

OLIVIER NORVEZ

IMPACTS DE DIFFÉRENTS SCÉNARIOS SYLVICOLES SUR LA
DIVERSITÉ DES COLÉOPTÈRES DANS LA SAPINIÈRE À BOULEAU
BLANC, 20 ANS APRÈS PERTURBATIONS

Mémoire présenté
à la Faculté des études supérieures et postdoctorales 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

2011

Résumé

Nous avons comparé trois scénarios sylvicoles pratiqués il y a 20 ans dans la sapinière à bouleau blanc, après une coupe de récupération de peuplements sévèrement endommagés par la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Le dispositif se situait dans la réserve faunique des Laurentides et dans le Parc national de la Jacques-Cartier. Un total de 3124 coléoptères a été capturé à l'aide de pièges à impact, dont 168 espèces saproxyliques (dépendant du bois mort ou moribond) et 98 non-saproxyliques. Malgré des volumes de bois mort au sol relativement importants (46m³/ha) dans les peuplements aménagés, les assemblages de coléoptères saproxyliques différaient entre les sites récupérés et non récupérés, même si l'abondance et la richesse spécifique étaient semblables. Des différences peu importantes ont été observées entre les trois scénarios sylvicoles. Vingt ans plus tard, la coupe de récupération apparaît toujours comme l'élément perturbateur ayant entraîné les plus grands changements dans le biotope.

Abstract

We compared three silvicultural scenarios implemented 20 years ago after salvage logging of severely damaged balsam fir/white birch stands by the spruce budworm. The study area was located in the réserve faunique des Laurentides and Parc national de La Jacques-Cartier. Overall, 3124 beetles were captured with impact traps, 168 species being saproxylic (dependent of dead wood or moribund trees) and 98 non-saproxylic. Despite the relatively high amounts of down dead wood (46m³/ha) found in managed stands, saproxylic beetle assemblages differed among salvaged and non salvaged stands, even if beetle abundance and richness were similar. Slight differences were observed between the three silvicultural scenarios but 20 years later, salvage logging still appears as the disturbance element that brought the most important changes into the biotope.

Avant-Propos

Ce mémoire de maîtrise s'intègre dans un plus vaste projet de recherche (financé par le FQRNT) dans le cadre duquel trois autres étudiants ont travaillé : Pamela Garcia-Cournoyer a étudié les micro-mammifères et les lièvres, Claude Lefrançois a étudié les oiseaux et Daniel Chalifour a caractérisé la végétation.

Le chapitre principal est rédigé sous la forme d'un article scientifique qui met l'emphase sur la comparaison des relations entre les perturbations d'origine humaine (pratiques forestières) ou naturelles (épidémie d'insectes) et les communautés de coléoptères, principalement les espèces saproxyliques, et ce dans un horizon temporel à moyen terme. Je suis l'auteur principal, les auteurs secondaires étant les directeurs de recherche qui m'ont encadré au cours des trois dernières années. Ce manuscrit sera soumis à une revue scientifique internationale d'écologie et/ou de conservation de la biodiversité.

Cette maîtrise en sciences forestières était d'un point de vue personnel et scientifique un véritable « challenge » dans la mesure où la forêt et les insectes m'étaient à l'époque quasiment inconnus. Cela m'a aussi permis de concrétiser un souhait qui m'était cher, celui de développer un projet scientifique de A à Z, partant de l'échantillonnage en forêt boréale jusqu'au dépôt du dit manuscrit en passant par l'analyse des données et leur interprétation.

Remerciements

Je voudrais remercier sincèrement les nombreuses personnes qui m'ont encouragées, guidées, conseillées au cours de ces trois dernières années, sans elles le chemin aurait été plus fastidieux et de ce fait à bien des égards beaucoup moins plaisant!

Ainsi un grand merci, aux différents membres des laboratoires EcoDIF, d'aménagement intégré, et d'entomologie forestière, pour leurs infatigables motivations scientifiques et leur persévérance dans les soirées (tardives), particulièrement: Ermias T. Azeria, Francis Bélanger, Sébastien Bélanger, Mathieu Bélanger-Morin, Richard Berthiaume, Orphé Bichet, Jonathan Boucher, Pierre-Marc Brousseau, Daniel Chalifour, Yves Dubuc, Martin Charest, Mélanie Couture, Francis Desjardins, Éric Domaine, Cyril Forchelet, Olivier Jeffrey, Jean-Phillipe Légaré, Simon Legault, Coralie Lenne, et Louis-Phillippe Ménard (tu as les meilleures blagues non-conformistes!).

Une attention particulière... à mes proches : mes parents, mon frère, et mes amis, sans vous, je ne serais jamais arrivé ici, merci infiniment !!!; À mes coloc' pour les nombreux souvenirs inoubliables Stéphane, Marie-Jeanne, Pauline, Andrée-Anne, et Lise; À Marie-Michelle pour son soutien moral, et ses excellents lunches! À Mathias et Isabelle pour les soirées passées en votre compagnie à discuter de sujets tous aussi passionnants les uns que les autres, le tout agrémenté de découvertes musicales! Au Professeur André Francoeur pour m'avoir généreusement ouvert et introduit au monde passionnant des fourmis; Au Professeur Michel Loreau, sa visite dans le labo m'a réellement permis d'apprécier comme il se doit la valeur de la biodiversité; À Ermias pour m'avoir guidé scientifiquement à travers de nouveaux concepts d'écologie fondamentale et/ou appliquée, et aux outils statistiques. En ce sens, je remercie aussi Jonathan pour les nombreuses fois où il m'a aidé à faire mon chemin dans le « monde merveilleux des stats »! À Georges Pelletier, pour m'avoir initié à la taxonomie des coléoptères; et à Francis (où comment combiner travail et plaisir, merci!!!), Daniel, Coralie, Yves et Andrée Rousseau pour leurs précieuses aides techniques durant le terrain ou en labo!

