et Jonsell, 1999; Lassau *et al.*, 2005; Pohl *et al.*, 2007). Malheureusement, le manque de spécialistes et la rareté des ouvrages de référence sur la taxonomie et l'écologie des espèces limitent leur utilisation. Cela explique pourquoi la présente étude se concentre sur les coléoptères, l'ordre des insectes le mieux connu, le plus diversifié et le mieux représenté en forêt boréale (Niemelä, 1997).

Les coléoptères représentent un modèle d'étude idéal pour la présente recherche. Depuis les tropiques jusqu'à la zone boréale, les coléoptères représentent une vaste proportion de la richesse spécifique de nombreux écosystèmes (Martikainen et Kouki, 2003). Plusieurs études, surtout en Scandinavie, ont porté sur cet ordre, et par conséquent, nos connaissances sur les coléoptères sont importantes comparativement à d'autres ordres qui ont été peu documentés (Niemelä, 1997; Martikainen *et al.*, 1999; Martikainen et Kouki, 2003; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2003). Un bon nombre de ces recherches ont été effectuées afin de connaître les attributs préférentiels de groupes particuliers, comme les coléoptères saproxyliques (Kaila *et al.*, 1994; Økland, 1996; Siitonen *et al.*, 2000; Jonsell *et al.*, 2004; Gibb *et al.*, 2006; Halaj *et al.*, 2009) ou les Carabidae (Niemelä *et al.*, 1996; Halaj *et al.*, 2008). Les résultats de ces études ont démontré l'importance des forêts matures pour le maintien d'une diversité accrue de coléoptères, notamment pour des espèces rares ou menacées. Il a été mis en évidence que le volume et la qualité (diamètre, stade de décomposition, humidité, essence) du bois mort représentent des attributs clés des forêts matures (Økland, 1996; Martikainen *et al.*, 2000).

Speight (1989) a été l'un des premiers à s'intéresser spécifiquement à la diversité biologique associée au bois mort et a défini les organismes saproxyliques comme des espèces dépendantes, durant une partie de leur cycle vital, du bois mort ou moribond, des

champignons du bois ou de la présence d'autres organismes saproxyliques. Les divers organismes saproxyliques participent activement à la décomposition du bois et par conséquent, au processus de recyclage des éléments en forêt boréale. Durant le processus de décomposition, une succession d'organismes saproxyliques colonisent tour à tour les débris ligneux, certains dépendant de la présence d'un occupant précédent pour faciliter leur propre colonisation (Siitonen, 2001). Considérant l'importance du bois mort comme niche écologique et son rôle clé dans le processus de recyclage des éléments, il a été suggéré que le maintien du bois mort devrait dorénavant être intégré comme objectif aux plans d'aménagement forestier (Martikainen *et al.*, 1999; Martikainen *et al.*, 2000; Siitonen, 2001; McGeoch *et al.*, 2007; Bauhus *et al.*, 2009).

En forêt boréale, le bois mort ou moribond offre une grande variété de micro-habitats pour les coléoptères saproxyliques (Siitonen et Martikainen, 1994; Økland, 1996; Esseen *et al.*, 1997; Siitonen, 2001; Jonsell et Weslien, 2003; Jonsell *et al.*, 2004). Les coléoptères saproxyliques ont d'ailleurs fait l'objet de nombreuses études en Scandinavie (Martikainen *et al.*, 1999; Siitonen *et al.*, 2000; Siitonen, 2001; Jonsell *et al.*, 2004; McGeoch *et al.*, 2007). Des siècles d'exploitation forestière intensive y ont entraîné une baisse significative des populations de coléoptères saproxyliques suite à la diminution considérable en quantité de bois mort (Siitonen et Martikainen, 1994). Il est à noter que la majorité des espèces mentionnées sur les listes rouges (listes des espèces menacées) sont des espèces saproxyliques, majoritairement des coléoptères (Jonsell *et al.*, 1998). En Amérique du Nord, il existe encore des forêts relativement non perturbées par l'homme, particulièrement en zone boréale. La forêt boréale de la Côte-Nord du Québec compte parmi ces rares régions où il est possible d'étudier les organismes saproxyliques dans leur habitat naturel vierge. Il importe d'abord d'approfondir nos connaissances afin d'identifier les principaux facteurs influençant les communautés saproxyliques, pour ensuite favoriser le maintien de la diversité des coléoptères saproxyliques en forêts exploitées.

Mise à part la quantité et la qualité du bois mort, les coupes forestières influencent aussi d'autres caractéristiques des écosystèmes, principalement l'ouverture des peuplements entraînant une augmentation de l'exposition solaire, une augmentation de la température, une variation de l'humidité des sols et une variation dans la composition des plantes basses.

Ces facteurs sont reconnus pour influencer les coléoptères ne dépendant pas du bois mort : les coléoptères non-saproxyliques (Heliola *et al.*, 2001; Halaj *et al.*, 2008). Constitués principalement de prédateurs, phytophages, bryophages et fungivores (non associé au bois mort), la plupart des coléoptères non-saproxyliques se déplacent au sol et sont donc plus susceptibles aux variations de l'habitat à une échelle spatiale plus fine (Niemelä *et al.*, 1996; Janssen *et al.*, 2009). Les Carabidae et les Staphylinidae ont d'ailleurs fait l'objet de nombreuses études en milieu forestier (Niemelä *et al.*, 1993; Niemelä et Spence, 1994; Heliola *et al.*, 2001; Jukes *et al.*, 2001; Magura, 2002; Cobb *et al.*, 2007; Pohl *et al.*, 2007). Ces taxons sont relativement bien connus, ils occupent des niches écologiques diversifiées, répondent fortement aux variations de leur habitat et par conséquent, représentent d'excellents bio-indicateurs pour évaluer l'influence de traitements sylvicoles sur les coléoptères (Pohl *et al.*, 2007).

Aménagement forestier et coléoptères

La forêt boréale irrégulière de la Côte-Nord du Québec présente encore une large proportion de peuplements de forêts matures inexploitées. Ce territoire constitue un terrain d'étude idéal pour évaluer l'influence de traitements sylvicoles sur la faune des forêts matures. Dans une optique de conservation de la biodiversité par l'aménagement écosystémique, une première étape consiste à caractériser cette biodiversité de la forêt boréale irrégulière et d'analyser l'influence des traitements sylvicoles sur celle-ci (objectif de la présente étude). De par leur potentiel d'indicateurs, l'étude de l'influence de l'exploitation forestière sur les communautés de coléoptères permettra de fournir à l'industrie des outils de gestion applicables dans le contexte de l'aménagement durable des forêts (Langor et Spence, 2006).

Objectifs de l'étude

La présente étude vise à caractériser l'influence de quatre méthodes sylvicoles sur la diversité et l'abondance des coléoptères en forêt boréale irrégulière de la Côte-Nord du Québec : la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS), la Coupe avec protection des petites tiges marchandes (CPPTM) et deux traitements de jardinage (Coupe de Jardinage avec Sentiers Temporaires (CJST) (Annexe 1) et Coupe de Jardinage avec Sentiers Permanents (CJSP) (Annexe 2)). De façon plus spécifique, le projet tente de

définir lequel des ces traitements permet le maintien des attributs et des fonctions écologiques de la forêt naturelle irrégulière. Nos hypothèses suggèrent que les traitements sylvicoles conservant l'hétérogénéité structurale à l'échelle du peuplement devraient permettre de maintenir une richesse spécifique ainsi que des assemblages de coléoptères semblables à ceux retrouvés en forêt mature irrégulière de cette région. Nous avons abordé cette question en étudiant trois groupes de coléoptères : les coléoptères saproxyliques volants, les coléoptères saproxyliques épigés et les coléoptères non-saproxyliques épigés.

Chapitre principal

Alternative silvicultural practices in irregular boreal forests: response of beetle assemblages

Jean-Philippe Légaré¹, Christian Hébert^{2*} and Jean-Claude Ruel¹

¹ Université Laval, 2405 rue de la Terrasse, Québec, Québec, G1V 0A6, Canada

² Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre, 1055 du P.E.P.S., P.O. Box 10380, Stn. Sainte-Foy, Québec (Québec), G1V 4C7, Canada

* Corresponding author.

Tel.: 1-418-648-5896; E-mail: Christian.Hebert@rncan-nrcan.gc.ca

Abstract

Mostly made up of black spruce-moss stands, the eastern Canadian boreal forest is characterized by an irregular structure, an abundance of snags and downed woody debris, and a significant presence of balsam fir. The humid climate of this region decreases fire frequency which results in a forest dynamics regulated by secondary disturbances. This generates structural and compositional heterogeneity at stand and landscape levels. In a context of sustainable management, the development of silvicultural practices adapted to irregular forests was thus needed. Two selection cutting methods were developed and compared with two widely used practices in the boreal forest, clearcutting with protection of the advance growth and soils, and irregular shelterwood cutting leaving small merchantable stems. We determined the impact of these silvicultural treatments on the diversity and abundance of beetles, compared with old-growth irregular boreal forests which were used as a reference (control). Three groups were targeted: saproxylic flying beetles, epigaeic saproxylic beetles and epigaeic non-saproxylic beetles. A sampling design including 320 pitfall traps and 80 multidirectional flight-interception traps was deployed in 20 experimental units (4 replicates of each treatment and of the control), during the 2007 summer. A total of 26 906 beetles was captured including 407 taxa distributed among 52 families. We found that the CPRS and the CPPTM treatments had greater impact on beetle communities than both selection cuttings. The opening of the habitat as well as the presence of snags and downed woody debris seemed to be determinant factors in the establishment of several saproxylic and non-saproxylic species. Selection cuttings were definitely better at maintaining communities found in controls; these silvicultural treatments fit well in a context of ecosystemic and sustainable management of irregular boreal forests.

Keywords: Biodiversity; Old-growth forest; Irregular stands; Selection cutting; Coarse woody debris; Sustainable management.

1. Introduction

Until the early 1990's, activities of Canadian forestry were mostly focused on timber production (CCMF, 2003). However, the emergence of the concept of sustainable management, which aims to meet the needs of the present without compromising the ability of future generations to meet their own needs (Brundtland, 1987), has implied changes in how we should develop our forestry. Henceforth, sustainable management of forest ecosystems must preserve ecological functions as well as ecological processes supporting these functions. Several international initiatives have proposed different sets of criteria and indicators to evaluate the progress of forest management toward sustainable development (CCMF, 1995; Helsinki Process 1995; Montreal Process 1995). Biodiversity conservation has been recognized as one of these criteria in all initiatives (Norton, 1996; Simberloff, 1999; Simberloff, 2001; Burton *et al.*, 2003; CCMF, 2003). In boreal forests, impacts of harvesting on fauna and flora diversity are mainly due to the loss and fragmentation of old-growth forests combined with an alteration of structural components and natural processes of this ecosystem (Bonan and Shugart, 1989; Magura *et al.*, 2000; Martikainen *et al.*, 2000). Some species associated with old-growth forests may not survive under intensive harvesting regimes (Niemelä, 1997; Buddle *et al.*, 2006; Pohl *et al.*, 2007; Hins *et al.*, 2009), particularly rare species (Spence *et al.*, 1996). Thus, adapting forestry practices in order to maintain species associated with old-growth forests appears as a major challenge of modern forestry (Niemelä, 1997). To develop sustainable forest management, new silvicultural treatments are thus needed (Haila, 1994; Haila *et al.*, 1997; Larsson and Danell, 2001; Groot *et al.*, 2005).

Over the last 20 years, the concept of ecosystem management has also retained much attention across the scientific community (Attiwill, 1994; Angelstam, 1998; Bergeron *et al.*, 1999). It has been reported as the best approach to maintain the natural processes that regulate forest ecosystem dynamics (Attiwill, 1994; Haila *et al.*, 1994; Haila, 1995; Niemelä, 1999; Simberloff, 1999; Franklin *et al.*, 2002; Gauthier *et al.*, 2008). Ecosystem forest management is based on natural disturbance regimes and it aims to maintain ecosystems within their natural range of variability. Thus, species should not be exposed to conditions that they have never faced before (Hunter, 1990). Such an approach takes into

account the forest at both the landscape and stand levels (Bergeron *et al.*, 1999; Harvey *et al.*, 2002; Ruel *et al.*, 2007). Thus, the size and distribution of forest harvesting patches should reproduce the spatial arrangement of natural disturbances over the landscape. At the stand level, forestry practices should attempt to maintain key structural attributes that are generated under natural disturbance regime such as snags and coarse woody debris (Niemelä, 1997; Harvey *et al.*, 2002; Bauhus *et al.*, 2009).

The dynamics of natural disturbances are strongly influenced by climatic conditions, which vary widely among regions. In the province of Québec, Canada, the eastern boreal forest is composed of a predominance of old-growth stands, which are characterized by irregular structures and a strong component of balsam fir (*Abies balsamea* (L.)) (Boucher *et al.*, 2003; Bouchard *et al.*, 2008). This results from an increasing gradient of precipitation from western to eastern Québec, that lengthens the fire cycle up to 200-300 years (Bergeron *et al.*, 2004; Cyr *et al.*, 2007) and even over 500 years in the most easterly part of the region (Foster, 1983), compared to 50-100 years in western Québec (Gauthier *et al.* 2001, Bouchard *et al.* 2008). Such long periods without fire allow stands to reach the senescent stage, where trees begin to die and are replaced by an established regeneration, developing in an irregular and more diversified structure (McCarthy, 2001; Pham *et al.*, 2004; McCarthy and Weetman, 2006). Secondary disturbances (wind, insects and diseases) play an important role in the dynamics of this forest (Boucher *et al.*, 2003). In the North Shore region of eastern Québec, 70 % of the unharvested territory is composed of old-growth stands of irregular or uneven-aged structure while 30% are in stands of even aged structure (Boucher *et al.*, 2003; Côté, 2006). This structural complexity, at both landscape and stand levels, would play a key role in maintaining biodiversity because complex structures generate a greater variety of habitats, compared to regular stands, and should therefore host more species of plants and animals (Hansen *et al.*, 1991). A recent study across the North Shore region showed that it might be necessary to maintain a combination of both structural and compositional habitat heterogeneity to maximise species richness (Janssen *et al.*, 2009). Knowledge of forest biodiversity and understanding of forest ecosystem processes are essential for developing efficient sustainable management practices (Norton, 1996; Esseen *et al.*, 1997; Lindenmayer, 1999; Larsson and Danell, 2001).

Most species found in forest ecosystems are arthropods, mainly insects (Kim, 1993); their richness is estimated at 25 000 species in Canada and they account for 65 to 70% of forest species richness (Danks and Footit, 1989; Langor and Spence, 2006). Several studies have focused on Coleoptera, which are known as efficient indicators of habitat changes (Niemelä, 1997; Martikainen *et al.*, 1999; Martikainen *et al.*, 2000; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2003; Langor and Spence, 2006; Pohl *et al.*, 2007). These studies were generally conducted to identify the links between different forest attributes and communities of particular groups, such as carabid beetles (Niemelä *et al.*, 1996; Halaj *et al.*, 2008) or saproxylic coleoptera (Kaila *et al.*, 1994; Jonsell *et al.*, 2004; Gibb *et al.*, 2006; Halaj *et al.*, 2009). According to Speight (1989), saproxylic beetles are defined as ‘species of invertebrates that are dependent, during some part of their life cycle, upon the dead or dying wood of moribund or dead trees (standing or fallen), or upon wood-inhabiting fungi, or upon the presence of other saproxylic organisms.

In our study, we examined the influence of four silvicultural treatments in irregular stands of the eastern boreal forest: two types of selection cutting, clearcutting with protection of the advance growth and soils (in French, “Coupe avec Protection de la Régénération et des Sols; hereinafter CPRS) and irregular shelterwood cutting leaving small merchantable stems (in French, “Coupe avec Protection des Petites Tiges Marchandes; hereinafter CPPTM). Old-growth stands were used as controls. We hypothesized that silvicultural treatments that maintain the structural heterogeneity at the stand level should allow maintaining species richness and assemblages of coleoptera at a level similar to that of the old-growth irregular forest of this region. Specifically, our objectives were to determine if these alternative silvicultural practices maintain attributes and biodiversity of the natural old-growth irregular forest. We addressed this issue by studying three groups of beetles: 1) flying saproxylic beetles, 2) epigaeic saproxylic beetles and 3) epigaeic non-saproxylic beetles.

2. Materials and methods

2.1 Study area

The study was conducted in the North Shore region of Québec, Canada, which belongs to the eastern spruce-moss subdomain of the boreal forest. More specifically, the

area was located in the Manicouagan reservoir sector, between the 49th and 52nd parallels (Fig. 1). The dominant tree species found in the area are black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.), white birch (*Betula papyrifera* Marsh.) and trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.).

2.2 Silvicultural treatments and experimental design

Four 100 ha blocks were selected on territories managed by three forestry companies: Kruger (50°91'N 69°17'O), Abitibi-Bowater (ACI_01 (50°38'N 69°37'O) and ACI_02 (50°60'N 69°37'O)) and Arbec (51°27'N 67°99'O) (Fig. 1). These sectors had never been logged and were selected because of the presence of old-growth irregular stands that characterize the region. Blocks were established and harvested in 2004 (Kruger and ACI_01) and 2005 (Arbec and ACI_02). Each block contained a control and four silvicultural treatments, each applied on approximately 20 ha: **CPRS**, **CPPTM** and two types of selection cutting. The CPRS is the most commonly used harvesting system in the boreal forest of Québec and it consists in harvesting all merchantable stems (diameter at breast height or DBH > 9 cm) while protecting the existing advanced regeneration (Groot *et al.*, 2005). In the CPPTM treatment, trees with DBH ranging between 9 and 15 cm are left standing (Groot, 2002), leading to harvesting 70 to 90% of the merchantable volume. This silvicultural treatment is currently used on an operational basis in irregular stands characterized by an abundance of small merchantable stems with an adequate crown ratio (Groot *et al.*, 2005). The two selection cutting treatments were specifically designed to maintain the structure of irregular stands. The level of harvesting targeted for both treatments was similar but distributed in different spatial patterns. In the first one, an average of 43% of merchantable volume has been harvested (Cimon-Morin, 2009), skid trails are permanent, and allow harvesting trees across all the stand area at the first entry (**SCperm**). Stems are selected on a single-tree basis, except in the secondary skid trails that allow accessing the area located between primary skid trails. In the second type, an average of 44% of merchantable volume has also been harvested (Cimon-Morin, 2009) but skid trails are temporary (**SCtemp**) and only half of the stand is treated at the first entry, leaving untouched strips for the next entry. Harvesting is thus more intensive in the treated parts at the first entry. Complete descriptions of these silvicultural treatments can be found in Ruel *et al.* (2007).