Enfin, merci à mes directeurs, Louis et Christian de m'avoir laissé une certaine autonomie intellectuelle tout en me recadrant à plusieurs reprises pour ne pas perdre le fil conducteur. Vos conseils en aménagement forestier ou en entomologie forestière m'ont été d'une aide très appréciable et précieuse pour le processus de cette maîtrise!

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	ii
Avant-Propos.....	iii
Remerciements.....	iv
Table des matières.....	v
Liste des tableaux.....	vi
Liste des figures.....	vii
Liste des annexes.....	viii
Introduction.....	1
Contexte historique de l'aménagement forestier.....	1
Perturbations, naturalité et attributs clés.....	3
Modèles biologiques.....	4
Écosystème étudié.....	5
Traitements sylvicoles et perturbations :.....	7
Chapitre principal: Beetle diversity in boreal balsam fir stands: mid-term impact of anthropogenic vs natural disturbances.....	11
Abstract.....	12
Introduction.....	14
Materials and methods.....	16
<i>Study area</i>	16
<i>Silvicultural scenarios and experimental design</i>	17
<i>Insect sampling</i>	18
<i>Forest structure</i>	18
<i>Statistical analysis</i>	19
Results.....	23
<i>Abundance and species richness</i>	23
<i>β-diversity of beetle communities</i>	23
<i>Disturbance effects on forest structure</i>	24
<i>Beetle communities vs habitat attributes</i>	25
<i>Indicator species analysis</i>	26
Discussion.....	27
<i>Beetle community patterns</i>	27
<i>Mid-term post-disturbance effects</i>	29
<i>Implications for ecological management</i>	30
Acknowledgment.....	31
References Cited :.....	32
Conclusion.....	45
Assemblages des coléoptères.....	46
Le bois mort, source de vie.....	46
Implications forestières et recommandations.....	48
Bibliographie.....	50
Annexes :.....	54

Liste des tableaux

Table 1. Average (\pm sd) abundance and species richness of saproxylic and non-saproxylic beetles in each treatment.....	38
Table 2. Average (\pm sd) values for each environmental attribute measured in each treatment.	38
Table 3. Beetle species significantly associated with a treatment or a combination of treatments, using the <i>Multipatt</i> procedure and the function <i>r</i> . For each species, the habitat combination that obtained the highest correlation is indicated, the value of the correlation (<i>Phi</i>), and the statistical significance of the association (<i>p</i>) The total number of individuals caught in each treatment is also provided, with numbers in bold indicating in which treatment(s) the taxon was dominant.	39

Liste des figures

- Figure 1.** Photographie représentant un débris ligneux (une souche) en état de décomposition avancé..... 4
- Figure 2.** Photographie représentant le type de mosaïque forestière rencontrée dans la réserve faunique des Laurentides..... 7
- Figure 3.** Représentation schématique du dispositif aléatoire installé dans le Parc national de la Jacques-Cartier (référence naturelle TBE (ou SBW cf. chapitre principal) et dans la réserve faunique des Laurentides (RN/NR, EPC/PCT, EPN/BSP)..... 10
- Figure 4.** Study area and distribution of the Eastern balsam fir-white birch boreal forest (hereinafter BF/WB), near Québec city, Canada. Black circles represent the sampling sites. 37
- Figure 5.** Schematic representation of plot sampling design in a stand. 37
- Figure 6.** Individual-based rarefaction curves for saproxylic beetles (a) and non-saproxylic beetles (b). SBW : spruce budworm outbreak, NR : natural regeneration, PCT : pre-commercial thinning, BSP : black spruce plantation. 40
- Figure 7.** Ordination biplot of a principal coordinate analysis (PCoA) for saproxylic beetles using Jaccard dissimilarity matrix from each treatment (a) $F=0.42$; $N_{perm}=999$; $p_{perm}=0.741$, with an average distance to centroids NR: 0.4268, PCT: 0.4656, BSP: 0.4549, SBW : 0.4305 and (b) from salvaged vs unsalvaged stands ($F=4.38$; $N_{perm}=999$; $p_{perm}=0.048^*$). The ellipses represent the 95% confidence intervals. Statistical tests comparing assemblages were done using BETADISPER procedure for R. SBW : spruce budworm outbreak, NR : natural regeneration, PCT : pre-commercial thinning, BSP : black spruce plantation. Salvaged stands are in grey to facilitate interpretation. 41
- Figure 8.** Ordination biplot of a principal coordinate analysis (PCoA) for non-saproxylic beetles using Jaccard dissimilarity matrix from each treatment (a) $F=1.04$; $N_{perm}=999$; $p_{perm}=0.421$, with an average distance to centroids NR: 0.4960, PCT: 0.4755, BSP: 0.4777, SBW : 0.4472 and (b) from salvaged vs unsalvaged stands ($F=8.29$ $N_{perm}=999$; $p_{perm}=0.01^{**}$). The ellipses represent the 95% confidence intervals. Statistical tests comparing assemblages were done using BETADISPER procedure for R. SBW : spruce budworm outbreak, NR : natural regeneration, PCT : pre-commercial thinning, BSP : black spruce plantation. Salvaged stands are in grey to facilitate interpretation. 42
- Figure 9.** Ordination biplot of a principal coordinate analysis (PCoA) for environmental variables (canopy openness, basal area of trees, basal area of saplings, species richness of saplings, cover of understory vegetation, basal area of stumps and DDW volume) using Bray-Curtis dissimilarity matrix from each treatment $F=3.34$; $N_{perm}=999$; $p_{perm}=0.043^*$, with an average distance to centroids NR: 0.0807, PCT: 0.0817, BSP: 0.0524, SBW : 0.1105. Statistical tests comparing assemblages were done using BETADISPER procedure for R. SBW : spruce budworm outbreak, NR : natural regeneration, PCT : pre-commercial thinning, BSP : black spruce plantation..... 43
- Figure 10.** RDA ordination of (a) saproxylic beetles - $F=1.99$, $p_{perm}=0.001^{***}$, $N_{perm}=999$ permutations - and (b) non-saproxylic beetles - $F=1.06$, $p_{perm}=0.357$, $N_{perm}=999$ permutations - (only species with $n \geq 6$ were used, with a Hellinger transformation). Species are in red and the environmental variables in blue with arrows. SBW : spruce budworm outbreak, NR : natural regeneration, PCT : pre-commercial thinning, BSP : black spruce plantation..... 44

Liste des annexes

Annexe A. Carte des sites situés dans la forêt Montmorency ainsi que dans la réserve faunique des Laurentides.	54
Annexe B. Carte des sites témoins dans le parc national de La Jacques-Cartier.	54
Annexe C. Photographie d'un piège à impact multidirectionnel, © Olivier Norvez.	55
Annexe D. Classes de Hunter des stades de décomposition des débris ligneux, utilisées lors de l'inventaire des débris ligneux.	56
Annexe E. Liste des taxons échantillonnés à l'aide d'un piège à impact et leur abondance dans différents types de perturbations (SBW, NR, PCT et BSP), toutes répétées cinq fois. Les espèces suivies d'une étoile (*) sont considérées comme étant saproxyliques.	57

Introduction

Contexte historique de l'aménagement forestier

Depuis de nombreuses années, on observe un important changement dans la composition et la richesse spécifique de plusieurs biomes terrestres et marins, causé principalement par les activités humaines. Ces changements altèrent notamment les différents processus écologiques mais aussi la résilience des écosystèmes face aux différentes perturbations naturelles et/ou anthropiques (Chapin Iii *et al.*, 2000; Fahrig, 2003; Loreau, 2009; Loreau *et al.*, 2001). La forêt boréale – un des plus grand biome terrestre avec quelques 14 millions de km² - n'est pas épargnée par ces changements et apparait perturbée suite aux pressions humaines exercées au cours des dernières décennies, via la foresterie et ce notamment en Scandinavie, en Russie ainsi qu'en Amérique du Nord (Burton *et al.*, 2006; Esseen *et al.*, 1997).

Cependant, bien avant ce constat unanime, plusieurs initiatives scientifiques avaient eu lieu aussi bien à l'échelle mondiale que nationale. Ces dernières avaient en commun l'objectif de gérer de façon durable les ressources, notamment forestières. Ainsi, la Commission Brundtland en 1987 jetait les bases du concept de développement durable, et la Convention de Rio de Janeiro en 1992, introduisait le terme *biodiversité* sur la place publique. Sur le plan forestier, le processus de Montréal en 1994 et le Conseil canadien des ministres des forêts (CCMF) en 1996 ont quant à eux introduit les notions de critères et d'indicateurs d'aménagement forestier durable. Avec l'émergence des notions de biodiversité et d'aménagement durable, les pratiques forestières ont de ce fait évolué vers des modalités de gestion mieux adaptées à la multifonctionnalité des écosystèmes (CBD 2010), et les différentes demandes qui y sont associées.

Avec l'adoption de la Stratégie de protection des forêts en 1994, le Québec s'engageait alors dans un processus visant à développer de nouvelles approches d'aménagement plus écologiques, basées sur une sylviculture préventive. Ces approches se devaient de répondre aux cinq grands principes de la Stratégie soit, *de maintenir la diversité biologique, de respecter la dynamique naturelle, de tenir compte des stations, de privilégier la régénération naturelle et de réduire la vulnérabilité aux insectes et maladies*. De plus, la Stratégie reposait et repose toujours sur une évaluation à court, moyen et long termes des effets réels des nouvelles pratiques sylvicoles préconisées. De ce fait, une notion plus précise d'un aménagement forestier, plus respectueux de l'environnement, s'est développée au cours des années et récemment, le ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec (Grenon *et al.*, 2010) définissait le principe *d'aménagement écosystémique forestier (AEF)* comme étant :

« une vision écologique appliquée à l'aménagement durable des forêts. Sa mise en oeuvre vise à assurer le maintien de la biodiversité et de la viabilité des écosystèmes en diminuant les écarts entre la forêt aménagée et la forêt jugée naturelle. Elle vise, en même temps, à répondre à des besoins socio-économiques, dans le respect des valeurs sociales liées au milieu forestier. »

Perturbations, naturalité et attributs clés

La conservation de la diversité biologique, via l'émulation des perturbations naturelles ou la diminution de l'écart entre les perturbations naturelles et anthropiques, est au centre du concept d'aménagement écosystémique. Les perturbations naturelles laissent derrière elles une mosaïque d'hétérogénéité spatiale et structurelle (Pickett *et al.*, 1989; Pickett et White, 1985; Sousa, 1984; Turner, 2010) définissant paradoxalement une certaine continuité forestière (Angelstam, 1998). Cette façon d'aborder l'aménagement forestier est utilisée comme filtre brut en Amérique du Nord (Armstrong *et al.*, 2003; Spence, 2001).