2.3 Insect sampling

Four sampling plots located > 100 m from each other and from the treatment edge were established in each experimental unit (treatment or control) (total of 80 plots). Arthropods were collected from 5 June to 22 August 2007 with two types of traps: multidirectional flight-interception traps placed 0.5 – 1 m above ground for sampling flying beetles (Økland, 1996) and pitfall traps (Multipher®; Jobin and Coulombe, 1988) buried into the ground and which are efficient for sampling epigaeic beetles (Benest, 1989). Multidirectional flight-interception traps were built using four 15 × 40 cm panels (two made of mosquito net and two made of Plexiglas) mounted into a cross pattern, along a 10 cm diameter black ABS cylinder. Two funnels leading to collecting vials were located above and below the cylinder (Saint-Germain *et al.*, 2004; Janssen *et al.*, 2009). Pitfall traps were 10 cm diameter and screened with a wire mesh (10 × 10 mm) to reduce vertebrate captures. One multidirectional flight-interception trap and four pitfall traps were used in each plot. Inside an experimental unit, the position of the multidirectional flight-interception traps varied between four positions according to plots, each position being occupied only once in each experimental unit. For a plot, the trap was randomly placed at either 0 m, 5 m, 10 m or 15 m perpendicularly to the center of the skid trail. Pitfall traps were placed at 0 m, 5 m, 10 m and 15 m perpendicularly to the center of the skid trail in each plot. This setup allowed to sample all conditions generated by the treatments and was also used in controls to remain constant, even in absence of skid trail. Samples were collected and kept separately but pooled by experimental unit for further analyses.

A 40 % ethanol solution with traces of household vinegar (5 % acetic acid) was used as killing and preserving agent in the traps. Traps were serviced every two weeks and samples were sorted in the laboratory. Most adult beetles were identified at the species level whenever literature allowed it. Identifications were cross-checked at the Canadian National Collection (CNC) of Insects, Arachnids and Nematodes (Ottawa, Canada) and at the René-Martineau insectarium of the Laurentian Forestry Centre (Québec, Canada), where vouchers, were also deposited.

2.4 Forest structure and composition

Four 400 m² plots were inventoried in each experimental unit. Plot form slightly differed, in order to represent the proportion of skid trails associated with each silvicultural treatment: CPRS, CPPTM and control (20 m × 20 m), SCperm (35 m × 11.43 m), SCtemp (30 m × 13.33 m). Although located within the same experimental units, plots used to characterize the treatments differed from those used for sampling insects in the summer 2007. Characterization plots were established and initially measured before harvesting and several were too close from treatment edges to ensure an unbiased sampling of insects. However, the characterization data of the 4 plots of each experimental unit were pooled and expressed per hectare for further analyses (see table 1).

To make sure that the same time elapsed after treatment, forest structure and composition was characterized in 2007 in two blocks (Kruger and ACI_01) and in 2008 for the two others (ACI_02 and Arbec). All merchantable stems (DBH ≥ 9 cm) were identified, their DBH was measured, and their vigor was estimated according to the Hunter (1990) classification (1 = healthy, 2 = moribund). Saplings (DBH ≤ 9 cm) were also inventoried in a 100 m² circular sub-plot located at the center of the 400 m² plots; DBH, tree species and vigor (1 or 2) of saplings were also recorded. The percentage of ground covered by ericaceous, latifoliate herbaceous, gramineous, sphagnum and mosses was estimated in nine sub-plots of 4 m² evenly distributed along the longitudinal axis of each 400 m² plot.

The volumes of coarse woody debris were estimated from inventories carried out during summer 2007 for down dead wood (**DDW**) and during summer 2008 for snags. For DDW volume, only the northern quarter (100 m²) of each plot was considered. All woody debris on the ground with a diameter > 9 cm were taken into account. The length, diameter at both ends, tree species (whenever possible) and decay class (1 to 5 according to Hunter 1990) were determined. The volume was calculated using the equation of a truncated cone. Snag volume was estimated from inventories done in the 400 m² plots in which the diameter at stump height (**DSH**, i.e. 30 cm above root collar), DBH, height, tree species and decay class (3 to 7; Hunter 1990) of every merchantable tree (DBH ≥ 9 cm) were recorded. Snag volume was estimated from the combination of a truncated cone for the lower part (length = 1 m, surfaces calculated at DSH and DBH) and for the upper part, a cone with its

base surface at DBH and extending to the top. If the main axis of the snag was broken, the upper part was estimated as a truncate cone with DBH as basal diameter and an upper diameter estimated from a mean stem taper calculated with the entire snag measures.

2.5 Statistical analysis

All coleopteran species were retained for analysis, except for scavenger beetles that were excluded because they were not considered to be linked with the different silvicultural treatments, but rather with the presence of decaying material, which may occasionally happen in some traps. Even if their impact on coleopteran assemblages was minimal, singletons were retained in all analysis, except for multivariate analysis in which rarely caught species could mitigate obtained patterns. Otherwise, singletons may contain rare species that are the most susceptible to local extinction as a result of forestry practices (Siitonen and Martikainen, 1994). As a result, the presence or absence of these species might be of great ecological significance.

One-way ANOVAs were used to compare, for each type of traps as well as for all traps combined, the overall species richness and the overall coleoptera abundance between treatments. In the same way, we independently tested the richness and abundance of flying saproxylic beetles, epigeic saproxylic beetles and epigeic non-saproxylic beetles. Beetles considered to be facultative saproxylics were also included in these analyses as they are susceptible to use dead wood resources. We also compared the percentages of ground covered by ericaceous, latifoliate herbaceous, gramineous, sphagnum, mosses and exposed humus. Finally, we compared the volumes of recent and old down dead wood (respectively Hunter classes 1 and 2, and 3 to 5), recent and old snags (respectively Hunter classes 3 and 4, and 5 to 7) and of the overall down dead wood, snags or all coarse woody debris combined. The least significant difference (LSD) at $P = 0.05$ was calculated to compare differences among the means for each significant ANOVA. Data were log-transformed ($\text{Log } x + 1$) to satisfy the normality and homogeneity of variance assumptions of ANOVA. Analyses were performed using GLM procedure on SAS version 9.1 (SAS institute, 2004).

Rarefaction curves were used to compare the rate at which species accumulate as a function of abundance in each silvicultural treatment (Magurran, 2004). This statistical

method allows estimating the number of species present in random subsamples of varying size drawn from the larger sample (Magurran, 2004) and allows comparison of samples of different sizes. The shape of the curves, reaching or not an asymptote, also allows estimating if the sampling effort provides a complete picture of species assemblages among treatments. Rarefaction curves were calculated using Biodiversity Pro (McAleece *et al.*, 1997).

Multivariate analyses were used to determine which environmental attributes were the most important in explaining the variations in species assemblages among the treatments. Redundancy analysis (**RDA**) was conducted on Hellinger-transformed data using the Vegan package (Oksanen *et al.*, 2009) on R version 2.8.1 (R-Development Core Team, 2008). The Hellinger transformation minimizes the importance of double-zeros, thus reducing the weight of rare species (Legendre and Gallagher, 2001). Only species with overall abundance ≥ 5 were taken into account in order to minimize bias that might result from tourist species that would have been caught while travelling in a particular treatment without being linked to it. Three RDAs (flying saproxylic beetles, epigaeic saproxylic beetles and epigaeic non-saproxylic beetles) were used to identify the species associated with mature forests and those associated with open environments. Centroids were used to represent the geometrical center of experimental units of each treatment. Environmental variables used in RDAs were the mean basal area of black spruce and balsam fir, the mean percentage of ground covered by ericaceous, latifoliate herbaceous, gramineous, sphagnum and mosses, the volume (m^3/ha) of recent (classes 3 and 4; Hunter 1990) and old (classes 5 to 7; Hunter 1990) snags and the volume (m^3/ha) of recent (classes 1 and 2; Hunter 1990) and old (classes 3 to 5; Hunter 1990) down dead wood.

To identify species positively associated with a treatment or a combination of treatments, we used the point-biserial group-equalized phi coefficient (Pearson correlation) as described by De Cáceres and Legendre (2009). The MULTIPATT procedure was used in the Indicspecies package (De Cáceres, 2008) of R version 2.8.1 (R-Development Core Team, 2008). Correlation coefficients take into account absences outside the target groups (in our case a treatment or a group of treatments) as well as presences in sites of that group. Taking absences into account contribute in increasing the power of the associations and

makes this analysis more context dependent than indicator value indices for the determination of species-habitat associations (De Cáceres and Legendre, 2009). Analyses were performed on all identified taxa.

3. Results

3.1 Overview

A total of 26 906 coleoptera belonging to 52 families and 407 taxa were identified; 285 taxa (14 344 individuals from 48 families) were captured in multidirectional flight-interception traps and 236 taxa (12 562 individuals from 36 families) in pitfall traps. Nearly 85% of the total abundance was represented by seven families (Cryptophagidae, Curculionidae, Elateridae, Lathridiidae, Monotomidae, Nitidulidae and Staphylinidae). The SCtemp sites yielded the largest catches of beetles (28% of the overall), followed by the Control and SCperm sites (each 22%), and then by CPPTM (17%) and CPRS sites (11%). Overall, 27% of taxa caught were singletons and half were represented by less than five individuals; 21% of taxa were found in all types of silvicultural treatments. According to the available literature, 271 taxa (23 070 individuals) were considered to be saproxylic: 208 taxa (13 829 individuals) caught in multidirectional flight-interception traps and 142 taxa (9 241 individuals) caught in pitfall traps. The other 126 taxa (2916 individuals) were non-saproxylic, consisting mainly in predators, fungivores, phytophages and bryophages (not associated with dead wood) that were mostly caught in pitfall traps. As previously mentioned, scavenger beetles were excluded of statistical analysis (920 individuals, 10 taxa).

3.2 Effects of silvicultural treatments on forest structure and composition

As expected, significant differences were found in the basal area of *P. mariana* ($F_{4, 12} = 31.92$, $P < 0.0001$), *A. balsamea* ($F_{4, 12} = 61.54$, $P < 0.0001$), and *B. papyfera* ($F_{4, 12} = 3.89$, $P = 0.03$) between treatments. For each tree species, the mean basal areas were similar in controls and selection cuttings (except for *A. balsamea* in SCtemp) but significantly lower in CPRS and CPPTM (Table 1). There was no significant difference among treatments for the percentage of ground covered by ericaceous ($F_{4, 12} = 0.57$, $P = 0.69$), latifoliate herbaceous ($F_{4, 12} = 1.15$, $P = 0.38$), gramineous ($F_{4, 12} = 1.18$, $P = 0.37$), sphagnum ($F_{4, 12} = 2.04$, $P = 0.15$), and mosses ($F_{4, 12} = 2.22$, $P = 0.13$).

There was no significant difference between the overall amounts of DDW across treatments ($F_{4, 12} = 1.06$, $P = 0.41$) (Fig. 2). Moreover, the volume of recent DDW ($F_{4, 12} = 0.64$, $P = 0.65$) and old DDW ($F_{4, 12} = 0.81$, $P = 0.54$) did not differ among treatments. However, total snag volumes differed significantly among treatments ($F_{4, 12} = 33.33$, $P < 0.0001$), higher volumes being observed in controls and selection cuttings compared to CPPTM and CPRS. These differences were due to the amounts of recent snags that followed the same pattern ($F_{4, 12} = 14.58$, $P < 0.0001$). No significant difference was observed in old snag volumes between treatments ($F_{4, 12} = 2.71$, $P = 0.08$). Finally, the overall coarse woody debris volume (DDW and snags combined) did not differ significantly between treatments ($F_{4, 12} = 2.60$, $P = 0.09$) (Fig. 3).

3.3 Abundance and species richness

The abundance of flying saproxylic beetles was significantly higher ($F_{4, 12} = 9.22$, $P = 0.001$) in controls and selection cuttings than in CPPTM and CPRS but there was no significant difference in the species richness of this group among treatments ($F_{4, 12} = 2.60$, $P = 0.09$) (Fig. 4). Abundance of epigaeic saproxylic beetles was not significantly different among treatments ($F_{4, 12} = 2.60$, $P = 0.09$) whereas species richness differed significantly ($F_{4, 12} = 4.06$, $P = 0.03$). According to the least significant difference test, species richness was lower in CPRS and Control than in SCperm and CPPTM while SCtemp was only significantly different from CPRS. Furthermore, no difference in epigaeic non-saproxylic beetle abundance was detected between treatments ($F_{4, 12} = 1.19$, $P = 0.34$) although species richness was significantly lower ($F_{4, 12} = 7.88$, $P = 0.002$) in Control than in any other treatment. Moreover, species richness of epigaeic non-saproxylic beetles was significantly higher in CPRS than in SCtemp, which did not differ from SCperm and CPPTM. Finally, the model was not significant for the overall abundance of beetles ($F_{7, 12} = 2.69$, $P = 0.06$) but Control showed a significantly lower ($F_{4, 12} = 5.08$, $P = 0.01$) overall species richness than any silvicultural treatment.

Rarefaction curves indicate that the accumulation of species as a function of beetle abundance differed among treatments but showed the same pattern whether each type of trap was considered separately or not (Fig. 5). Beetle species richness increased slowly in old-growth forest (control), more rapidly in SCtemp and SCperm and reached its maximum

rate in CPPTM and particularly CPRS. Rarefaction curves did not reach an asymptote in any treatment.

3.4 Beetle assemblages and environmental attributes

The RDA ordination done on flying saproxylic beetles was significant ($F = 1.65$, $p = 0.04$, 999 permutations) with 49.7 % of the variance being explained by the first two axes (Axis 1: 39.3 %, Axis 2: 10.4 %). The triplot showed centroids of closed forest habitats on the left (controls and selection cuttings) and centroids of open habitats on the right of the first axis. Closed habitats were related to vectors representing basal areas of *P. mariana* and *A. balsamea* and volumes of old and young snags (Fig. 6-A). The ericaceous vector was the most related to open habitats on the right of the first axis. The second axis was strongly linked with vectors of herbaceous plants, down dead wood and old snags. The Monotomid *Rhizophagus dimidiatus* Mann. and the Nitidulid *Epureae planulata* Er. were closely associated with closed habitats while the Elaterid *Pseudanostirus triundulatus* (Rand.) was mostly found in open habitats.

The RDA done on epigaeic saproxylic beetles explained 40.5 % of the overall variation, the first two axes explaining respectively 26.0 % and 14.5 % of the variance ($F = 1.48$, $p = 0.03$, 999 permutations). There was a canopy opening gradient from bottom right of the triplot (Control), going through selection cuttings (near the center) and to the upper left (CPRS and CPPTM) (Fig. 6-B). All dead wood vectors were located in the lower portion of the triplot. Vectors related to closed habitats (Snags, Sphagnum, mosses, black spruce and balsam fir basal areas) were found on the right of the first axis while vectors representing attributes of open habitats (Herbaceous, Gramineous, Ericaceous) were located on the left of the first axis. Again, several species were associated with each type of habitat. The weevil *Hylobius congener* D. T., Sch. & Marsh. and the scolytid *Dyrocoetes autographus* were closely linked with open habitats while the staphylinids *Proteinus* sp. and *Oxypoda grandipennis* (Casey) were related to closed habitats.

The last RDA ordination, on epigaeic non-saproxylic beetles, was significant ($F = 1.52$, $p = 0.02$, 999 permutations) and the first two axes explained 39.8 % (axis 1 = 24.0 %; axis 2 = 15.8 %). Again, there was a clear gradient on the first axis from closed habitats on the left (along with vectors of basal areas of black spruce and balsam fir, sphagnum and

mosses coverage) to open habitats on the right with vectors of shrubs and lower plants (ericaceous, herbaceous, gramineous). However, selection cutting centroids were near the CPPTM centroid but much closer to the middle of the triplot (Fig. 7). Most epigeic non-saproxyllic species were located at the right of the first axis mostly associated with open habitats. The Staphylinids *Tachinus elongatus* Gyll. and *Ischnosoma splendidum* (Grav.) as well as the Scymaenid *Parascydmus corpusculus* (Casey) and the Carabid *Pterostichus adstrictus* Esch. were associated with open habitats. Oppositely, the Staphylinids *Liogluta aloconotoides* Lohse and *Tachinus frigidus* Eric. were strongly correlated with the *A. balsamea* and mosses vectors, characteristic of closed habitats.

3.5 Associated species

The species-habitat associations analysis (Pearson's point-biserial correlation) revealed that 16 species were associated with either Control, SCtemp, SCperm or combinations of these treatments which maintained >50% of the canopy and can be considered as closed habitats. The other 7 species were associated with CPRS or a combination of CPRS and CPPTM, which left <20% of the canopy and which can be considered as open habitats (Table 2). Of these 23 significant associated species, 22 were saproxyllic beetles, the other one being a non-saproxyllic predator. The three species associated with old-growth forests (control) were Staphylinids, the strongest association being found for *Oxypoda grandipennis* (Casey). Several species were associated with diverse combinations of selection cutting treatments and the control (closed habitats) but no species were simultaneously associated with closed habitats and open habitats. Five species were associated with the combination of the three closed habitats: *Rhizophagus dimidiatus* Mann. (Monotomidae), the most abundant species caught in the study, showing the strongest association. The species with the highest association with CPRS was *Trachysida aspera brevifrons* (Howd.) (Cerambycidae), a species caught in only 3 occasions but always in that treatment and in 3 out of the 4 replicates. No species were only associated with CPPTM while only two species were associated with the combination of CPPTM and CPRS.

4. Discussion

Our study showed that habitat modifications induced by different silvicultural practices in irregular boreal forests influenced saproxylic and non-saproxylic beetle assemblages. All treatments increased overall species richness, compared to the old-growth stands (control), and modified beetle assemblages, particularly CPRS and CPPTM which induced the largest changes while selection cuttings maintained assemblages similar to those found in old-growth stands. As CPRS and CPPTM are silvicultural treatments that severely open the canopy, they generate new ecological niches that could be colonized by open habitat species that are uncommon in closed canopy old-growth forests. Recent results obtained in the same experimental units also showed that selection cuttings maintained a similar stand structure, based on tree diameter distribution, to that found in controls while CPPTM and CPRS significantly differed (Cimon-Morin, 2009). Meanwhile, the amount of recent snags is reduced after CPRS and CPPTM, which is detrimental to several saproxylic species associated with this resource. The communities found after CPRS and CPPTM would be a mixture of ubiquitous species found in the original old-growth matrix, but also from open habitat species found in disturbed parts of the matrix resulting from windthrows or localized insect outbreaks. It is known that the irregular boreal forest of the North Shore area is regulated by gap dynamics which generate structural heterogeneity, characteristic of old-growth forests, and which thus provide a higher diversity of habitats (Kuuluvainen, 2002; Pham *et al.*, 2004).