L'aménagement écosystémique fait également appel au concept de naturalité. Dans le secteur forestier cette notion correspond à un gradient partant de peuplements intacts (les peuplements les plus naturels, tels que les forêts vierges, anciennes...) vers des peuplements altérés sinon artificialisés par un aménagement intensif (Anderson, 1991; Angermeier, 2000). Il faut ajouter à cela que la naturalité peut et doit être considérée comme une valeur relative dans la mesure où cette dernière est toujours analysée par rapport à un point de référence.

Il s'en suit que pour « maintenir ou restaurer » une certaine naturalité il est utile de se pencher sur des attributs clés pour la conservation de la biodiversité indigène au milieu (Lindenmayer, 1999). Le bois mort fait partie de ces éléments essentiels au bon maintien de la diversité forestière (Esseen *et al.*, 1997). En effet, sa présence dans tous les stades de dégradation, est un attribut caractéristique des forêts régies par une dynamique naturelle (Siitonen, 2001; Siitonen *et al.*, 2000). De plus, par sa structure et ses différents stades de décomposition, il permet d'offrir une multitude de micro-habitats pour les différents organismes et notamment les insectes forestiers (Gibb *et al.*, 2006; Grove, 2002; Niemela,

1997; Stenbacka *et al.*, 2010). Le bois mort apparaît ainsi comme une composante essentielle au maintien d'une diversité entomologique forestière et donc un attribut important à considérer dans un aménagement écosystémique (Fig. 1).



Figure 1. Photographie représentant un débris ligneux (une souche) en état de décomposition avancé.

Modèles biologiques

Afin de mesurer l'état de la biodiversité dans les forêts étudiées, il est utile de se pencher sur des bioindicateurs (Carignan et Villard, 2002; McGeoch, 1998; Noss, 1990). Dans la présente étude, nous nous sommes intéressés aux arthropodes - le groupe dominant des organismes vivants connus sur Terre, en terme de diversité taxonomique -, autrement appelés par l'éminent professeur d'Harvard, Edward O. Wilson (1987) « *the little things that run the world* ». Cette citation illustre pleinement le rôle important de ces organismes dans les différents milieux et dans la régulation des processus écologiques (Kim, 1993; Miller, 1993; Seastedt, 1984; Wilson, 1987). En effet, l'utilisation d'invertébrés comme *bioindicateurs* est pertinente (Dufrière et Legendre, 1997) dans la mesure où ces derniers

sont souvent plus sensibles aux variations du milieu environnant qu'à la prédation, compétition ou parasitisme d'autres organismes (Schoener, 1986). La prédominance des insectes dans le bois mort est ainsi une opportunité d'étudier cette biodiversité indispensable aux forêts via leur dépendance à cet attribut clé. Cette relative dépendance est appelée *saproxylique*. Selon la définition de Speight (1989), un insecte est considéré comme saproxylique *lorsqu'il dépend du bois mort (pour son habitat, son développement, sa nourriture...)* pendant au moins une partie de son cycle vital. De plus, les insectes saproxyliques associés aux débris ligneux participent activement au recyclage de la matière organique (Dajoz, 1998 ; Grove, 2002). Certaines de ces espèces seraient d'ailleurs affectées par la modification des patrons spatiaux et temporels occasionnée par les activités de l'industrie forestière dans la forêt boréale (Jonsell et Nordlander, 2002). Malgré leurs rôles importants, les coléoptères saproxyliques sont peu connus et sous-utilisés comme indice de qualité écologique des peuplements forestiers québécois. En Europe, on expérimente depuis déjà quelques années des approches d'aménagement visant à restaurer la diversité de la faune saproxylique (Gibb *et al.*, 2006; Martikainen et Kaila, 2004; Matveinen-Huju *et al.*, 2006; Stenbacka *et al.*, 2010). Ces différentes mesures ont été prises en réaction au fait que plusieurs espèces de coléoptères saproxyliques étaient sur une liste rouge d'espèces en danger (Jonsell *et al.*, 1998; Tikkanen *et al.*, 2009).

Écosystème étudié

Les différents peuplements forestiers étudiés se situent dans le sous-domaine écologique boréal de la sapinière à bouleau blanc de l'Est (Bélanger, 2001) à 70 km au nord de la ville de Québec (QC), Canada. Le territoire étudié a un relief de nature accidenté (Fig. 2), caractérisé par un plateau d'une altitude d'environ 750 m avec des collines pouvant

atteindre 1000 m (Bélanger, 2001). Le milieu étudié est soumis à un climat froid et très humide. Les températures moyennes annuelles sont de 0,3°C et les précipitations sont connues comme étant parmi les plus importantes de la province, avec 1527 mm (1/3 sous forme de neige) (Environnement Canada, 2010). Par ailleurs, les feux de forêt, souvent considérés comme une des perturbations majeures dans la forêt boréale, y sont très rares, et ce sont les épidémies d'insectes qui agissent comme perturbation principale. Ainsi les peuplements de références ont été affectés par la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE), survenue au Québec. Cette dernière a duré plus de 20 ans et affecté 35 millions d'hectares à son apogée en 1975 (Morin *et al.*, 2008). La TBE est l'un des plus importants insectes défoliateurs en Amérique du Nord avec des flambées récurrentes tous les 30-35 ans et qui se traduisent par la mortalité des arbres après 5-6 ans de défoliation sévère (Blais, 1983; Williams et Liebhold, 2000; Bouchard *et al.*, 2006; Bouchard et Pothier, 2010). Cette importante épidémie apporte ainsi épisodiquement des quantités appréciables de débris ligneux aux peuplements de références.