Our results indicate that closed habitat associated species were much less abundant and in some extreme cases completely absent 2-3 years after CPRS or CPPTM. As observed previously for carabids and staphylinids (Niemelä *et al.*, 1993; Spence *et al.*, 1996; Pohl *et al.*, 2007), low populations of old-growth forest specialists survive few years after harvesting but they eventually disappear. Our results suggest that within three years after treatment, the decrease in abundance of closed habitat (control and selection cuttings) species was much faster than the increase in abundance of open habitat (CPRS and CPPTM) species. This may explain why overall species richness was similar among treatments while abundance was generally lower in open habitats. As shown by rarefaction curves, this resulted in a faster accumulation of species in open habitats than in closed

habitats. A good example is *Pseudanostirus triundulatus*, an Elaterid species of the Canadian boreal forest that seems to be favoured by open habitats (also dominant in recently burned forests; see Saint-Germain et al. 2004) colonized by ericaceous and herbaceous plants. In our study, it was the most abundant species in CPRS with 384 captures, which is much higher than the 62 specimens captured in controls (increasing ratio of 6.2). On the other hand, *Rhizophagus dimidiatus*, the most abundant species in controls with 1640 captures, was drastically less abundant in CPRS with only 111 individuals captured in this treatment (decreasing ratio of 14.8). To determine if old-growth forest specialists of the irregular boreal forest of the North Shore region will be maintained in harvested stands in the medium and long terms, future sampling will be necessary to document the ecological trajectory of species succession over time.

Several studies have shown the importance of coarse woody debris (CWD) in old-growth forests for maintaining saproxylic beetle diversity (Økland, 1996; Esseen *et al.*, 1997; Niemelä, 1997; Siitonen *et al.*, 2000; Siitonen, 2001; Jonsell and Weslien, 2003; Gibb *et al.*, 2006). Significant reductions in the amounts and the alteration of some properties (size, decaying stage and moisture) of CWD in managed forests have been shown to induce significant decreases in abundance and richness of saproxylic beetles (Martikainen *et al.*, 1999; Siitonen, 2001; McGeoch *et al.*, 2007). Our results showed that flying and epigaeic saproxylic beetle assemblages of old-growth stands were generally maintained in both selection cutting treatments. The lower harvesting intensity (proportion of living trees removed) in these stands and the presence of recent snags allowed maintaining closed forest saproxylic species, while their abundance was significantly reduced in CPRS and CPPTM. The high dispersal capacity of adult flying beetles could have mitigated the response of this group at the stand level, explaining that there was no difference in species richness of flying saproxylic beetles among treatments. Recent results of Janssen *et al.* (2009) showed that the richness of flying beetles in irregular boreal forests was a function of both stand and landscape attributes. Adult flying saproxylic beetles may be attracted by warmer conditions in harvested stands or by the presence of flowering plants which are more abundant after canopy opening. Several coleopteran taxa, such as Lepturinae (Cerambycidae), Mordellidae and Melandryidae are known to be floricolous (Arnett *et al.* 2002). This might also explain that 7 saproxylic species were clearly

associated with open habitats, even if none was abundant. Two of these species, *Sphaeriestes virescens* and *Sericus incongruus*, have been reported to be very abundant in recently burned forests (Saint-Germain *et al.*, 2004), another type of open habitat. Nevertheless, the most abundant saproxylic beetle caught in our study was *Rhizophagus dimidiatus*, a predator of bark-beetles that was also associated with closed habitats (control and selection cuttings). Its abundance was lower after CPRS and CPPTM, practices that severely open the habitat and which remove the recent snags on which this predator usually finds its prey. Other species of *Rhizophagus* have been reported to be associated with abundant coarse woody debris after disturbance in Europe (Bouget, 2005). Interestingly, in our study, down dead wood did not seem to be a key attribute for maintaining flying saproxylic beetle assemblages while snags seem to be of greater importance (Fig. 6-A). This is in agreement with previous studies that demonstrated the major role of snags for conservation of flying saproxylic species inhabiting old-growth forests (Martikainen *et al.*, 1999; Gibb *et al.*, 2006; Jacobs *et al.*, 2007).

Dead wood also influenced epigeaic saproxylic beetle assemblages, especially the species of the genus *Ptiliolum* (Ptiliidae) which were correlated with old CWD and old snags vectors. Most Ptiliid species feed on the spores produced by the fruiting bodies of fungi (Arnett and Thomas 2001), which are often found on old dead wood. Even if the amount of old dead wood was similar among treatments, the quality of that resource may have been altered by the opening of the habitat following silvicultural treatments. Dead wood located in open habitats is more exposed to wind and sun which may modify some characteristics of this resource, particularly its moisture content. In RDA triplots, if we consider mosses and sphagnum vectors as indicators of stand moisture, CPPTM and CPRS were clearly dryer habitats. Moisture content of coarse woody debris has been shown to be significantly correlated with saproxylic species abundance (Jonsell and Weslien, 2003). Moisture also affects the substrate temperature, which influences the development of wood-decaying fungi on which feed saproxylic fauna (Jonsell and Weslien, 2003). Therefore, in addition to the maintenance of appropriate amounts of dead wood, conservation of saproxylic beetle diversity should also involve the quality of dead wood. Of the 23 associated species found in our study, 22 were saproxylic beetles showing the primordial role of dead wood attributes in irregular boreal forest.

Based on results arising from RDA (Fig. 7), a slightly different pattern was observed for assemblages of epigeaic non-saproxyllic beetles because they were clearly favored by silvicultural treatments. Selection cuttings and CPPTM produced different assemblages but CPRS was the most altering treatment. This suggests that this group takes advantage of forest openings but that the maintenance of a residual forest cover maintains some species associated with closed forests. Moreover, a less invasive treatment (SCtemp.) showed significantly less species than CPRS but more than the control. In fact, it appears that the increasing trend in species richness of epigeaic non-saproxyllic beetles follows a gradient in canopy opening generated by the different silvicultural treatments (see Fig. 4c). In several boreal forest studies, forest harvesting decreased abundance and richness of epigeaic coleoptera, such as carabids and staphylinids (Buddle *et al.*, 2006; Cobb *et al.*, 2007; Pohl *et al.*, 2007; Halaj *et al.*, 2008). Many species of these two families are considered as predators, notably *Pterostichus adstrictus* (Heliola *et al.*, 2001; Cobb *et al.*, 2007; Pohl *et al.*, 2007), *Ischnosoma splendidum* and *Tachinus elongatus* (Pohl *et al.*, 2007), and rapid colonizer species associated with open habitats. On the other hand, the two most abundant non-saproxyllic species in our study, the staphylinids *Liogluta aloconotoides* and *Tachinus frigidus*, were strongly correlated with closed habitats in the RDA. The biology of *Liogluta aloconotoides* is unknown (Majka and Klimaszewski, 2008) but *Tachinus frigidus* is known to be associated with balsam fir forests (Janssen *et al.*, 2009) and decaying mushrooms (Pohl *et al.*, 2007). Due to their lower mobility compared with flying beetles, responses of epigeaic beetles reflect variations in microhabitats at finer scales (Niemelä *et al.*, 1996). However, Janssen *et al.* (2009) showed that epigeaic beetles are also influenced by landscape perturbations, their richness decreasing with the abundance of cutovers in the landscape at distances reaching 400 m. The dispersal capacity of these species may be relatively weak, and they may favor displacement between similar environments. Thus, fragmentation of the boreal forest induced by intensive silvicultural treatments may have negative effects on less mobile species by limiting their dispersal capacity. Forest gaps exceeding 50-200 m would act as a barrier for forest-specialist epigeaic species (Koivula and Niemelä, 2002), thus it would be important to maintain connectivity between mature stands. This might be the case of the staphylinid *Oxyptoda grandipennis*, an epigeaic saproxyllic beetle for which we captured 150 individuals, 146 in

closed habitats (109 in controls, 37 in selection cuttings) distributed over 23 different plots but only four individuals in CPPTM and none in CPRS. This species is widely distributed in Canada and has been found in different types of forest but it would be most abundant in unharvested stands (Klimaszewski *et al.*, 2006). Therefore, even if it is obviously not a specialist of old-growth forests, it seems to be a good indicator of closed canopy forests.

5. Implications for management

Selection cuttings limit forest fragmentation and should be useful to maintain connectivity between old-growth forest stands. Our results indicate that this is also important for maintaining biodiversity in irregular boreal forests. Selection cuttings maintain the stand level heterogeneity generated by natural disturbances, which is also important to meet the requirements of the concept of ecosystem management. On the short term, both selection cuttings similarly influenced beetle assemblages and thus, the choice of one of these methods should be made on the basis of their economic profitability and long term maintenance of the old-growth stand structure. Thus, in order to implement sustainable management in the irregular boreal forest, such alternative silvicultural practices should be integrated in management plans, in addition to CPRS and CPPTM.

6. Acknowledgments

We thank Yves Dubuc of the Canadian Forest Service (CFS) for technical assistance, and Christine Casabon, Jean-Gabriel Elie and Olivier Jeffrey from l'Université Laval for data collection. We are also very grateful to Georges Pelletier, taxonomist at CFS-NRCan, for his help in identifying several insects. We also thank Serge Laplante and Dr Yves Bousquet from the Eastern Cereal and Oilseed Research Centre of Agriculture and Agri-Food Canada and Dr Donald Bright from the C.P. Gillette Museum of Arthropod Diversity of the Colorado State University for their help in confirming the identifications of several species. Financial support was provided by the NSERC-Université Laval industrial research chair in silviculture and wildlife.

Table 1. Log-transformed means of treatment characteristics \pm standard error.

Characteristics	Treatment				
	Control	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS
Basal area (m²/ha)					
<i>P. mariana</i> *	1.07 \pm 0.08 a	0.92 \pm 0.05 a	0.96 \pm 0.12 a	0.25 \pm 0.07 b	0.22 \pm 0.04 b
<i>A. balsamea</i> *	1.21 \pm 0.08 a	1.03 \pm 0.04 b	1.16 \pm 0.02 a	0.71 \pm 0.05 c	0.44 \pm 0.05 d
<i>B. papyrifera</i> *	0.13 \pm 0.03 ab	0.16 \pm 0.03 a	0.17 \pm 0.05 a	0.06 \pm 0.03 bc	0.04 \pm 0.02 c
Ground cover (%)					
Mosses	1.89 \pm 0.01	1.78 \pm 0.03	1.83 \pm 0.03	1.70 \pm 0.07	1.75 \pm 0.08
Sphagnum	1.03 \pm 0.05	1.18 \pm 0.10	0.62 \pm 0.29	0.60 \pm 0.21	0.66 \pm 0.23
Ericaceous	0.67 \pm 0.20	0.64 \pm 0.12	0.58 \pm 0.19	0.46 \pm 0.19	0.85 \pm 0.20
Gramineous	0.00 \pm 0.00	0.29 \pm 0.16	0.35 \pm 0.22	0.29 \pm 0.12	0.26 \pm 0.10
Herbaceous	0.91 \pm 0.16	1.02 \pm 0.08	0.76 \pm 0.19	1.02 \pm 0.15	0.90 \pm 0.17
Dead Wood (m³/ha)					
Young DDW	1.61 \pm 0.14	1.60 \pm 0.14	1.60 \pm 0.13	1.64 \pm 0.10	1.49 \pm 0.14
Old DDW	1.74 \pm 0.07	1.66 \pm 0.05	1.67 \pm 0.10	1.81 \pm 0.13	1.62 \pm 0.15
Young Snags *	1.42 \pm 0.07 a	1.34 \pm 0.07 a	1.27 \pm 0.11 a	0.74 \pm 0.04 b	0.43 \pm 0.22 b
Old Snags	0.91 \pm 0.15	0.57 \pm 0.10	0.70 \pm 0.12	0.65 \pm 0.10	0.43 \pm 0.12
Overall CWD	2.12 \pm 0.08	2.06 \pm 0.06	2.05 \pm 0.09	2.07 \pm 0.11	1.90 \pm 0.14

* Letters represent statistical differences at $\alpha = 0.05$.

Table 2. Species significantly associated with a treatment or a combination of treatments.

Treatments	Family	Taxa	Total catch	Phi coefficient	p
Control	Staphylinidae	<i>Oxyptoda grandipennis</i> (Casey)	150	0.781	0.003
	Staphylinidae	<i>Atheta strigulosa</i> Casey	16	0.716	0.024
	Staphylinidae	<i>Proteinus</i> sp.	308	0.669	0.012
SCtemp.	Anobiidae	<i>Xestobium gaspensis</i> R. E. White	16	0.673	0.041
	Staphylinidae	<i>Phloeopora</i> sp. Er.	13	0.666	0.043
SCperm.	Lathridiidae	<i>Corticaria</i> sp. Marsham	1612	0.720	0.010
Control + SCtemp.	Lathridiidae	<i>Corticaria gibbosa</i> (Hbst.)	16	0.718	0.015
Control + SCperm.	Scydmaenidae	<i>Stenichmus turbatus</i> (Casey) *	84	0.730	0.010
SCtemp. + SCperm.	Scraptiidae	<i>Canifa pallipes</i> (Melsh.)	10	0.690	0.021
	Anobiidae	<i>Microbregma e. emarginatum</i> (Dufts.)	14	0.650	0.038
	Carabidae	<i>Platynus decentis</i> (Say)	9	0.637	0.039
Control + SCtemp. + SCperm.	Monotomidae	<i>Rhizophagus dimidiatus</i> Mann.	4649	0.797	0.002
	Nitidulidae	<i>Glischrochilus sanguinolentus</i> (Oliv.)	118	0.776	0.003
	Cryptophagidae	<i>Cryptophagus</i> sp1.	61	0.753	0.010
	Nitidulidae	<i>Epureae planulata</i> Er.	3708	0.675	0.025
	Curculionidae	<i>Dryocoetes affaber</i> (Mann.)	170	0.614	0.040
CPRS	Cerambycidae	<i>Trachysida aspera brevifrons</i> (Howd.)	3	0.840	0.027
	Cucujidae	<i>Pediacus fuscus</i> Er.	17	0.795	0.007
	Staphylinidae	<i>Gyrophana</i> sp.	13	0.742	0.017
	Salpingidae	<i>Sphaeriestes virescens</i> LeC.	23	0.719	0.015
	Elateridae	<i>Ampedus</i> prob. <i>nigrinus</i> (Hbst.)	81	0.696	0.008
CPPTM + CPRS	Melandryidae	<i>Xylita laevigata</i> (Hell.)	90	0.709	0.017
	Elateridae	<i>Sericus incongruus</i> (LeC.)	26	0.706	0.018

* Non-saproxylic beetle

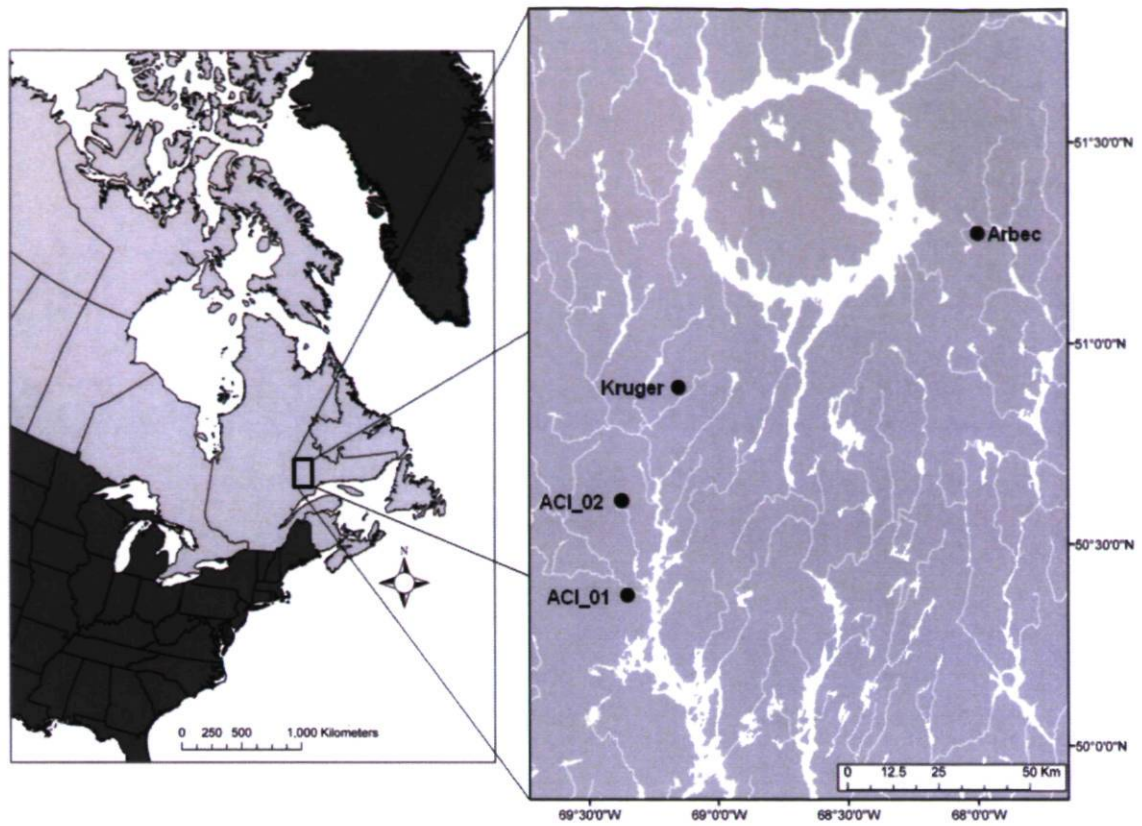


Figure 1. Study area and distribution of experimental blocks in a forest matrix dominated by old-growth boreal forests in the North Shore region of Québec, Canada.

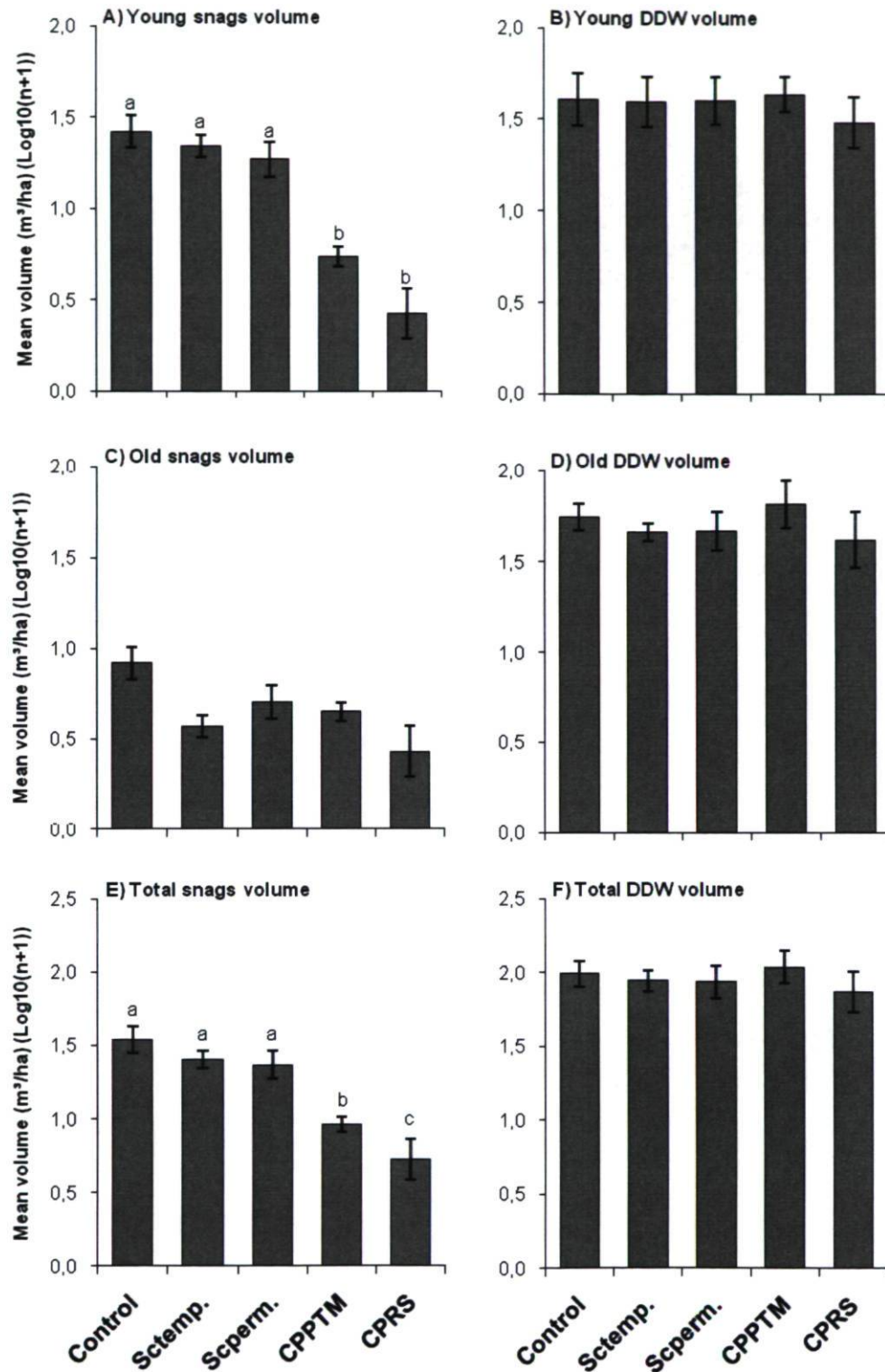


Figure 2. Mean volume of young snags (A), young down dead wood (DDW) (B), old snags (C), old DDW (D), total snags (E) and total DDW (F) in each treatment. Error bars represent standard error. Bars with different letters are significantly different at $\alpha = 0.05$.

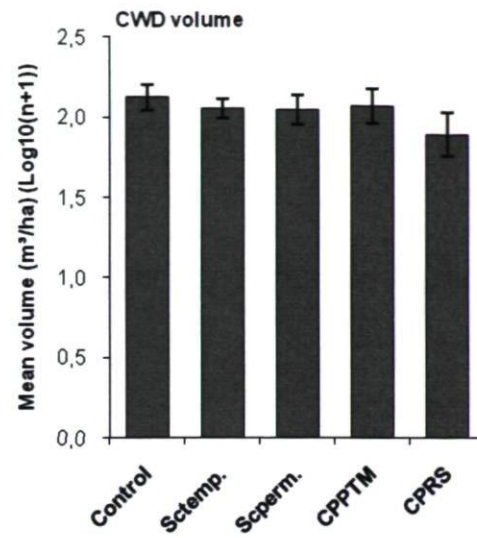


Figure 3. Mean volume of coarse woody debris (CWD) in each treatment. Error bars represent standard error.

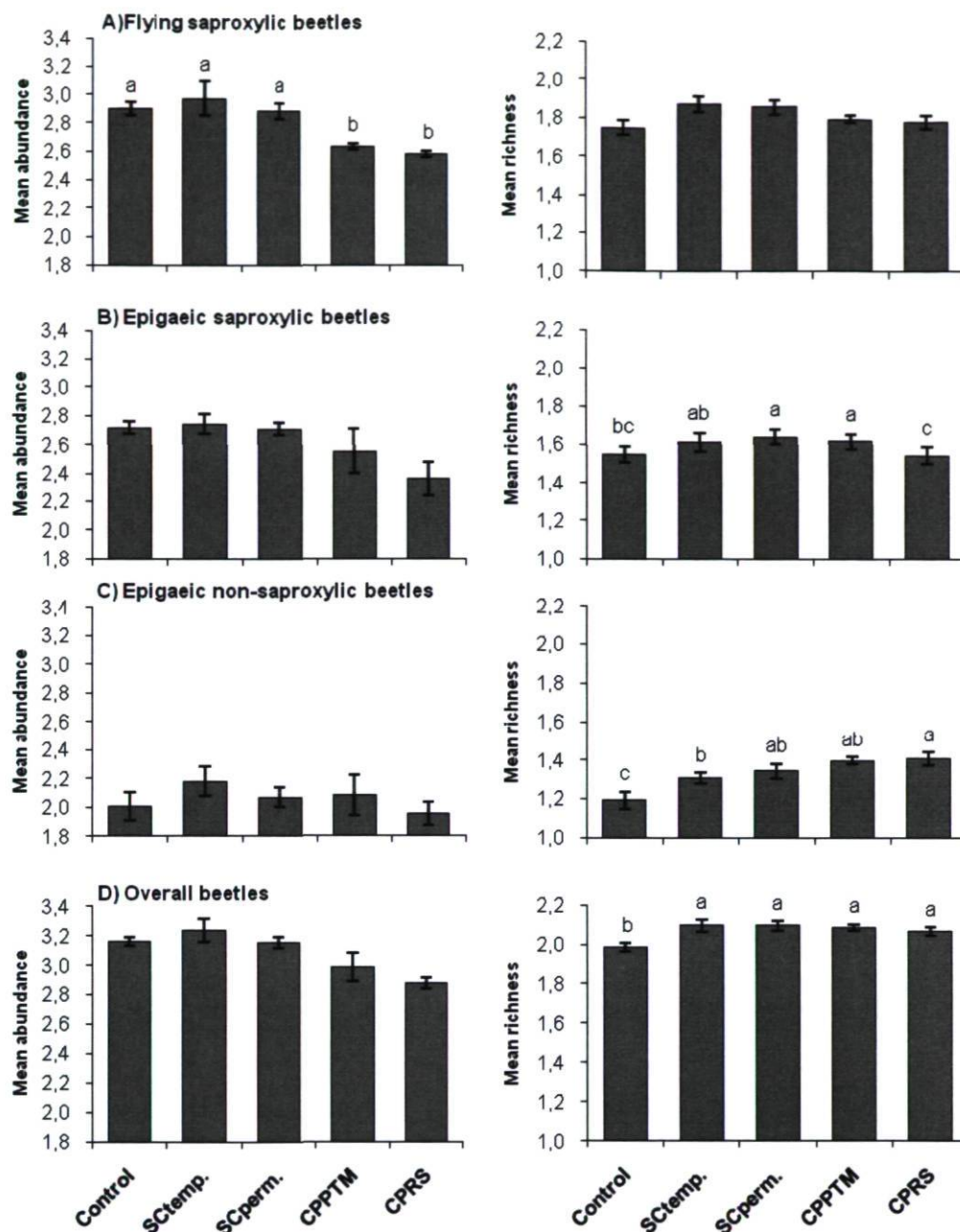


Figure 4. Log-transformed mean abundance (left) and richness (right) of flying saproxylic beetles (A), epigeaic saproxylic beetles (B), epigeaic non-saproxylic beetles (C) and overall beetles (D) in each treatment. Error bars represent standard error. Letters represent statistical differences among treatment at $\alpha = 0.05$.

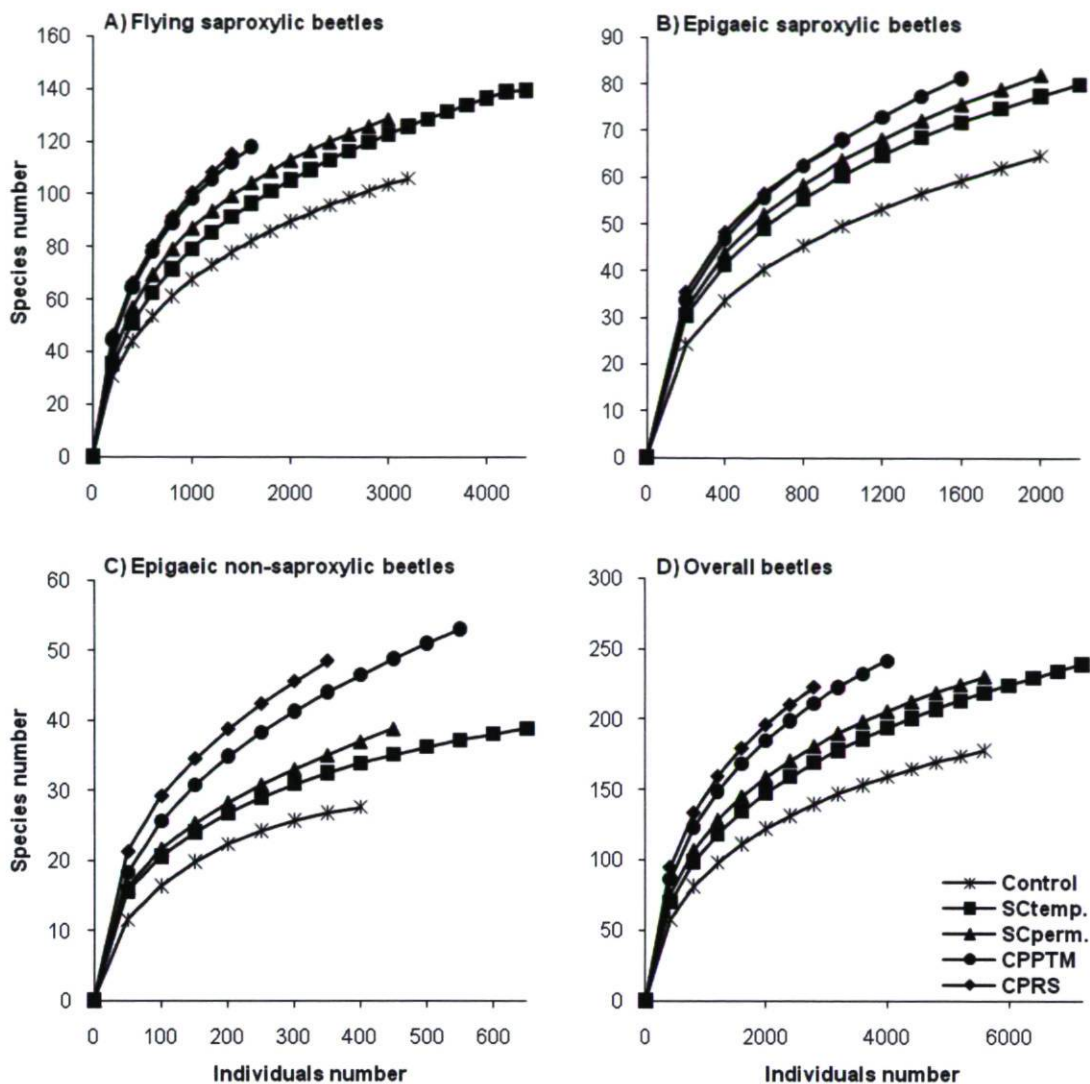


Figure 5. Individual-based rarefaction curves for flying saproxylic beetles (A), epigaeic saproxylic beetles (B), epigaeic non-saproxylic beetles (C) and overall beetles (D) sampled across all treatments and in each stand type.

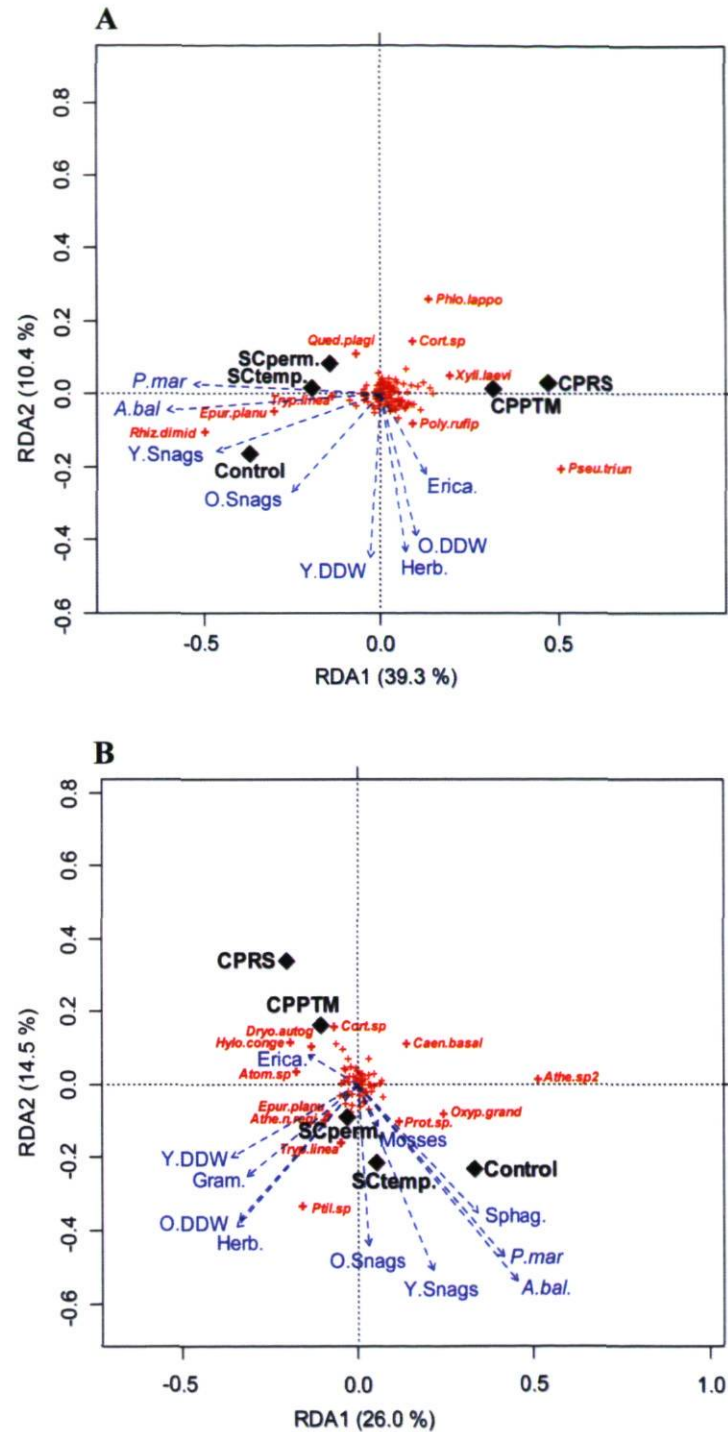


Figure 6. RDA ordination of flying saproxylic beetles (A), epigeaic saproxylic beetles (B). Centroids of treatment are represented by a black rhombus. Species are marked with red cross and the environmental variables with arrows. Only species clearly outside the cloud of species were identified. Label explanations: mean basal area (m^2/ha) of black spruce (*P.mar*) and balsam fir (*A.bal*); the mean percentage of ground covering ericaceous (*Erica.*), latifoliate herbaceous (*Herb.*), sphagnum (*Sphag.*), (*Mosses*), the volume (m^3/ha) of young (*Y.Snags*) and old snags (*O.Snags*); the volume (m^3/ha) of young (*Y.DDW*) and old (*O.DDW*) down dead wood.

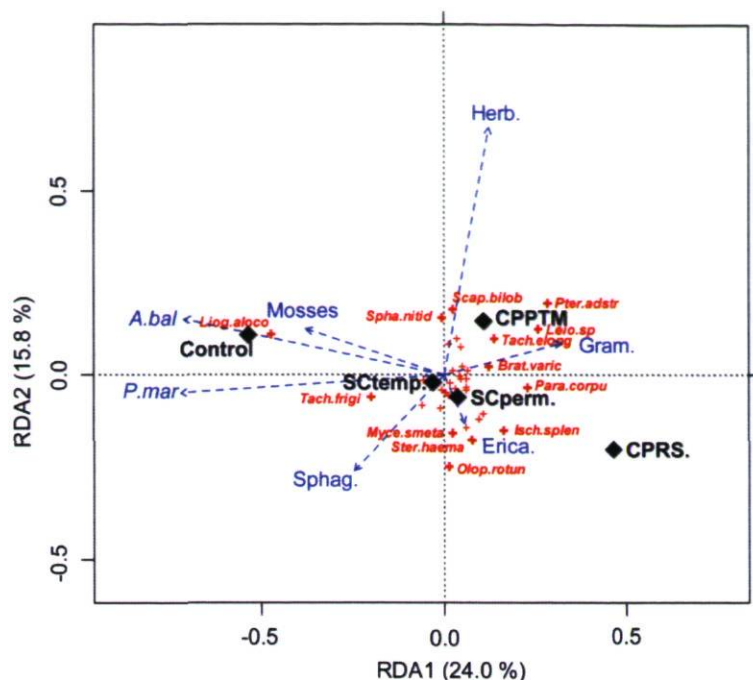


Figure 7. RDA ordination of epigeaic non-saproxyltic beetles. Centroids of treatment are represented by a black rhombus. Species are marked with red cross and the environmental variables with arrows. Only species clearly outside the cloud of species were identified. Label explanations: mean basal area (m^2/ha) of black spruce (*P.mar*) and balsam fir (*A.bal*); the mean percentage of ground covering ericaceous (*Erica.*), latifoliolate herbaceous (*Herb.*), gramineous (*Gram.*), sphagnum (*Sphag.*), (*Mosses*).

References

- Angelstam, P.K., 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *Journal of Vegetation Science* 9, 593-602.
- 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 p.
- 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 p.
- Attiwill, P.M., 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* 63, 247-300.
- Bauhus, J., Puettmann, K., Messier, C., 2009. Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management* 258, 525-537.
- Benest, G., 1989. The sampling of carabid community. I. The behavior of a carabid when facing the trap. *Revue d'Écologie et Biologie du Sol*. 26, 205-211.
- Bergeron, Y., Flannigan, M., Gauthier, S., Leduc, A., Lefort, P., 2004. Past, Current and Future Fire Frequency in the Canadian Boreal Forest: Implications for Sustainable Forest Management. *Ambio* 33, 356-360.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A., Gauthier, S., 1999. Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamique des perturbations naturelles: considérations à l'échelle du peuplement et de la forêt. *The Forestry Chronicle* 75, 55-61.
- Bonan, G.B., Shugart, H.H., 1989. Environmental-Factors and Ecological Processes in Boreal Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, 1-28.
- Bouchard, M., Pothier, D., Gauthier, S., 2008. Fire return interval and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 1621-1633.
- Boucher, D., De Granpré, L., Gauthier, S., 2003. Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec. *The Forestry Chronicle* 79, 318-328.
- Bouget, C., 2005. Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests: Part II. Effects of gap size and gap isolation. *Forest Ecology and Management* 216, 15-27.
- Brundtland, G.H., 1987. *Our Common Future*. The World Commission on Environment and Development. Oxford University Press, New York.