Figure 2. Photographie représentant le type de mosaïque forestière rencontrée dans la réserve faunique des Laurentides.

Traitements sylvicoles et perturbations :

Trois traitements sylvicoles avec à la base des coupes de récupération (coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS¹) pratiquées il y a 20 ans, ont été comparés à une épidémie sévère de TBE survenue à la même période. Ainsi les trois scénarios sylvicoles étaient une CPRS avec régénération naturelle (RN), une CPRS suivie d'une éclaircie pré-commerciale (EPC²) en 2000, et enfin une CPRS suivie d'un scarifiage³ et d'un reboisement en épinette noire, puis d'un dégagement mécanique à la scie

¹ La CPRS vise à protéger la banque de semis de résineux (surtout du sapin) afin de permettre le retour d'une sapinière suivant le modèle dynamique cyclique qui caractérise la sapinière pré-industrielle (MacLean, 1984).

² Le but de l'EPC dans le cadre de la stratégie forestière est de sélectionner et dégager les jeunes arbres à potentiel commercial

³ Scarifiage : ameublissement du sol pour favoriser la régénération artificielle

débroussailluse (Fig. 3). Les secteurs récoltés étaient localisés principalement dans la réserve faunique des Laurentides, et une partie à la forêt Montmorency (forêt administrée et gérée par l'Université Laval) (voir aussi annexe A). Les peuplements non-récoltés servant de points de références écologiques étaient quant à eux situés dans le Parc national de la Jacques-Cartier à environ 10 km de la forêt Montmorency (voir aussi annexe B). De nombreux changements dans le milieu résultent de telles perturbations (Niemela, 1997) notamment, la luminosité ambiante, l'ouverture verticale et/ou horizontale du peuplement (Lindhe *et al.*, 2005), la quantité et la qualité de bois mort au sol (Grove, 2002; Siitonen, 2001), ou encore la composition spécifique des essences forestières (Grondin et Cimon 2003). Dans la présente étude, les effets les plus directs post-CPRS sont observés au niveau de l'enfeuillement du milieu, c'est-à-dire un passage d'une dominance coniférienne vers des peuplements feuillus (Déry *et al.*, 2000; Grondin et Cimon, 2003). Par ailleurs, l'EPC entraîne une diminution de la compétition intra- et inter-spécifique de la ressource ligneuse, tout en apportant ponctuellement un apport de bois mort au sol (Hartley, 2002). Enfin, le changement d'essence forestière via la plantation d'épinette noire pourrait se faire ressentir sur la composition des espèces saproxyliques comme ce fut le cas dans une étude précédente de Humphrey *et al.* (1999). Toutes ces modifications sont susceptibles d'intervenir dans la répartition et l'abondance spécifique des coléoptères saproxyliques (Niemela, 1997, 1999; Økland *et al.*, 1996).

L'objectif principal de cette étude était donc de caractériser et comparer des peuplements soumis à ces trois scénarios sylvicoles, avec des peuplements non récoltés issus d'une infestation sévère de TBE, et déterminer si ces scénarios s'insèrent dans les

limites naturelles de variabilité d'une perturbation naturelle, concept et condition essentielle d'un aménagement forestier écosystémique.

Afin de répondre spécifiquement à l'objectif de la présente étude, différentes hypothèses de recherche ont été formulées, la première (**H1**) étant qu'une raréfaction du bois mort, générée par la sylviculture dans ce type de milieu, influence la diversité et l'abondance des coléoptères saproxyliques dans la sapinière à bouleau blanc de l'Est. On devrait observer une richesse spécifique de coléoptères saproxyliques plus élevée dans les peuplements non-récoltés. De plus, selon le type de scénarios sylvicoles appliqués aux peuplements, on peut suggérer (**H2**) qu'il y aura un gradient d'altération, et donc de dissimilarité avec les peuplements perturbés naturellement. Ce gradient de dissimilarité résultant de l'intensification des interventions forestières devrait commencer avec la régénération naturelle comme étant la plus proche des peuplements régis par les infestations de TBE, suivi par l'éclaircie pré-commerciale qui par sa fonction première pourrait ressembler à une restauration écologique, et enfin la plantation d'épinettes noires qui devrait être la plus intrusive.

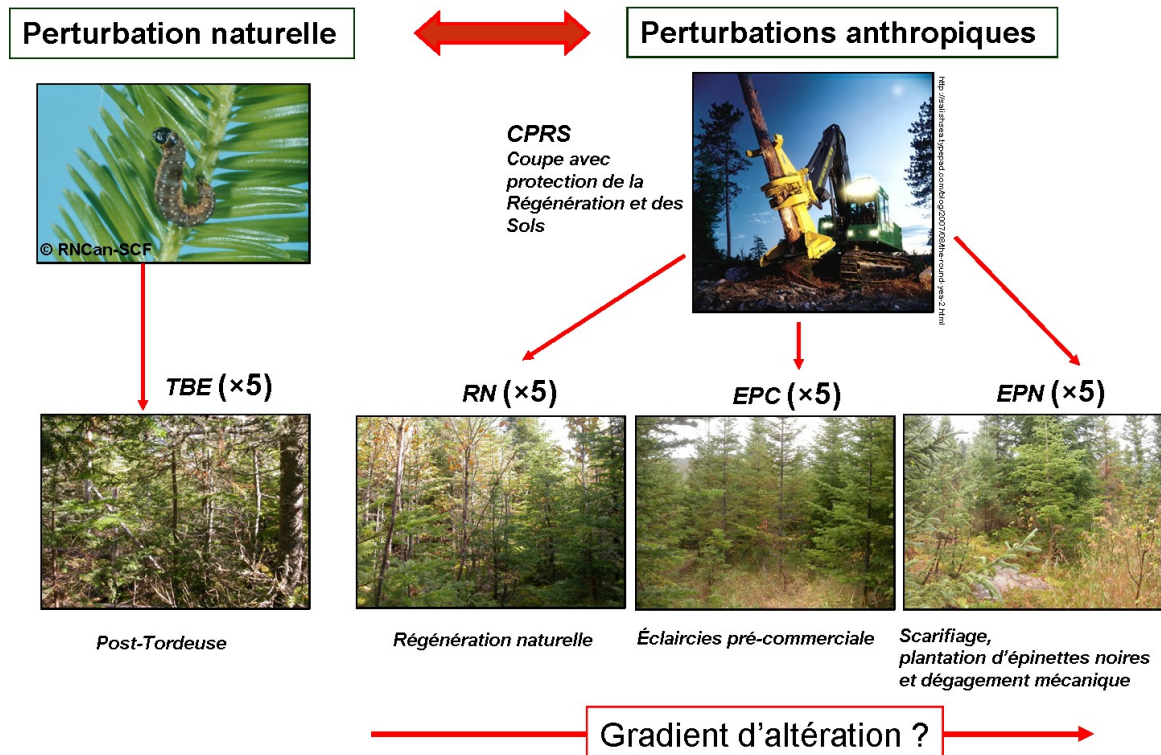


Figure 3. Représentation schématique du dispositif aléatoire installé dans le Parc national de la Jacques-Cartier (référence naturelle TBE (ou SBW cf. chapitre principal) et dans la réserve faunique des Laurentides (RN/NR, EPC/PCT, EPN/BSP).

Chapitre principal:

**Beetle diversity in boreal balsam fir stands: mid-term impact of
anthropogenic vs natural disturbances**

Olivier Norvez¹, Christian Hébert² and Louis Bélanger¹

¹ Université Laval, Faculté de foresterie, de géographie et de géomatique, Centre d'Étude de la Forêt, Département des sciences du bois et de la forêt, Pavillon Abitibi-Price, 2405 rue de la Terrasse, Québec, Québec, Canada G1V 0A6

² Ressources naturelles Canada, Service canadien des Forêts, Centre de foresterie des Laurentides, 1055 rue du P.E.P.S., Case postale 10380, Sainte-Foy, Québec, Canada G1V 4C7

Abstract

Forest ecosystems are driven by natural disturbances that generate heterogeneity at various temporal and spatial scales. Spruce budworm outbreaks (SBW) represent the most important natural disturbance in the boreal balsam fir forest of Canada. This insect kills trees over wide areas, thus generating tremendous amounts of dead wood. This type of disturbance brings dynamic processes into balsam fir forests, particularly with respect to dead wood, and its effect on biodiversity needs to be understood in order to implement sustainable forest management. We used beetles as indicators to determine if stands salvaged 20 years earlier and then treated with three silvicultural scenarios widely used in balsam fir forests produced stands similar to unsalvaged ones that regenerated after the last spruce budworm outbreak. Our aim was to determine the ecological value of these treated stands within a context of ecosystem management. Our experimental design was located at 70 km North of Québec city (Canada) and involved using 60 multidirectional flight-interception traps over three months. Results showed that, 20 years after salvage harvesting, the three silvicultural scenarios tested generated different saproxylic and non-saproxylic beetle communities compared with unsalvaged stands after the spruce budworm outbreak, even if abundance and richness did not change significantly. Furthermore, most indicator species identified were associated with unsalvaged stands, which suggest that the initial salvage harvesting treatment generated the most important changes to the original ecosystem while the silvicultural scenarios were only slightly disturbing. This may result from the reduction in down dead wood volumes that dropped from 138 m³/ha in unsalvaged SBW stands to 46 m³/ha in managed stands. Even if the volumes of dead wood remain relatively high in managed stands, this represents, a 67% reduction compared with naturally disturbed stands. SBW outbreaks generate large amounts of dead wood and highly suitable habitats for numerous saproxylic species. Salvage logging affects these communities showing that retention of naturally disturbed stands is important in order to implement ecosystem forest management.

Key words : spruce budworm outbreak, disturbance, boreal forest, balsam fir, dead wood, beetle diversity, ecological management, mid-term effects.