- Buddle, C.M., Langor, D.W., Pohl, G.R., Spence, J.R., 2006. Arthropod responses to harvesting and wildfire: Implications for emulation of natural disturbance in forest management. *Biological Conservation* 128, 346-357.
- Burton, P.J., Messier, C., Smith, D.W., Wiktor, L.A., 2003. Towards sustainable management of boreal forest. Ottawa, 1039 p.
- Cimon-Morin, J., 2009. Développement d'approches sylvicoles adaptées aux peuplements irréguliers de sapin baumier et d'épinette noire. Mémoire de M. Sc., Faculté de foresterie et de géomatique, Université Laval. 88 p.
- Cobb, T.P., Langor, D.W., Spence, J.R., 2007. Biodiversity and multiple disturbances: boreal forest ground beetle (Coleoptera: Carabidae) responses to wildfire, harvesting, and herbicide. *Canadian Journal of Forest Research* 37, 1310-1323.
- Conseil Canadien des Ministres des Forêts, 1995. Définir la gestion durable des forêts : Une approche canadienne aux critères et indicateurs. Ottawa, 23 p.
- Conseil Canadien des Ministres des Forêts, 2003. Définir l'aménagement forestier durable au Canada – Critères et indicateurs. Ottawa, 20 p.
- Côté, G., 2006. Élaboration d'une typologie forestière adaptée à la forêt boréale irrégulière. Mémoire de M. Sc., Faculté de foresterie et de géomatique, Université Laval. 72 p.
- Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y., 2007. Scale-dependent determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada. *Landscape Ecology* 22, 1325-1339.
- Danks, H.V., Footit, R.G., 1989. Insects of the boreal zone of Canada. *The Canadian Entomologist* 121, 625-690.
- De Cáceres, M., Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90, 3566-3574.
- De Cáceres, M., 2008. Indicspecies. R package version 1.4.0. <http://sites.google.com/site/miqueldecaceres/software>.
- Esseen, P.-A., Ehnström, B., Ericson, L., Sjöberg, K., 1997. Boreal Forests. *Ecological Bulletins*, 16-47.
- Foster, D.R., 1983. The history and pattern of fire in the boreal forest of southeastern Labrador. *Canadian Journal of Botany* 61, 2459-2470.
- Franklin, J.F., Spies, T.A., Pelt, R.V., Carey, A.B., Thornburgh, D.A., Berg, D.R., Lindenmayer, D.B., Harmon, M.E., Keeton, W.S., Shaw, D.C., Bible, K., Chen, J., 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* 155, 399-423.

- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Granpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y., 2008. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec, Québec, 568 p.
- Gibb, H., Pettersson, R.B., Hjältén, J., Hilszczanski, J., Ball, J.P., Johansson, T., Atlegrim, O., 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.
- Groot, A., 2002. Is uneven-aged silviculture applicable to peatland black spruce (*Picea mariana*) in Ontario, Canada? *Forestry* 75, 437-442.
- Groot, A., Lussier, J.-M., Mitchell, A.K., MacIsaac, A.M., 2005. A silvicultural systems perspective on changing canadian forestry practices. *The Forestry Chronicle* 81, 50-55.
- Haila, Y., 1994. Preserving ecological diversity in boreal forests: ecological background, research, and management. *Annales Zoologici Fennici* 31, 203-217.
- Haila, Y., 1995. Natural dynamics as a model for management: is the analogue practicable? *Arctic Centre Publications* 7, 9-26.
- Haila, Y., Comer, P.J., Hunter, M., Samways, M.J., Hambler, C., Speight, M.R., Hendricks, P., Herrero, S., Dobson, F.S., Smith, A.T., Yu, J., 1997. A natural "Benchmark" for Ecosystem Function. *Conservation Biology* 11, 300-307.
- Haila, Y., Hanski, I.K., Niemelä, J.K., Puntilla, P., Raivio, S., Tukia, H., 1994. Forestry and the boreal fauna: matching management with natural forest dynamics. *Annales Zoologici Fennici* 31, 187-202.
- Halaj, J., Halpern, C.B., Yi, H., 2008. Responses of litter-dwelling spiders and carabid beetles to varying levels and patterns of green-tree retention. *Forest Ecology and Management* 255, 887-900.
- Halaj, J., Halpern, C.B., Yi, H., 2009. Effects of green-tree retention on abundance and guild composition of corticolous arthropods. *Forest Ecology and Management* 258, 850-859.
- Hansen, A.J., Spies, T.A., Swanson, F.J., Ohmann, J.L., 1991. Conserving Biodiversity in Managed Forests. *BioScience* 41, 382-392.
- Harvey, B.D., Leduc, A., Gauthier, S., Bergeron, Y., 2002. Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management* 155, 369-385.
- Heliola, J., Koivula, M., Niemelä, J., 2001. Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest-clearcut ecotone. *Conservation Biology* 15, 370-377.

- Helsinki Process, 1995. European Criteria and Indicators for Sustainable Forest Management Adopted by the Expert Level Follow-up Meetings of the Helsinki Conference en Geneva (24 June 1994) and in Antalya (23 January 1995).
- Hins, C., Ouellet, J.-P., Dussault, C., St-Laurent, M.-H., 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: Evidence of a landscape configuration effect. *Forest Ecology and Management* 257, 636-643.
- Hunter, M.L., 1990. Wildlife, forests and forestry. Principles of managing forests for biological diversity. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, 370 p.
- Jacobs, J.M., Spence, J.R., Langor, D.W., 2007. Influence of boreal forest succession and dead wood qualities on saproxylic beetles. *Agricultural and Forest Entomology* 9, 3-16.
- Janssen, P., Fortin, D., Hébert, C., 2009. Beetle diversity in a matrix of old-growth boreal forest: Influence of habitat heterogeneity at multiple scales. *Ecography* 32, 423-432.
- 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 p.
- Jonsell, M., Nittérus, K., Stighäll, K., 2004. Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation. *Biological Conservation* 118, 163-173.
- Jonsell, M., Weslien, J., 2003. Felled or standing retained wood--it makes a difference for saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management* 175, 425-435.
- Kaila, L., Martikainen, P., Puntilla, P., Yakovlev, E., 1994. Saproxylic beetles (Coleoptera) on dead birch trunks decayed by different polypore species. *Annales Zoologici Fennici* 31, 97-107.
- Kim, K.C., 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiversity and Conservation* 2, 191-214.
- Klimaszewski, J., Pelletier, G., Germain, C., Work, T., Hébert, C., 2006. Review of *Oxyptoda* species in Canada and Alaska (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae): systematics, bionomics, and distribution. *The Canadian Entomologist* 138, 737-852.
- Koivula, M., Niemelä, J.K., 2002. Boreal carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in managed spruce forests - a summary of Finnish case studies. *Silva Fennica* 36, 423-436.
- Kuuluvainen, T., 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fennica* 36, 97-125.
- Langor, D.W., Spence, J.R., 2006. Arthropods as ecological indicators of sustainability in Canadian forests. *The Forestry Chronicle* 82, 344-350.

- Larsson, S., Danell, K., 2001. Science and the management of boreal forest biodiversity. *Scandinavian Journal of Forest Research* 16, 5-9.
- Legendre, P., Gallagher, E., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271-280.
- Lindenmayer, D.B., 1999. Future directions for biodiversity conservation in managed forests: indicator species, impact studies and monitoring programs. *Forest Ecology and Management* 115, 277-287.
- Magura, T., Tóthmérész, B., Bordán, Z., 2000. Effects of nature management practice on carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in a non-native plantation. *Biological Conservation* 93, 95-102.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford. 256 p.
- Majka, C.G., Klimaszewski, J., 2008. New records of Canadian Aleocharinae (Coleoptera: Staphylinidae). *Zookeys* 2, 85-114.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L., Punttila, P., Rauh, J., 1999. Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 116, 233-245.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L., Rauh, J., 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation* 94, 199-209.
- McAleece, N., Lamshead, J., Paterson, G., Gage, J., Harris, P., Lamont, P., 1997. *BioDiversity Pro*. The Natural History Museum and the Scottish Association for Marine Science.
- McCarthy, J.W., 2001. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests. *Environmental Reviews* 9, 1-59.
- McCarthy, J.W., Weetman, G., 2006. Age and size structure of gap-dynamic, old-growth boreal forest stands in Newfoundland. *Silva Fennica* 40, 209-230.
- McGeoch, M.A., Schroeder, M., Ekbohm, B., Larsson, S., 2007. Saproxyllic beetle diversity in a managed boreal forest: importance of stand characteristics and forestry conservation measures. *Diversity and Distributions* 13, 418-429.
- Montreal Process, 1995. *Criteria and Indicators for Conservation and Sustainable Management of Temperate and Boreal Forest*. Canadian Forest Service, Hull, Québec, 27 p.
- Niemelä, J., 1997. Invertebrates and boreal forest management. *Conservation Biology* 11, 601-610.

- Niemelä, J., 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management* 115, 127-134.
- Niemelä, J., Haila, Y., 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.
- Niemelä, J.K., Langor, D.W., Spence, J.R., 1993. Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in western Canada. *Conservation Biology* 7, 551-561.
- Norton, T.W., 1996. Conservation of biological diversity in temperate and boreal forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 85, 1-7.
- Økland, B., 1996. A comparison of three methods of trapping saproxylic beetles. *European Journal of Entomology* 93, 195-209.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M., Oksanen, M., 2009. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.15-3. <http://CRAN.R-project.org/package/vegan>.
- Pham, A.T., De Granpré, L., Gauthier, S., Bergeron, Y., 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of northeastern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 353-364.
- Pohl, G.R., Langor, D.W., Spence, J.R., 2007. Rove beetles and ground beetles (Coleoptera: Staphylinidae, Carabidae) as indicators of harvest and regeneration practices in western Canadian foothills forests. *Biological Conservation* 137, 294-307.
- R-Development Core Team, 2008. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. (<http://www.R-project.org>).
- Ruel, J.-C., Roy, V., Lussier, J.-M., Pothier, D., Meek, P., Fortin, D., 2007. Mise au point d'une sylviculture adaptée à la forêt boréale irrégulière. *The Forestry Chronicle* 83, 367-374.
- Saint-Germain, M., Drapeau, P., Hébert, C., 2004. Comparaison of coleoptera assemblages from a recently burned and unburned black spruce forests of northeastern North America. *Biological Conservation* 118, 583-592.
- SAS institute, Inc., 2004. *SAS/STAT 9.1 User's Guide*. SAS Institute Inc.; Cary, NC.
- Siira-Pietikäinen, A., Haimi, J., Siitonen, J., 2003. Short-term responses of soil macroarthropod community to clear felling and alternative forest regeneration methods. *Forest Ecology and Management* 172, 339-353.
- Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 11-41.

- Siitonen, J., 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.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P., Rauh, J., 2000. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 128, 211-225.
- Simberloff, D., 1999. The role of science in the preservation of forest biodiversity. *Forest Ecology and Management* 115, 101-111.
- Simberloff, D., 2001. Management of boreal forest biodiversity - A view from the outside. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 105-118.
- Speight, M.C.D., 1989. Saproxyllic invertebrates and their conservation. *Nature and Environment Series*, 79 p.
- Spence, J.R., Langor, D.W., Niemelä, J.K., Cárcamo, H.A., Currie, C.R., 1996. Northern forestry and carabids: the case for concern about old-growth species. *Annales Zoologici Fennici* 33, 173-184.

Conclusion générale

L'étude a mis en évidence que les communautés de coléoptères en forêt boréale irrégulière variaient en fonction des traitements sylvicoles utilisés. Ainsi, les variations des assemblages de coléoptères saproxyliques étaient principalement attribuables à l'abondance des chicots récents, alors que les variations des communautés de coléoptères non-saproxyliques étaient associées à l'ouverture du milieu. L'étude a permis de constater que la coupe de jardinage avec sentiers permanents de même que la coupe de jardinage avec sentiers temporaires semblent être des alternatives prometteuses dans une optique de conservation de la diversité biologique de cet écosystème distinct qu'est la forêt boréale irrégulière. Ces approches s'intègrent donc très bien dans une optique d'aménagement écosystémique et durable. À court terme, ces deux méthodes sylvicoles ont un impact semblable sur les assemblages de coléoptères et par conséquent, le choix d'utiliser l'une ou l'autre de ces méthodes devrait reposer sur leur rentabilité économique et leur capacité respective à maintenir à long terme une structure de peuplement caractéristique de la forêt mature irrégulière. En revanche, la CPRS et la CPPTM altèrent grandement les assemblages de coléoptères, les espèces de forêts matures subissant une baisse considérable en abondance alors qu'il y a augmentation de l'abondance des espèces de milieux ouverts.

L'importance du bois mort

La diminution du volume en bois mort dans les forêts exploitées intensivement n'est plus à démontrer, principalement en ce qui a trait au volume en débris de gros diamètre (Siitonen *et al.*, 2000). En Scandinavie, les forêts aménagées contiennent de 90 à 98 % moins de débris ligneux que les forêts naturelles (Siitonen *et al.*, 2000). Cette différence considérable découle du fait qu'en forêt naturelle, les perturbations comme les feux, les chablis ou les épidémies d'insectes engendrent un apport spontané important en bois mort. Cependant, ces perturbations naturelles ont pratiquement disparu des paysages sous aménagement forestier intensif en Scandinavie, notamment en raison de l'efficacité à contrôler ou à empêcher ces perturbations. En forêt boréale irrégulière de la Côte-Nord du Québec, le cycle de feu est considérablement long, ce qui engendre des peuplements matures où certains arbres atteignent le stade de sénescence, dépérissent et finissent par se renverser. Conséquemment,

l'apport en débris ligneux est principalement attribuable à la dynamique de trouées engendrée par les perturbations secondaires à petite échelle.

Appliqués à des peuplements irréguliers, les traitements sylvicoles comme la CPRS et la CPPTM simplifient fortement la structure des peuplements (McCarthy et Weetman, 2006), éliminent une vaste proportion du couvert forestier en plus de diminuer considérablement le volume de débris ligneux, principalement celui des chicots récents. Il est à noter que 2 à 3 ans après traitements sylvicoles, aucune différence en volume de débris ligneux au sol n'a été observée entre la forêt naturelle et les peuplements récoltés. On suppose que cette variable serait influencée sur une échelle temporelle beaucoup plus étendue. En effet, les débris ligneux au sol présents avant traitements étaient évidemment encore présents après traitement et par conséquent, ont été inclus dans nos évaluations. Avec le temps, la décomposition de ces débris et l'absence de renouvellement en débris ligneux causée par la simplification de la structure (par CPRS ou CPPTM) devrait accentuer la différence en volume de débris ligneux au sol. À l'opposé, la coupe de jardinage avec sentiers permanents et la coupe de jardinage avec sentiers temporaires sont deux méthodes développées dans le but d'assurer le maintien de la structure irrégulière des peuplements, présageant que l'apport en débris ligneux devrait être constant dans le temps.

De nombreuses études scandinaves ont montré une baisse dramatique de la richesse spécifique en coléoptères saproxyliques entre les forêts aménagées et les forêts matures (Siitonen et Martikainen, 1994; Martikainen *et al.*, 2000; Siitonen, 2001). Les résultats obtenus dans la présente étude ont montré un changement dans la structure des assemblages de coléoptères saproxyliques plutôt qu'une baisse de richesse spécifique. En effet, le nombre d'espèces de coléoptères saproxyliques récoltées a été semblable entre les traitements, cependant, l'abondance des espèces de forêts matures a été grandement réduite par la CPRS et la CPPTM alors qu'elle a été maintenue par les coupes de jardinage. Les coléoptères saproxyliques étant reconnus comme d'excellents indicateurs des forêts matures, nous pouvons affirmer que les peuplements traités par jardinage permettent de maintenir les caractéristiques et attributs propres aux forêts matures, notamment l'abondance de chicots récents et la présence d'un couvert résiduel important. À la lumière de nos résultats, à long terme, les assemblages de coléoptères saproxyliques associés aux

forêts matures devraient être maintenus par les coupes de jardinage alors qu'ils pourraient disparaître des régions intensivement exploitées par CPRS ou CPPTM.

L'industrie forestière réalise peu à peu l'importance des débris ligneux dans le maintien de la diversité biologique associée aux milieux forestiers. En Europe, des méthodes visant à générer du bois mort commencent aussi à être intégrées aux plans d'aménagement. Une des plus utilisées consiste à couper 3 à 5 arbres par hectare à une hauteur de 4-5 m, créant ainsi de hautes souches pouvant être colonisées par une multitude d'organismes saproxyliques (Jonsell et Weslien, 2003; Jonsell *et al.*, 2004).

Autres influences des coupes forestières...

Outre les débris ligneux, les coupes forestières ont une influence considérable sur d'autres attributs forestiers comme la rétention en arbres vivants, la composition et l'abondance en plantes basses, la radiation solaire et l'humidité au sol, l'accroissement du vent, etc. En effet, l'ouverture du milieu favorise l'installation et la diversification des plantes basses, notamment les plantes à fleurs qui constituent une ressource supplémentaire pouvant être utilisée par la faune floricole ou phytophage. Cette diversité accrue en plantes basses engendre aussi une diversité et une abondance accrues en invertébrés herbivores, laissant supposer que le nombre de proies potentielles pour les coléoptères prédateurs s'accroît en milieux ouverts. À cela s'ajoute un accroissement de l'ensoleillement et de la chaleur qui crée des conditions propices à une forte activité biologique et qui favorise notamment les déplacements des arthropodes épigés. Plusieurs études ont montré que la structure de la végétation basse et les microclimats qui en découlent seraient les facteurs déterminants dans la distribution des Carabidae (coléoptères prédateurs) (Niemela *et al.*, 1992; Niemelä *et al.*, 1996; Magura *et al.*, 2000b). En ce sens, nos résultats indiquaient une richesse spécifique en coléoptères épigés non-saproxyliques (principalement des prédateurs) supérieure en traitements sylvicoles (maximale en CPRS) qu'en forêt mature alors que la richesse en coléoptères épigés saproxyliques était supérieure en coupes de jardinage. La différence observée entre ces deux groupes pourrait être attribuable à la diminution en volume de bois mort (principalement en chicots) et/ou aux altérations des propriétés physico-chimiques des débris ligneux des milieux ouverts (CPRS et CPPTM).

Les coupes forestières créent aussi des zones de transition dans lesquelles divers gradients biotiques et abiotiques s'étendent de la forêt mature vers le parterre de coupe. Ces zones accentuent l'hétérogénéité de l'habitat et entraînent une augmentation de la richesse spécifique en coléoptère épigés (Niemelä *et al.*, 1996; Magura, 2002; Lassau *et al.*, 2005; Janssen *et al.*, 2009). L'étude de Janssen *et al.* (2009) a mis en évidence que l'hétérogénéité en composition (i.e. richesse spécifique en arbres et arbustes) à l'échelle du peuplement (400 m²) prédisait le mieux la richesse spécifique en coléoptères épigés. Cette étude montre aussi que la richesse en coléoptères volants est influencée par la combinaison de l'hétérogénéité en composition et de l'hétérogénéité structurale et ce, à l'échelle du peuplement ainsi que du paysage (800 m²) (Janssen *et al.*, 2009). Les dissimilitudes dans la réponse de ces deux groupes seraient principalement dues à leur capacité de dispersion. Étant des espèces très mobiles, les coléoptères volants sont moins susceptibles aux perturbations à petite échelle comparativement aux coléoptères épigés beaucoup moins mobiles. Pour ces derniers, les perturbations à grande échelle agissent davantage comme une barrière qui fractionne la continuité et la disponibilité de leur habitat (Koivula et Niemelä, 2002).

Notre étude souligne que, pour caractériser adéquatement l'influence des traitements sylvicoles sur les coléoptères, il est nécessaire de séparer les assemblages de coléoptères en fonction de leur rôle écologique et de leur capacité de dispersion. Pour les trois groupes de coléoptères à l'étude, l'influence des traitements sylvicoles sur l'abondance et la richesse spécifique différaient. Cependant, peu importe le groupe, les assemblages de coléoptères retrouvés dans les coupes de jardinage étaient toujours les plus similaires aux assemblages retrouvés en forêt mature. Par conséquent, notre étude démontre aussi la nécessité de considérer les différents assemblages de coléoptères pour obtenir un portrait complet pour comparer des traitements sylvicoles. Par exemple, bien que la CPRS accumule plus rapidement les espèces de coléoptères (Fig. 5) (ce qui pourrait sembler positif dans un contexte de conservation de la diversité biologique), les conditions environnementales retrouvées dans ce milieu ne permettent pas de maintenir les assemblages de coléoptères associés aux forêts matures. En forêt boréale irrégulière, l'objectif était de développer des traitements sylvicoles permettant le maintien des attributs forestiers et de la diversité biologique associés à cet écosystème distinct, mandat atteint grâce aux coupes de jardinage.

Recommandations et perspectives d'avenir

Suite à l'interprétation de nos résultats, quelques avenues possibles face à l'utilisation des approches de jardinages peuvent être envisagées. Tout d'abord, ces nouvelles approches devraient être intégrées dans une foresterie visant un aménagement durable de la forêt boréale irrégulière de la Côte-Nord alors que la CPRS et la CPPTM ne devraient plus être les seules pratiques forestières envisagées. En effet, les coupes de jardinage atténuent la fragmentation de la matrice forestière et montrent un potentiel pour maintenir la connectivité entre les peuplements de forêt mature, élément essentiel pour la conservation de la diversité biologique associée à ces écosystèmes relativement rares (Lindenmayer *et al.*, 2000; Koivula et Niemelä, 2002). Une mosaïque constituée de plusieurs types de traitements sylvicoles serait une alternative envisageable et intéressante. Dans la perspective de répondre aux critères d'aménagement écosystémique, nos pratiques forestières doivent refléter l'hétérogénéité engendrée par les perturbations naturelles à l'échelle du peuplement ainsi qu'à l'échelle du paysage.

Nos résultats sont très encourageants sur une échelle temporelle post-traitement très réduite. Cependant, il est crucial de continuer l'étude et l'évaluation de l'influence de la sylviculture sur la faune et la flore constituant les peuplements irréguliers de la forêt boréale. Notre étude a montré que les coupes de jardinage réduisent l'impact à court-terme sur les communautés de coléoptères, mais qu'en est-il pour ce qui est des impacts à long-terme? La prochaine rotation risque-t-elle d'engendrer d'importants changements dans les communautés de coléoptères? Une des craintes reliées à l'utilisation des coupes de jardinage est que l'amélioration de la vigueur du peuplement risque de réduire la mortalité des arbres et d'engendrer une baisse en apport de bois mort potentiellement néfaste pour les coléoptères saproxyliques. Par conséquent, il est impératif de poursuivre le suivi à long terme pour bien comprendre l'effet des approches de jardinage.

Bibliographie

- Angelstam, P.K., 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *Journal of Vegetation Science* 9, 593-602.
- Attiwill, P.M., 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* 63, 247-300.
- Bauhus, J., Puettmann, K., Messier, C., 2009. Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management* 258, 525-537.
- Bérard, J., 1996. Manuel de foresterie. Les presses de l'Université Laval, Canada, 1428 p.
- Bergeron, Y., Flannigan, M., Gauthier, S., Leduc, A., Lefort, P., 2004. Past, current and future fire frequency in the Canadian boreal forest: implications for sustainable forest management. *Ambio* 33, 356-360.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A., Gauthier, S., 1999. Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamique des perturbations naturelles: considérations à l'échelle du peuplement et de la forêt. *The Forestry Chronicle* 75, 55-61.
- Bonan, G.B., Shugart, H.H., 1989. Environmental-factors and ecological processes in boreal forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, 1-28.
- Bouchard, M., Pothier, D., Gauthier, S., 2008. Fire return interval and tree species succession in the North Shore region of eastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 1621-1633.
- Boucher, D., De Granpré, L., Gauthier, S., 2003. Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec. *The Forestry Chronicle* 79, 318-328.
- Brundtland, G.H., 1987. Our Common Future. The world commission on environment and development. Oxford University Press, New York.
- Buddle, C.M., Langor, D.W., Pohl, G.R., Spence, J.R., 2006. Arthropod responses to harvesting and wildfire: implications for emulation of natural disturbance in forest management. *Biological Conservation* 128, 346-357.
- Burton, P.J., Messier, C., Smith, D.W., Wiktor, L.A., 2003. Towards sustainable management of boreal forest. National Research Council of Canada, Ottawa, 1039 p.
- Christensen, M., Emborg, J., 1996. Biodiversity in natural versus managed forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 85, 47-51.
- Coalition pour la Stratégie Nationale sur les Forêts, 1998. Stratégie nationale sur la forêt (1998-2003) : durabilité des forêts, un engagement canadien. Ottawa, 25 p.

- Coalition pour la Stratégie Nationale sur les Forêts, 2003. Stratégie nationale sur la forêt (2003-2008) : une forêt durable, l'engagement canadien. Ottawa, 27 p.
- Cobb, T.P., Langor, D.W., Spence, J.R., 2007. Biodiversity and multiple disturbances: boreal forest ground beetle (Coleoptera: Carabidae) responses to wildfire, harvesting, and herbicide. *Canadian Journal of Forest Research* 37, 1310-1323.
- Conseil Canadien des Ministres des Forêts, 1995. Définir la gestion durable des forêts : Une approche canadienne aux critères et indicateurs. Ottawa, 23 p.
- Conseil Canadien des Ministres des Forêts, 1997. Critères et indicateurs de l'aménagement durable des forêts au Canada, Rapport technique. Ottawa, 136 p.
- Conseil Canadien des Ministres des Forêts, 2003. Définir l'aménagement forestier durable au Canada – Critères et indicateurs. Ottawa, 20 p.
- Coulombe, G., Huot, J., Arsenault, J., Bauce, É., Bernard, J.-T., Bouchard, A., Liboiron, M.A., Szaraz, G., 2004. Rapport Coulombe, Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. 253 p.
- Courtois, R., Gingras, A., Fortin, D., Sebbane, A., Rochette, B., Breton, L., 2008. Demographic and behavioural response of woodland caribou to forest harvesting. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 2837-2849.
- Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y., 2007. Scale-dependent determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada. *Landscape Ecology* 22, 1325-1339.
- Danks, H.V., 1992. La diversité des espèces d'insectes du Québec, vues dans une perspective nord-américaine. *Revue d'entomologie du Québec* 37, 46-51.
- Danks, H.V., Footit, R.G., 1989. Insects of the boreal zone of Canada. *The Canadian Entomologist* 121, 625-690.
- Esseen, P.-A., Ehnström, B., Ericson, L., Sjöberg, K., 1997. Boreal Forests. *Ecological Bulletins*, 16-47.
- Foster, D.R., 1983. The history and pattern of fire in the boreal forest of southeastern Labrador. *Canadian Journal of Botany* 61, 2459-2470.
- Franklin, J.F., 1993. Preserving Biodiversity - Species, Ecosystems, or Landscapes. *Ecological Applications* 3, 202-205.
- Franklin, J.F., Spies, T.A., Pelt, R.V., Carey, A.B., Thornburgh, D.A., Berg, D.R., Lindenmayer, D.B., Harmon, M.E., Keeton, W.S., Shaw, D.C., Bible, K., Chen, J., 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* 155, 399-423.

- Gauthier, S., Leduc, A., Harvey, B., Bergeron, Y., Drapeau P., 2001. Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *Le Naturaliste Canadien* 125, 10-17.
- Gauthier, S., De Granpré, L., 2003. Les bases écologiques de l'aménagement écosystémique de la forêt boréale de l'est du Québec. Réseau de gestion durable des forêts, Rapport de projet 2003/2004, Québec, 11 p.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Granpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y., 2008. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec, Québec, 568 p.
- Gibb, H., Pettersson, R.B., Hjältén, J., Hilszczanski, J., Ball, J.P., Johansson, T., Atlegrim, O., 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.
- Groot, A., Lussier, J.-M., Mitchell, A.K., MacIsaac, A.M., 2005. A silvicultural systems perspective on changing canadian forestry practices. *The forestry chronicle* 81, 50-55.
- Haila, Y., 1994. Preserving ecological diversity in boreal forests: ecological background, research, and management. *Ann. Zool. Fennici* 31, 203-217.
- Haila, Y., 1995. Natural dynamics as a model for management: is the analogue practicable? *Arctic Centre Publications* 7, 9-26.
- Haila, Y., Comer, P.J., Hunter, M., Samways, M.J., Hambler, C., Speight, M.R., Hendricks, P., Herrero, S., Dobson, F.S., Smith, A.T., Yu, J., 1997. A natural "benchmark" for ecosystem function. *Conservation Biology* 11, 300-307.
- Haila, Y., Hanski, I.K., Niemelä, J.K., Puntilla, P., Raivio, S., Tukia, H., 1994. Forestry and the boreal fauna: matching management with natural forest dynamics. *Annales Zoologici Fennici* 31, 187-202.
- Halaj, J., Halpern, C.B., Yi, H., 2008. Responses of litter-dwelling spiders and carabid beetles to varying levels and patterns of green-tree retention. *Forest Ecology and Management* 255, 887-900.
- Halaj, J., Halpern, C.B., Yi, H., 2009. Effects of green-tree retention on abundance and guild composition of corticolous arthropods. *Forest Ecology and Management* 258, 850-859.
- Harvey, B.D., Leduc, A., Gauthier, S., Bergeron, Y., 2002. Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management* 155, 369-385.
- Heliola, J., Koivula, M., Niemelä, J., 2001. Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest-clearcut ecotone. *Conservation Biology* 15, 370-377.

- Helsinki Process, 1995. European criteria and indicators for sustainable forest management adopted by the expert level follow-up meetings of the Helsinki Conference en Geneva (24 June 1994) and in Antalya (23 January 1995).
- Hins, C., Ouellet, J.-P., Dussault, C., St-Laurent, M.-H., 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: Evidence of a landscape configuration effect. *Forest Ecology and Management* 257, 636-643.
- Hunter, M.L., 1990. *Wildlife, forests and forestry. Principles of managing forests for biological diversity.* Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, 370 p.
- Janssen, P., Fortin, D., Hébert, C., 2009. Beetle diversity in a matrix of old-growth boreal forest: Influence of habitat heterogeneity at multiple scales. *Ecography* 32, 423-432.
- Jonsell, M., Nittérus, K., Stighäll, K., 2004. Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation. *Biological Conservation* 118, 163-173.
- Jonsell, M., Weslien, J., 2003. Felled or standing retained wood--it makes a difference for saproxylic beetles. *Forest ecology and management* 175, 425-435.
- Jonsell, M., Weslien, J., Ehnström, B., 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and conservation* 7, 749-764.
- Jonsson, B.G., Jonsell, M., 1999. Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* 8, 1417-1433.
- Jukes, M.R., Peace, A.J., Ferris, R., 2001. Carabid beetle communities associated with coniferous plantations in Britain: the influence of site, ground vegetation and stand structure. *Forest Ecology and Management* 148, 271-286.
- Kaila, L., Martikainen, P., Puntilla, P., Yakovlev, E., 1994. Saproxylic beetles (Coleoptera) on dead birch trunks decayed by different polypore species. *Ann. Zool. Fennici* 31, 97-107.
- Kim, K.C., 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiversity and Conservation* 2, 191-214.
- Koivula, M., Niemelä, J.K., 2002. Boreal carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in managed spruce forests - a summary of Finnish case studies. *Silva Fennica* 36, 423-436.
- Langor, D.W., Spence, J.R., 2006. Arthropods as ecological indicators of sustainability in Canadian forests. *The Forestry Chronicle* 82, 344-350.
- Larsson, S., 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., Reid, C.A.M., 2005. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? *Diversity and Distributions* 11, 73-82.
- Leblanc, M.-L., 2009. Réaction des miromammifères et des oiseaux à différentes intensités de coupe en forêt boréale irrégulière. Mémoire de M. Sc., Faculté des sciences et de génie, Université Laval. 40 p.
- Lindenmayer, D.B., Margules, C.R., Botkin, D.B., 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology* 14, 941-950.
- Magura, T., 2002. Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and Management* 157, 23-37.
- Magura, T., Tóthmérész, B., Bordán, Z., 2000a. Effects of nature management practice on carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in a non-native plantation. *Biological Conservation* 93, 95-102.
- Magura, T., Tóthmérész, B., Molnár, T., 2000b. Spatial distribution of carabids along grass-forest transects. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 46, 1-17.
- Martikainen, P., Kouki, J., 2003. Sampling the rarest: threatened beetles in boreal forest biodiversity inventories. *Biodiversity and conservation* 12, 1815-1831.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Kaila, L., Punttila, P., Rauh, J., 1999. Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 116, 233-245.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L., Rauh, J., 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological conservation* 94, 199-209.
- McCarthy, J.W., 2001. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests. *Environmental reviews* 9, 1-59.
- McCarthy, J.W., Weetman, G., 2006. Age and size structure of gap-dynamic, old-growth boreal forest stands in Newfoundland. *Silva Fennica* 40, 209-230.
- McCarthy, J.W., Weetman, G., 2007. Stand structure and development of an insect-mediated boreal forest landscape. *Forest Ecology and Management* 241, 101-114.
- McGeoch, M.A., Schroeder, M., Ekbohm, B., Larsson, S., 2007. Saproxyllic beetle diversity in a managed boreal forest: importance of stand characteristics and forestry conservation measures. *Diversity and Distributions* 13, 418-429.

- Ministère des Ressources Naturelles et de la faune, 2006. Évolution de l'habitat d'espèces fauniques de la forêt boréale dans un secteur de coupe intensive sur une période de 25 ans. Ministère des Ressources naturelles et de la faune, Québec, 28 p.
- Montreal Process, 1995. Criteria and indicators for conservation and sustainable management of temperate and boreal forest. Canadian Forest Service, Hull, Québec, 27 p.
- Niemelä, J., 1997. Invertebrates and boreal forest management. *Conservation Biology* 11, 601-610.
- Niemelä, J., 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management* 115, 127-134.
- Niemela, J., Haila, Y., Halme, E., Pajunen, T., Punttila, P., 1992. Small-Scale Heterogeneity in the spatial distribution of carabid beetles in the southern Finnish taiga. *Journal of Biogeography* 19, 173-181.
- Niemelä, J., Haila, Y., 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.
- Niemelä, J.K., Langor, D.W., Spence, J.R., 1993. Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in western Canada. *Conservation Biology* 7, 551-561.
- Niemelä, J.K., Spence, J.R., 1994. Distribution of forest dwelling carabids (Coleoptera): spatial scale and the concept of communities. *Ecography* 17, 166-175.
- Norton, T.W., 1996. Conservation of biological diversity in temperate and boreal forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 85, 1-7.
- Økland, B., 1996. A comparison of three methods of trapping saproxylic beetles. *European Journal of Entomology* 93, 195-209.
- Perry, D.A., 1998. The scientific basis of forestry. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29, 435-466.
- Pham, A.T., De Granpré, L., Gauthier, S., Bergeron, Y., 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of northeastern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 34, 353-364.
- Pohl, G.R., Langor, D.W., Spence, J.R., 2007. Rove beetles and ground beetles (Coleoptera: Staphylinidae, Carabidae) as indicators of harvest and regeneration practices in western Canadian foothills forests. *Biological Conservation* 137, 294-307.

- Ruel, J.-C., Roy, V., Lussier, J.-M., Pothier, D., Meek, P., Fortin, D., 2007. Mise au point d'une sylviculture adaptée à la forêt boréale irrégulière. *The forestry chronicle* 83, 367-374.
- Siira-Pietikäinen, A., Haimi, J., Siitonen, J., 2003. Short-term responses of soil macroarthropod community to clear felling and alternative forest regeneration methods. *Forest Ecology and Management* 172, 339-353.
- Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 11-41.
- Siitonen, J., 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.
- Siitonen, J., Martikainen, P., Punttila, P., Rauh, J., 2000. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* 128, 211-225.
- Simberloff, D., 1999. The role of science in the preservation of forest biodiversity. *Forest Ecology and Management* 115, 101-111.
- Simberloff, D., 2001. Management of boreal forest biodiversity - a view from the outside. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 105-118.
- Speight, M.C.D., 1989. Saproxylic invertebrates and their conservation. *Nature and Environment Series*, 79 p.
- Spence, J.R., Langor, D.W., Niemelä, J.K., Cárcamo, H.A., Currie, C.R., 1996. Northern forestry and carabids: the case for concern about old-growth species. *Annales Zoologici Fennici* 33, 173-184.

Annexe 1. Schéma du patron de récolte pour le jardinage avec sentiers temporaires.