Résumé

Les écosystèmes forestiers sont soumis à des perturbations naturelles qui génèrent une hétérogénéité spatio-temporelle à différentes échelles. Les épidémies de tordeuse des bourgeons d'épinettes (TBE) représentent la perturbation naturelle la plus importante dans la sapinière boréale à bouleau blanc du Canada. Cette dernière tue ou affaiblit les arbres sur de vastes zones, générant d'énormes quantités de bois mort. Ce type de perturbation entraîne des processus écologiques dynamiques, notamment en rapport avec le bois mort, mais aussi via ses effets sur la biodiversité. Nous avons donc utilisé les coléoptères saproxyliques (i.e. associés au bois mort) comme *bioindicateurs* pour déterminer si les peuplements récupérés 20 ans plus tôt, puis traités avec trois types de scénarios sylvicoles appliqués dans cet écosystème étaient semblables aux peuplements non récupérés issus de la dernière épidémie de TBE. Notre objectif était de déterminer la valeur écologique des peuplements traités dans un contexte d'aménagement forestier écosystémique. Nos sites d'études étaient localisés à 70 km au nord de la ville de Québec (Canada) où 60 pièges à impact multidirectionnel (15 par traitement) furent installés durant trois mois. Les résultats ont montré que, 20 ans après la coupe de récupération, les trois scénarios sylvicoles testés généraient des différences dans l'assemblage des communautés de coléoptères entre les peuplements récupérés et non récupérés, et ce même si l'abondance et la richesse n'avait pas changé de manière significative. Par ailleurs, la plupart des espèces indicatrices identifiées étaient associées aux peuplements non récupérés, ce qui suggère que la coupe de récupération initiale apporte bien plus de changements majeurs pour l'écosystème que les scénarios sylvicoles appliqués par la suite. Il est possible que ce soit la conséquence de la réduction des volumes de bois mort au sol qui ont diminué de 138 m³/ha dans les peuplements non récupérés, à 46m³/ha dans les peuplements récupérés et aménagés. Même si les volumes de bois mort restent élevés dans les peuplements aménagés, cela représente tout de même une réduction de 67% comparativement aux peuplements sévèrement endommagés par la TBE. Les infestations de TBE génèrent de grandes quantités de bois mort et d'excellents habitats pour de nombreuses espèces saproxyliques. Les coupes de récupération affectent ces communautés, suggérant que la préservation de peuplements naturellement perturbés est importante afin de mettre en oeuvre l'aménagement forestier écosystémique.

Mots clés : épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette, perturbations, forêt boréale, sapin baumier, bois mort, diversité des coléoptères, aménagement écosystémique, effets à moyen termes.

Introduction

Over the last decades, several international initiatives have tried to find solutions to the growing concern about the increasing deterioration of the environment (Bengtsson *et al.*, 2000; Chapin Iii *et al.*, 2000; Loreau, 2009, 2010). The forest sector is strongly concerned by this debate and different sets of criteria and indicators have been proposed, to evaluate how forest management may improve toward sustainable management (Spence, 2001; Burton *et al.*, 2006). Biodiversity conservation is one of the criteria of sustainable forest management (CBD, 2010) as well as an objective of the recent ecosystem management approach which aims to maintain ecological processes by emulating natural disturbances (Grumbine, 1994; Niemelä, 1999; Simberloff, 1999; Fischer *et al.*, 2006; Gauthier *et al.*, 2008). Indeed, biodiversity is largely influenced by natural disturbances at various temporal and spatial scales (Sousa, 1984; Pickett and White, 1985; Pickett *et al.*, 1989; Wiens, 1989; Levin, 2000; Turner, 2010).

According to Sousa (1984), disturbances are traditionally defined as “*uncommon, irregular events that cause abrupt structural changes in natural communities and move them away from static, near equilibrium conditions*”. The boreal forest is affected by five major types of natural disturbances: fire and insect outbreaks are those that affect the largest areas with various severities, while windthrow, ice storm, and large-mammal browsing are less frequent and affect smaller areas (Ludwig *et al.*, 1978; Esseen *et al.*, 1997; Niemelä, 1999). These disturbances modify stand structure and composition, and generate large amounts of dead wood which is an essential resource for saproxylic species, those that “*depend, during at least part of their life cycle, upon the dead or dying wood of*

moribund or dead trees, or upon other saproxylic organisms” (Speight, 1989). In Scandinavia, where boreal forest has been managed intensively (Niemelä, 1999; Stenbacka *et al.*, 2010), the amount of dead wood has decreased dramatically and this has resulted in significant local and global impacts on many saproxylic organisms (Kaila *et al.*, 1997; Grove, 2002; Stenbacka *et al.*, 2010). Nearly 60% of saproxylic beetles are on the red list in Scandinavia (Jonsell *et al.*, 1998; Tikkanen *et al.*, 2007).

Our study focused on the boreal balsam fir forest of Quebec, Canada. Balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) is the dominant tree species of this ecosystem, accompanied by white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss), black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) and white birch (*Betula papyrifera* Marsh.). The high humidity level of this ecosystem does not favour fire ignition (Leblanc and Bélanger, 2000). This ecosystem is rather regulated by outbreaks of the eastern spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (Clemens) (hereinafter SBW). The SBW is one of the most destructive insect defoliator in North America with outbreaks recurring at 30-35 years and which result in tree mortality after 5-6 years of severe defoliation (Blais, 1983; Bouchard *et al.*, 2006; Bouchard and Pothier, 2010; Williams and Liebhold, 2000). In Quebec, the last outbreak lasted over 20 yrs and affected 35 millions hectares at its peak in 1975 (Morin *et al.*, 2008). Such outbreak generates tremendous amounts of dead wood but few studies exist about post-disturbance biodiversity in this type of ecosystem and on the impact of salvage harvesting, particularly for saproxylic species. Indeed, the presence or abundance of saproxylic species showing a high sensitivity to environmental changes (Niemela, 1999; Grove, 2002) induced by disturbances might be helpful bioindicators of sustainable forest management (Noss, 1990; McGeoch, 1998; Lindenmayer, 1999; Carignan and Villard, 2002). According to Grove (2002), saproxylic species are sensitive to forest management, with managed or secondary

forests generally supporting fewer individuals, fewer species, and different assemblages compared with old-growth or primary forests.