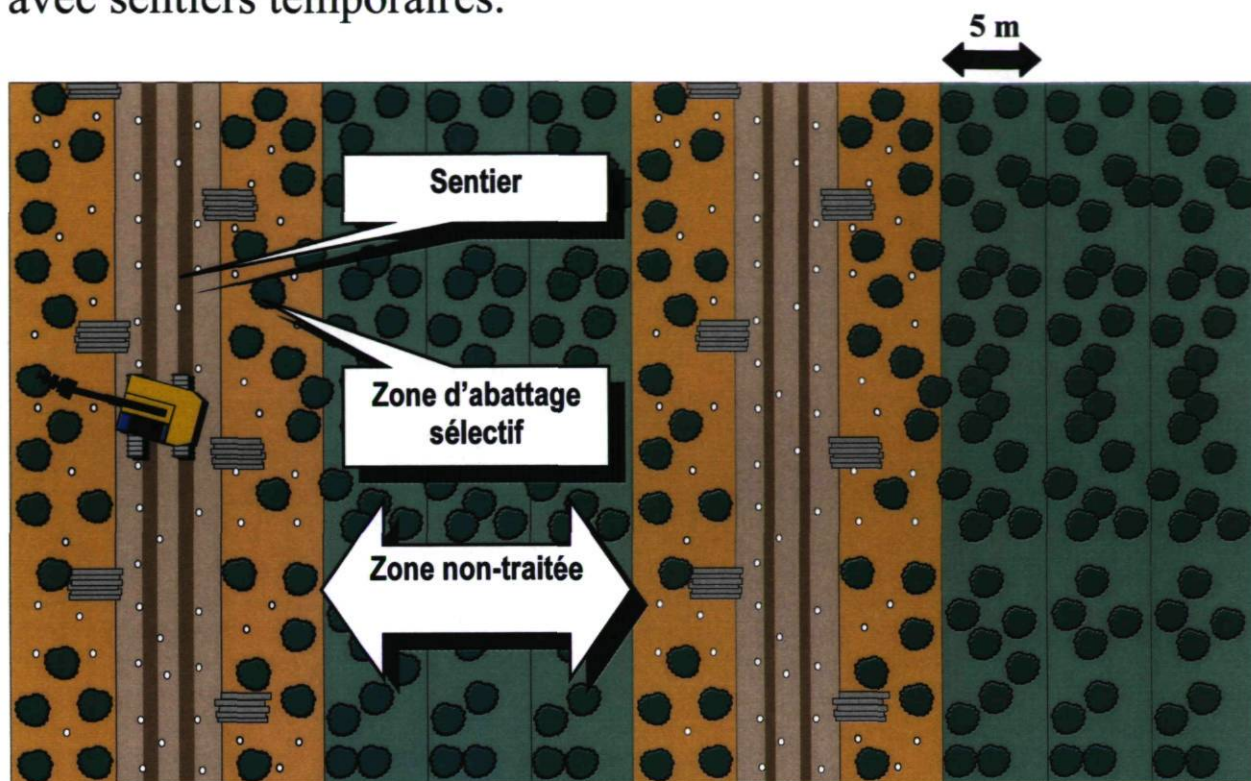


Figure provenant de FPInnovations-FERIC (modifié)

Annexe 2. Schéma du patron de récolte du jardinage avec sentiers permanents.

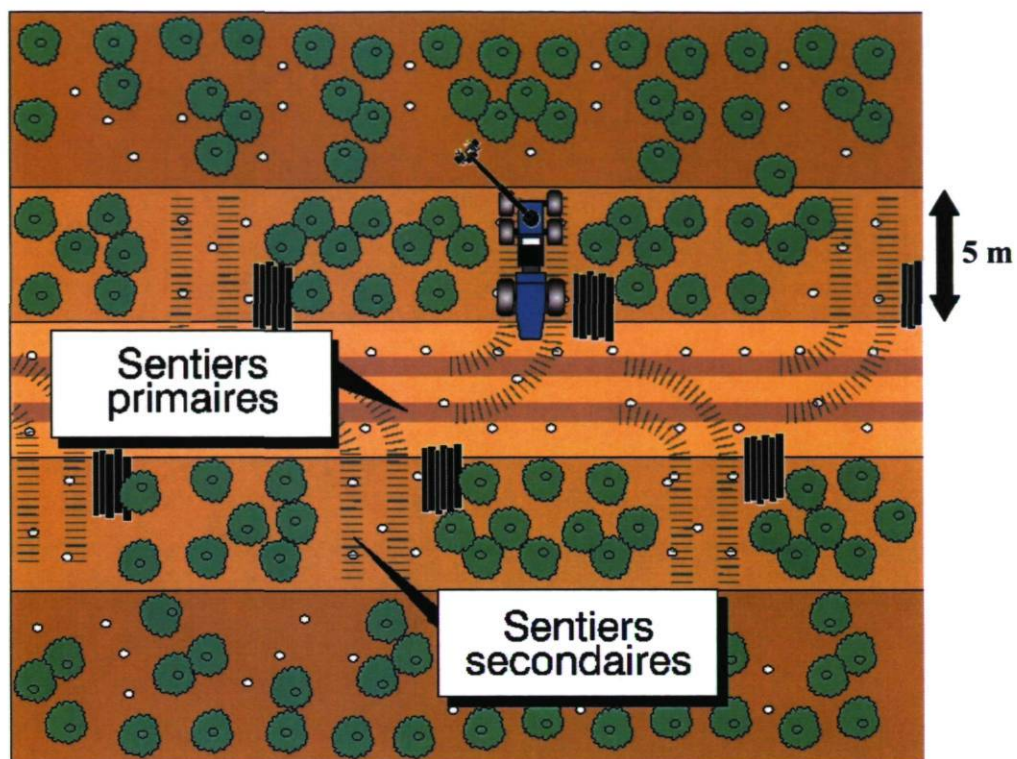


Figure provenant de FPInnovations-FERIC (modifié)

Annexe 3. Liste des espèces et abondance des coléoptères échantillonnés.

Famille	Taxons	Témoin	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
Anobiidae	<i>Ernobius filicornis</i> LeConte	1					1
	<i>Ernobius schedli</i> W. J. Brown			1			1
	<i>Hemicoelus carinatus</i> (Say)	2	1	1			4
	<i>Microbregma e. emarginatum</i> (Duftschmid)	1	4	8		1	14
	<i>Xestobium gaspensis</i> R.E. White	4	9	2	1		16
Anthicidae	<i>Ischalia costata</i> (LeConte)	12	11	23	11	10	67
Buprestidae	<i>Agrilus anxius</i> Gory					1	1
	<i>Chrysobothris scabripennis</i> Gory & Laporte de Castelnau		1	3			4
	<i>Melanophila fulvoguttata</i> (Harris)		1	1		1	3
Byrrhidae	<i>Byrrhus geminatus</i> LeConte		1		3	1	5
	<i>Curimopsis moosilauke</i> Johnson				1		1
	<i>Cytilus alternatus</i> (Say)					1	1
	<i>Simplocaria metallica</i> (Sturm)	5			1		6
Byturidae	<i>Byturus unicolor</i> Say					1	1
Cantharidae	<i>Cantharis curtisi</i> (Kirby)	1					1
	<i>Cantharis rotundicollis</i> Say	1			1		2
	<i>Malthodes concavus</i> LeConte			1			1
	<i>Malthodes fragilis</i> (LeConte)			1			1
	<i>Podabrus laevicollis</i> (Kirby)	14	15	16	18	15	78
	<i>Podabrus puncticollis</i> (Kirby)			1		1	2
	<i>Rhagonycha fraxini</i> (Say)					1	1
	<i>Rhagonycha mandibularis</i> (Kirby)					1	1
	<i>Rhagonycha recta</i> (Melsheimer)				1		1

Famille	Taxons	Témoïn	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
Carabidae	<i>Agonum gratiosum</i> (Mannerheim)		1			1	2
	<i>Amara erratica</i> (Duftschmid)		1			1	2
	<i>Bembidion grapei</i> Gyllenhal	1			2	1	4
	<i>Bembidion sordidum</i> Kirby				2	10	12
	<i>Bembidion tetracolum</i> Say				1	4	5
	<i>Bembidion versicolor</i> (Leconte)				2		2
	<i>Bradycellus lugubris</i> LeConte				1		1
	<i>Bradycellus nigrinus</i> Dejean		1			3	4
	<i>Calathus advena</i> (Leconte)				10		10
	<i>Calathus ingratus</i> Dejean				4		4
	<i>Calosoma calidum</i> Fabricius					1	1
	<i>Cymindis cribicollis</i> Dejean		1				1
	<i>Harpalus nigratarsis</i> Sahlberg		1				1
	<i>Patrobus foveocollis</i> (Eschscholtz)		3			5	8
	<i>Platynus decentis</i> (Say)		5	4			9
	<i>Pterostichus adstrictus</i> Eschscholtz	8	33	42	41	40	164
	<i>Pterostichus brevicornis</i> Kirby	2		4	12	6	24
	<i>Pterostichus pennsylvanicus</i> LeConte				1		1
	<i>Pterostichus punctatissimus</i> (Randall)	25	48	62	53	44	232
	<i>Scaphinotus bilobus</i> (Say)	3	3	5	9		20
	<i>Sericoda obsoleta</i> (say)		1			3	4
	<i>Sericoda quadripunctatum</i> (DeGeer)		1				1
	<i>Sphaeroderus nitidicollis</i> <i>brevoorti</i> LeConte	5	2		2	1	10
	<i>Stereocerus haematopus</i> Dejean	4	20	15	33	15	87
	<i>Syntomus americanus</i> Dejean				2	2	4
	<i>Tachyta angulata</i> Casey		1		1	1	3
	<i>Trechus apicalis</i> Motschulsky		3	1		1	5

Famille	Taxons	Témoïn	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
	<i>Trechus crassiscapus</i> Lindroth	4	5	3	1	5	18
	<i>Trechus rubens</i> (Fabricius)		1		3	7	11
Cerambycidae	<i>Acmaeops p. proteus</i> (Kirby)		3	3	6	4	16
	<i>Acmaeops pratensis</i> (Laicharting)				1	1	2
	<i>Evodinus m. monticola</i> (Randal)		1			1	2
	<i>Judolia m. montivagans</i> (Couper)	1	1				2
	<i>Monochamus s. scutellatus</i> (Say)	1	1	2	3	1	8
	<i>Neoclytus l. leucozonus</i> (Castelneau & Gory)		1			1	2
	<i>Pogonocherus penicillatus</i> LeConte		2	2		1	5
	<i>Pygoleptura n. nigrella</i> (Say)		2	5	3	4	14
	<i>Rhagium inquisitor</i> (Linnaeus)		2	4	3	2	11
	<i>Tetropium cinnamopterum</i> Kirby	1	1	1	3	1	7
	<i>Trachysida aspera</i> <i>brevifrons</i> (Howden)					3	3
	<i>Trachysida mutabilis</i> (Newman)			1	1		2
	<i>Xestoleptura tibialis</i> (LeConte)		1		2	1	4
	<i>Xylotrechus undulatus</i> (Say)		1		2		3
Cerylonidae	<i>Cerylon castaneum</i> Say	8	8	6	2		24
	<i>Cerylon unicolor</i> (Ziegler)		1				1
Chrysomelidae	<i>Altica corni</i> Woods				1		1
	<i>Neocrepidodera robusta</i> (Leconte)			1		3	4
	<i>Syneta pilosa</i> Brown	2	3	7	11	8	31
Ciidae	<i>Cis americanus</i> Mannerheim	1					1
	<i>Cis creberrimus</i> Mellié		2	3	4	1	10
	<i>Cis sp.</i> Latreille				1		1
	<i>Cis striolatus</i> Casey		2	4	3	8	17
	<i>Dolichocis manitoba</i> Dury		1	3		3	7

Famille	Taxons	Témoin	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
	<i>Orthocis punctatus</i> (Mellié)	2	1	8	1		12
Clambidae	<i>Clambus howdeni</i> Endrody-Younga	2	1		1		4
	<i>Clambus pubescens</i> Redtenbacher		2				2
Cleridae	<i>Thanasimus dubius</i> (Fabricius)		2		1		3
	<i>Thanasimus u. nubilus</i> (Say)		9	2	12	14	37
	<i>Thanasimus u. undatulus</i> (Say)	1	4	2	1	3	11
	<i>Zenodosus sanguineus</i> (Say)	13	16	12	2		43
Coccinellidae	<i>Mulsantina hudsonica</i> (Casey)		1				1
	<i>Scymnus puncticollis</i> LeConte					1	1
Colydiidae	<i>Lasconotus borealis</i> Horn	4	7	3	1		15
Corylophidae	<i>Clypastraea fusca</i> (Harold)	1	19	9	28	29	86
	<i>Orthoperus glaber</i> LeConte	1		2			3
Cryptophagidae	<i>Antherophagus ochraceus</i> Zimmermann		2	1			3
	<i>Antherophagus pallidivestis</i> Casey			1		1	2
	<i>Atomaria sp.</i> Stephens	171	149	191	147	136	794
	<i>Caenoscelis basalis</i> Casey				378		378
	<i>Caenoscelis ferruginea</i> (C.R.Sahlberg)		1	1	5		7
	<i>Cryptophagus difficilis</i> Casey	1			7	5	13
	<i>Cryptophagus pilosus</i> Gyllenhal				1		1
	<i>Cryptophagus prob. confertus</i> Casey				1		1
	<i>Cryptophagus prob. dentatus</i> (Herbst)				1		1
	<i>Cryptophagus setulosus</i> Sturm	1	1	1			3
<i>Cryptophagus sp.</i> Herbst	15	14	24	2	6	61	

Famille	Taxons	Témoïn	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
	<i>Cryptophagus subfumatus</i> Kraatz	23	4	4		2	33
	<i>Cryptophagus varus</i> Woodroffe & Coombs	1					1
	<i>Henoticus mycetoecus</i> Park		1			1	2
	<i>Henoticus serratus</i> (Gyllenhal)	1					1
	<i>Henotiderus obesulus</i> (Casey)		1	3			4
	<i>Pteryngium crenatum</i> (Gyllenhal)			3	2		5
Cucujidae	<i>Pediacus fuscus</i> Erichson		1	1	4	11	17
Curculionidae	<i>Hylobius congener</i> Dalla Torre,Schenkling,Marshal	2	31	24	39	29	125
	<i>Hylobius warreni</i> Wood		7	3	2	5	17
	<i>Pissodes affinis</i> Randall		4	4	2	5	15
	<i>Pissodes nemorensisi</i> Germar					1	1
	<i>Pissodes rotundatus</i> LeConte					1	1
	<i>Pissodes strobi</i> (Peck)	3	1	1	1		6
	<i>Rhyncolus brunneus</i> Mannerheim			1	2		3
	<i>Rhyncolus macrops</i> Buchanan	3	9	9	9	5	35
Curculionidae: Scolytinae	<i>Cryphalus ruficollis</i> Hopkins	2	5	1			8
	<i>Crypturgus borealis</i> Swaine	1	13	4		2	20
	<i>Dendroctonus rufipennis</i> (Kirby)	1	5		3	1	10
	<i>Dryocoetes affaber</i> (Mannerheim)	8	125	26	10	1	170
	<i>Dryocoetes autographus</i> (Ratzeburg)	96	110	160	111	105	582
	<i>Dryocoetes betulae</i> Hopkins	33	47	33	9	4	126
	<i>Ips latidens</i> (LeConte)	1		1			2
	<i>Ips pini</i> (say)	1	1				2
	<i>Orthotomicus caelatus</i> (Eichhoff)		6	2	6	3	17
	<i>Pityokteines sparsus</i> (Leconte)	4	39	18	18	17	96
	<i>Pityophthorus sp.</i> Eichhoff	6	11	16	12	8	53

Famille	Taxons	Témoïn	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
	<i>Polygraphus rufipennis</i> (Kirby)	88	449	127	91	117	872
	<i>Scierus annectans</i> LeConte	5	2	2	3		12
	<i>Scolytus piceae</i> (Swaine)		2	1		2	5
	<i>Trypodendron lineatum</i> (Olivier)	135	864	130	59	14	1202
Dermestidae	<i>Dermestes maculatus</i> DeGeer				1		1
Dytiscidae	<i>Agabus Leptapsis</i> (LeConte)					2	2
	<i>Agabus phaeopterus</i> (Kirby)					1	1
	<i>Agabus sp.</i> Leach				1		1
	<i>Hydroporus sp.</i> Clairville				1	3	4
	<i>Neoscutopterus angustus</i> (LeConte)		2			1	3
Elateridae	<i>Agriotella debilis</i> (LeConte)	9	6	13	11	16	55
	<i>Agriotes limosus</i> (LeConte)			1	4	10	15
	<i>Ampedus apicatus</i> (Say)	1	1		1	1	4
	<i>Ampedus evansi</i> Brown					1	1
	<i>Ampedus fuscus</i> (LeConte)	2			1	1	4
	<i>Ampedus laurentinus</i> Brown				1		1
	<i>Ampedus luctuosus</i> (LeConte)			1		1	2
	<i>Ampedus mixtus</i> (Herbst)	8	3	4	11	6	32
	<i>Ampedus prob. nigrinus</i> (Herbst)	5	4	13	16	43	81
	<i>Ampedus quebecensis</i> Brown				1	2	3
	<i>Ampedus sp.</i> [deletus (LeConte)]		1				1
	<i>Corymbitodes elongaticollis</i> (Hamilton)			2	1		3
	<i>Ctenicera kendalli</i> (Kirby)		1		1		2
	<i>Ctenicera resplendens aeraria</i> (Randall)		2		3	2	7
	<i>Denticollis denticornis</i> (Kirby)	2	2	3			7
	<i>Eanus decoratus</i> (Mannerheim)	12	20	18	21	26	97
	<i>Eanus estriatus</i> (LeConte)	3	4	3	4	5	19
	<i>Eanus maculipennis</i> LeConte	3		4	2	1	10
	<i>Hypnoidus abbreviatus</i> (Say)				1		1

Famille	Taxons	Témoïn	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
	<i>Hypnoidus bicolor</i> (Eschs.)					1	1
	<i>Liotrichus spinosus</i> (LeConte)	6	20	13	9	11	59
	<i>Neohypdonus tumescens</i> (LeConte)					1	1
	<i>Prosternon medianum</i> (Germar)					1	1
	<i>Pseudanostirus ochreipennis</i> (LeConte)			1	2	2	5
	<i>Pseudanostirus triundulatus</i> (Randall)	62	52	77	367	384	942
	<i>Pseudanostirus watsoni</i> (Brown)	4	3	2	1	2	12
	<i>Sericus incongruus</i> (LeConte)		1	3	8	14	26
	<i>Setasomus aratus</i> (LeConte)					1	1
	<i>Setasomus nitidulus</i> (LeConte)				1	4	5
	<i>Sylvanelater mendax</i> (Leconte)				1		1
Endomychidae	<i>Phymaphora pulchella</i> Newman	7		1			8
Erotylidae	<i>Triplax thoracica</i> Say	1	1		2		4
Eucinetidae	<i>Eucinetus punctulatus</i> LeConte	1	1			2	4
	<i>Eucinetus testaceus</i> LeConte	2		2			4
Eucnemidae	<i>Epiphanis cornutus</i> Eschscholtz	2	6	4	3	2	17
Histeridae	<i>Hister furtivus</i> LeConte				1		1
	<i>Paromalus teres</i> LeConte		2				2
	<i>Platysoma coarctatum</i> LeConte		1				1
Hydrophilidae	<i>Cercyon assecla</i> Smetana				3		3
	<i>Cercyon versicolor</i> Smetana				1		1
	<i>Cymbiodyta vindicata</i> Fall		1		3	5	9
	<i>Hydrobius fuscipes</i> (Linné)		1	1	1	8	11

Famille	Taxons	Témoïn	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
Laemophloeidae	<i>Laemophloeus biguttatus</i> (Say)	4		2	1	3	10
Lampyridae	<i>Ellychnia corrusca</i> (Linné)		4	10	11	6	31
Lathridiidae	<i>Cartodere constricta</i> (Gyllenhal)		17	12	19	16	64
	<i>Corticaria sp.</i> Marsham	211	352	535	267	247	1612
	<i>Corticarina cavicolis</i> (Mannerheim)				4	2	6
	<i>Corticaria gibbosa</i> (Herbst)	9	7				16
	<i>Enicmus tenuicornis</i> LeConte	24	13	18	3	1	59
	<i>Lathridius sp.</i> Herbst	10	5	16	8	6	45
	<i>Melanophthalma sp.</i> Motschulsky	2	1				3
	<i>Stephostethus breviclavis</i> (Fall)		4	3		2	9
Leiodidae	<i>Agathidium aristerum</i> Wheeler & Miller				1		1
	<i>Agathidium atronitens</i> Fall			4			4
	<i>Agathidium fawcettae</i> Miller & Wheeler	5	10	10	10	7	42
	<i>Agathidium mollinum</i> Fall			1	1		2
	<i>Agathidium prob. virile</i> Fall	8	2	8	9		27
	<i>Agathidium pulchrum</i> LeConte			1			1
	<i>Agathidium repentinum</i> Horn		2	2	12	8	24
	<i>Agathidium rusticum</i> Fall		1			2	3
	<i>Agathidium sp.</i> Panzer		1				1
	<i>Anisotoma globososa</i> Hatch	1	2	5	5	1	14
	<i>Anisotoma inops</i> W. J. Brown	3	1	1			5
	<i>Catops americanus</i> Hatch	1		3		1	5
	<i>Catops basilaris</i> Say	2	152	59	226	44	483
	<i>Catops paramERICANUS</i> Peck & Cook	4	3	4	6		17
	<i>Catops simplex</i> Say				1		1
	<i>Colon magnicolle</i> Mannerheim			1	1		2
	<i>Leiodes sp.</i> Latreille		17	14	16	16	63

Famille	Taxons	Témoign	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
	<i>Leiodes valida</i> (Horn)			1	1	2	4
	<i>Sciodreporoides terminans</i> (LeConte)		9	11	20	3	43
Lycidae	<i>Dictyopectera aurora</i> (Herbst)	3	2	3	1	14	23
Lymexylidae	<i>Elateroides lugubris</i> (Say)	2			1		3
Melandryidae	<i>Emmesa connectens</i> Newman		4	5	6	4	19
	<i>Hallomenus binotatus</i> (Quensel)			1			1
	<i>Hallomenus serricornis</i> LeConte		1				1
	<i>Hypulus simulator</i> (Newman)		1				1
	<i>Orchesia cultriformis</i> Laliberté			1			1
	<i>Serropalpus coxalis</i> Mank	1		1		1	3
	<i>Serropalpus substriatus</i> Haldeman	9	14	8	4	2	37
	<i>Xylita laevigata</i> (Hellenius)	1	8	2	34	45	90
	<i>Xylita livida</i> (C. R. Sahlberg)		5	3	4	2	14
	<i>Zilora hispida</i> Leconte	1					1
Monotomidae	<i>Rhizophagus b. brunneus</i> Horn	1	4				5
	<i>Rhizophagus dimidiatus</i> Mannerheim	1640	1470	1186	242	111	4649
	<i>Rhizophagus remotus</i> LeConte	4		4	2		10
Mordellidae	<i>Mordellaria borealis</i> (LeConte)	2	11	15	5	6	39
Nitidulidae	<i>Colopterus truncatus</i> (Rand.)				1		1
	<i>Epuraea avara</i> (Randall)	1	3	2		2	8
	<i>Epuraea boreades</i> Parsons	6	8	8	2	3	27
	<i>Epuraea labilis</i> Erichson	1					1
	<i>Epuraea linearis</i> Maklin	2	8	6	2	3	21
	<i>Epuraea obtusicollis</i> Reitter				1		1
	<i>Epuraea parsonsi</i> Connell	22	13	15	10	12	72
	<i>Epuraea planulata</i> Erichson	1214	800	1093	348	253	3708

Famille	Taxons	Témoïn	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
	<i>Eपुरaea populi</i> Dodge		1				1
	<i>Eपुरaea rufida</i> (Melsheimer)			2			2
	<i>Eपुरaea sp.</i> Erichson			1			1
	<i>Eपुरaea terminalis</i> Mannerheim	3	13	7	14	4	41
	<i>Eपुरaea truncatella</i> Mannerheim	39	58	66	86	67	316
	<i>Glischrochilus sanguinolentus</i> (Olivier)	38	41	31	7	1	118
	<i>Glischrochilus siepmanni</i> W. J. Brown					1	1
	<i>Glischrochilus vittatus</i> (Say)		1	1	2	2	6
	<i>Thalycra concolor</i> (LeConte)	1	1	1	1		4
Ptiliidae	<i>Acrotrichis sp.</i> Motschulsky	8	12	16	17	16	69
	<i>Pteryx sp.</i> Matthews	4	6	1	2	3	16
	<i>Ptiliolum sp.</i> Flach	171	279	202	99	112	863
	<i>Ptinella sp.</i> Motschulsky	3		1			4
Pythidae	<i>Pytho niger</i> Kirby		2	3			5
Salpingidae	<i>Rhinosimus viridiaeneus</i> (LeConte)	3	1	4	1	2	11
	<i>Sphaeriestes virescens</i> Randall		1		6	16	23
Scirtidae	<i>Cyphon confusus</i> W. J. Brown				1		1
	<i>Cyphon modestus</i> (LeConte)					1	1
	<i>Cyphon nobulosus</i> Paykull				1		1
	<i>Cyphon variabilis</i> (Thunberg)			1	3	5	9
Scraptiidae	<i>Canifa pallipes</i> (Melsheimer)	1	4	4		1	10
	<i>Canifa pusilla</i> (Haldeman)	1	1				2
Scydmaenidae	<i>Brachycephis pubipennis</i> (Casey)	11	6	14	2	3	36
	<i>Eutheia americana</i> Casey				1		1
	<i>Neuraphes sp.</i> Thomson	2	4	5		3	14

Famille	Taxons	Témoïn	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
	<i>Parascydmus corpusculus</i> (Casey)	10	33	44	47	46	180
	Prob. <i>Stenichmus</i> sp. Thomson					1	1
	<i>Stenichmus turbatus</i> (Casey)	29	13	26	9	7	84
	<i>Veraphis</i> sp. Casey				1		1
Silvanidae	<i>Dendrophagus cygnaei</i> Mannerheim	2	5	4	1		12
	<i>Silvanus bidentatus</i> (Fabricius)	22	18	11	3	1	55
Silphidae	<i>Nicrophorus defodiens</i> Mann	1	36	47	218	36	338
	<i>Nicrophorus investigator</i> Zetterstedt				13	2	15
	<i>Nicrophorus Sayi</i> Laporte de Castelnau					1	1
	<i>Nicrophorus vespilloides</i> Herbst				12	4	16
Staphylinidae	<i>Acidota crenata</i> (Fabricius)				1	2	3
	<i>Acidota quadrata</i> (Zetterstedt)	20	36	21	8	14	99
	<i>Acrotona</i> sp. Thomson	3	2	4	3	11	23
	<i>Aleochara gracilicornis</i> Bernhauer		3	1	4	1	9
	<i>Aleocharinae</i> sp.		1				1
	<i>Aleodorus bilobatus</i> (Say)		1	1	1		3
	<i>Atheta (Alaobia) ventricosa</i> Bernhauer		2	2		1	5
	<i>Atheta (Atheta) graminicola</i> (Gravenhorst)			1		2	3
	<i>Atheta (Datomicra) dadopora</i> Thomson	1	3		5	2	11
	<i>Atheta (Dimetrota) districta</i> Casey	1			1		2
	<i>Atheta (Dimetrota) hampshirensis</i> Casey	3	2	3	4	1	13
	<i>Atheta (Dimetrota) modesta</i> Casey	1					1
	<i>Atheta (Dimetrota) n. regissalmonis</i> Lohse		36	23	20	7	86
	<i>Atheta (Dimetrota) prudhoensis</i> (Lohse)	2	3	2	1		8

Famille	Taxons	Témoïn	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
	<i>Atheta (Dimetrota) pseudomodesta</i> Klimaszewski		2	1	1	3	7
	<i>Atheta (Dimetrota) sp.2</i> Thomson	468	545	211	272	109	1605
	<i>Atheta (Dimetrota) strigulosa</i> Casey	12	2	1	1		16
	<i>Atheta (Microdota) pennsylvanica</i> Casey				2	1	3
	<i>Atheta (Microdota) sp.3</i> Thomson	2	1	2	1		6
	<i>Atheta (Microdota) sp.4</i> Thomson		1				1
	<i>Atheta (Pseudota) sp.5</i> Thomson		1		3	1	5
	<i>Atheta (Pseudota?) sp.6</i> Thomson	6	14	9	9	6	44
	<i>Atheta klagesi</i> Bernhauer	14	12	13	14	6	59
	<i>Atheta remulsa</i> Casey	4	1	3	2		10
	<i>Atheta sp.</i> Thomson	4	7	5	2	7	25
	<i>Athetini sp.7</i>	7	3	4	1	3	18
	<i>Atrecus macrocephalus</i> (Nordmann)	2			1		3
	<i>Baeocera congener</i> Casey			1	1		2
	<i>Baeocera deflexa</i> (Casey)	1	1	1		1	4
	<i>Biblopectus integer</i> (LeConte)				2		2
	<i>Bolitobius sp.</i> Samouelle		1	4	3	2	10
	<i>Brathimus varicornis</i> LeConte		47	2	1	7	57
	<i>Carphacis nepigonensis</i> (Bernhauer)	1	5		1	1	8
	<i>Dinaraea angustula</i> (Gyllenhal)		1				1
	<i>Dinaraea sp.</i> Thomson			1			1
	<i>Dinothenarus capitatus</i> (Bland)		1				1
	<i>Earota dentata</i> (Bernhauer)			2	1		3
	<i>Erichsonius pusio</i> (Horn)				1		1
	<i>Eucnecosum brunescens</i> (J. Sahlberg)	2	4	4	8	11	29
	<i>Eumicrota sp.</i> Casey	2	1	1	1	2	7
	<i>Euplectus sp.</i> Leach	10	9	10	8	6	43

Famille	Taxons	Témoïn	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
	<i>Gabrius microphthalmus</i> (Horn)		3	2	11	1	17
	<i>Gabrius sp.</i> Stephens					1	1
	<i>Gnypeta carbonaria</i> (Mannerheim)			1	1		2
	<i>Gnypeta sp.</i> Thomson		1				1
	<i>Gyrophaena sp.</i> Mannerheim			3	2	8	13
	<i>Heterothops fuscus</i> LeConte			1	1		2
	<i>Heterothops minor</i> Smetana			1		1	2
	<i>Hydrosmecta sp.</i> Thomson	2				2	4
	<i>Hylota ochracea</i> Casey	1		3		1	5
	<i>Ischnosoma fimbriatum</i> Campbell	3	15	14	11	10	53
	<i>Ischnosoma splendidum</i> (Gravenhorst)	2	15	16	8	26	67
	<i>Lathrobium nigrum</i> LeConte				1		1
	<i>Lathrobium washingtoni</i> Casey	2		1		2	5
	<i>Leptusa brevicollis</i> Casey	1			2		3
	<i>Liogluta aloconotoides</i> Lohse	210	209	98	67	17	601
	<i>Liogluta nigropolita</i> Lohse			1			1
	<i>Liogluta sp.</i> Thomson	1	1	1	3	2	8
	<i>Lordithon facilis</i> (Casey)					1	1
	<i>Lordithon fungicola</i> Campbell	5	5	1	5	5	21
	Lordithon scutellaris Camp.	1					1
	<i>Lordithon thoracicus</i> (Fabricius)			1			1
	<i>Lucifotychus testaceus</i> (Casey)				1		1
	<i>Lypoglossa angularis</i> Mäklin	3	4	5	3		15
	<i>Megarthus excisus</i> LeConte	8	4	2	2		16
	<i>Megarthus incisus</i> LeConte	1	1	1		2	5
	<i>Micropeplus laticollis</i> Mäklin	3	1	1			5
	<i>Mocyta breviscula</i> (Mäklin)			1	1	1	3
	<i>Mocyta sp.</i> Mulsant & Rey					2	2
	<i>Mycetoporus americanus</i> Erichson		1		1	1	3

Famille	Taxons	Témoin	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
	<i>Mycetoporus consors</i> LeConte		1			1	2
	<i>Mycetoporus rugosus</i> Hatch		1				1
	<i>Mycetoporus smetanai</i> Campbell	1	8	1	6	6	22
	<i>Myllaena sp.</i> Erichson					1	1
	<i>Nudobius cephalus</i> (Say)		3	6	6	4	19
	<i>Olisthaerus substriatus</i> (Gyllenhal)	2	3	1			6
	<i>Olophrum consimile</i> (Gyllenhal)					1	1
	<i>Olophrum rotundicolle</i> (Sahlberg)	36	52	31	40	38	197
	<i>Omalium foraminosum</i> Mäklin		1	1	1		3
	<i>Omalium rivulare</i> (Paykull)	3	4	2	2		11
	<i>Omalium sp.</i> Gravenhorst		3		1	1	5
	<i>Ontholestes cingulatus</i> Gravenhorst				1		1
	<i>Oxypoda canadensis</i> Klimaszewski	1				1	2
	<i>Oxypoda convergens</i> Casey		3	5	2	4	14
	<i>Oxypoda frigida</i> Bernhauer			1			1
	<i>Oxypoda grandipennis</i> (Casey)	109	18	19	4		150
	<i>Oxypoda hiemalis</i> Casey				1		1
	<i>Oxypoda lacustris</i> Casey			1	1	1	3
	<i>Oxypoda orbicollis</i> Casey					1	1
	<i>Oxypoda sp.</i> Mannerheim		2	1			3
	<i>Philonthus concinnus</i> (Gra.)				2		2
	<i>Philonthus politus</i> (Linnaeus)				3		3
	<i>Philonthus pseudolus</i> Smetana		3	1	7	1	12
	<i>Philonthus validus</i> Casey		1	1	7	2	11
	<i>Phloeonomus laesicollis</i> (Mäklin)	3	1	3			7
	<i>Phloeopora sp.</i> Erichson	2	8	2		1	13
	<i>Phloeostiba lapponica</i> (Zetterstedt)	58	189	164	244	168	823
	<i>Phyllodrepa sp.</i> Thomson	1					1
	<i>Placusa incompleta</i> Sjöberg	1	7	4	2		14

Famille	Taxons	Témoïn	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
	<i>Placusa pseudosuecica</i> Klimaszewski	1		2			3
	<i>Placusa tachyporoides</i> (Waltl)	30	39	32	14	5	120
	<i>Placusa tacomae</i> Casey				1		1
	<i>Placusa vaga</i> Casey	7	27	15	4	8	61
	<i>Proteinus</i> sp. Latreille	141	69	58	25	15	308
	<i>Pselaphus bellax</i> Casey.		3		2	2	7
	<i>Quedius brunnipennis</i> Mannerheim	15	15	16	10	8	64
	<i>Quedius capucinus</i> (Gravenhorst)	1		1		1	3
	<i>Quedius densiventris</i> (Casey)	1	1	2	1		5
	<i>Quedius frigidus</i> Smetana	18	27	12	7	15	79
	<i>Quedius fulvicollis</i> (Stephens)	2	4	4	1	1	12
	<i>Quedius labradorensis</i> Smetana	6	6	11	1	5	29
	<i>Quedius mesomelinus</i> (Marsham)					1	1
	<i>Quedius plagiatus</i> Mannerheim	68	64	63	36	10	241
	<i>Quedius rusticus</i> Smetana	8	16	17	3		44
	<i>Quedius</i> sp. Stephens			1			1
	<i>Reichenbachia</i> sp. Leach		2				2
	<i>Reichenbachia spatulifer</i> Casey			1			1
	<i>Scaphium castanipes</i> (Kirby)		1				1
	<i>Schistoglossa</i> sp. Kraatz		1		1	1	3
	<i>Seeversiella globicollis</i> (Bernhauer)				1		1
	<i>Sepedophilus littoreus</i> (Linnaeus)		1				1
	<i>Siagonum stacecmithi</i> Hatch			2			2
	<i>Stenus</i> sp. Latreille	2	5	3	4	3	17
	<i>Syntomium grahami</i> Hatch	1	1	11	2	6	21
	<i>Tachinus basalis</i> Erichson				5		5
	<i>Tachinus elongatus</i> Gyllenhal	2	7	9	12	6	36
	<i>Tachinus frigidus</i> Erichson	72	65	63	129	11	340
	<i>Tachinus luridus</i> Erichson		1	1			2

Famille	Taxons	Témoïn	SCtemp.	SCperm.	CPPTM	CPRS	Total
	<i>Tachinus quebecensis</i> Robert	1					1
	<i>Tachyporus borealis</i> Campbell					1	1
	<i>Trichophya pilicornis</i> (Gyllenhal)		1				1
	<i>Tympanophorus puncticollis</i> (Erichson)					1	1
	<i>Xantholini</i> sp.			1			1
	<i>Zyras obliquus</i> Casey				1		1
Stenotrachelidae	<i>Cephalon unguare</i> LeConte		1		1		2
	<i>Stenotrachelus aeneus</i> (Fabricius)				1		1
Tenebrionidae	<i>Corticeus praetermissus</i> (Fall)		1				1
Tetratomidae	<i>Tetratoma tessalata</i> (Melsheimer)	1					1
	<i>Tetratoma variegata</i> Casey	5	1	1	4	2	13
Trogossitidae	<i>Ostoma ferruginea</i> (Linné)					1	1
	<i>Thymalus marginicollis</i> Chevrolat	1	2	2		1	6
Zopheridae	<i>Phellopsis obcordata</i> (Kirby)				1	1	2
Total général		5815	7477	5862	4653	3099	26906