Furthermore, most studies aimed to estimate the effects of clear-cutting or natural disturbance on biodiversity have been done shortly after the disturbance event; few studies have looked at medium or long term effects (Buddle *et al.*, 2006; Josefsson *et al.*, 2009), even if there is an urgent need to assess it (Ström *et al.*, 2009; Stenbacka *et al.*, 2010).

We studied the effects on beetle communities of three silvicultural scenarios widely used in boreal balsam fir forests and implemented after the salvage harvesting of SBW affected stands. We hypothesized (H1) that the reduction of dead wood volume in salvaged stands should impact saproxylic beetle communities and (H2) that a dissimilarity gradient should result from the intensification of silvicultural treatments and impact on beetle communities. In this way, our study aimed to determine: i) if beetle communities, especially saproxylic species, found in stands treated with the three silvicultural scenarios were comparable to those found in unsalvaged stands located in a national park a few kilometres apart, and ii) if, among treated stands, beetle communities vary according to a dissimilarity gradient resulting from the intensification of silvicultural treatments.

Materials and methods

Study area

The study was conducted in the Eastern balsam fir-white birch boreal forest (hereinafter BF/WB), located in the Laurentide Reserve, 70 km north of Quebec City, Canada, for the silvicultural treatments after salvage harvesting, and in the Parc national de

La Jacques-Cartier for the unsalvaged stands after the SBW outbreak 10 km away (Fig. 4). The study area is hilly in nature and is characterized by a plateau at an altitude of about 750 m with hill tops reaching up to 1000 m (Bélanger, 2001). The climate is cold, with an average annual air temperature of 0.3° C, and precipitations are important with 1527 mm (1/3 as snow), which are among the most abundant in the province of Quebec (Environment Canada 2010).

Silvicultural scenarios and experimental design

All stands submitted to a silvicultural scenario (n=15) were initially salvaged under the clearcutting with protection of the advance growth and soils regime - careful logging - (in French, Coupe avec Protection de la Régénération et des Sols : CPRS), between 1987 and 1989, after the last SBW outbreak. CPRS consists in harvesting all merchantable stems (diameter at breast height or DBH > 9cm) while protecting regeneration (Groot *et al.*, 2005). This is the most widely used harvesting system in the boreal forest of Quebec. Each silvicultural scenario was applied on 6 to 9 ha areas and repeated in 5 stands, following a completely randomized design. The first scenario was simply called “natural regeneration” (NR) as no further treatment was done after CPRS. The second scenario was called “pre-commercial thinning” (PCT), and involved the selection of promising coniferous trees 10 yrs after CPRS while reducing tree density. The last scenario involved converting five salvaged balsam fir stands to black spruce plantations (BSP). Stands were scarified in 1989, planted with black spruce in 1990 and mechanically released in 1992. As silvicultural interventions were done within a short period of time (10 years), we hypothesized that impacts on biodiversity should increase with the number of interventions. This could generate a gradient related to the intensification of silvicultural treatments: SBW (natural

disturbance) < NR (salvage harvesting only) < PCT (salvage harvesting + thinning after 10 yrs) < BSP (salvage harvesting, scarification + planting another species).

Insect sampling

In each stand, we established three 100 m² circular plots located at least 50 m apart from each other, as well as at a minimum of 50 m from treatment edge (Fig. 5). Beetles were sampled from 5 June to 22 August 2008 using multidirectional flight-interception traps, known to be efficient for capturing flying beetles (Økland *et al.*, 1996). 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 (Saint-Germain *et al.*, 2004) (see also Annex C). Above and below the cylinder, two funnels lead to collecting vials in which a Propylene-glycol solution was used to ensure appropriate insect preservation. One trap was placed at a height of 0.5 – 1 m at each plot center. Most adult beetles were identified to the species level whenever literature allowed it. Identifications were cross-checked at the René-Martineau insectarium of the Canadian Forest Service (Québec, Canada). Vouchers are conserved in the insect collection of the Canadian Forest Service (Québec, Canada).

Forest structure

In each 100 m² plot (Fig. 5), trees with a diameter at breast height (DBH) > 9 cm and saplings (1 cm < DBH < 9 cm) were identified and their DBH was measured. It provided estimates of species richness and basal area of saplings and trees. The overall ground covered by understory vegetation (herbaceous, mosses, sphagnum, lichens) was estimated using 10% classes.

The volumes of coarse woody debris were estimated with two methods. First, we used the Van Wagner (1968) method to estimate the volume of down dead wood (hereinafter DDW) in each plot. The diameter at interception was measured for each DDW of at least 10 cm at largest diameter and crossing one of three 20 m transects established from the plot center at 0°, 120° and 240°. Furthermore, the diameter and height of each stump - here the diameter at stump height - (< 1.40 m high) or snags - here the DBH - (very few were still present) were measured along a 4 m corridor along each transect. Decay stages were determined according to the Hunter classification (Hunter, 1990) (see also Annexe D). As most debris were in the same advanced decay class, only the volume of down dead wood was used for data analysis.

It has been showed that sun-exposed dead wood substrates are used by many saproxylic species (Lindhe *et al.*, 2005). Indeed, light penetration in forest ecosystems is directly correlated with canopy closure (Huber and Baumgarten, 2005). We estimated canopy closure from digital photographs taken vertically with a camera equipped with a wide angle lens (Frazer *et al.*, 2001) and held at 2 m above ground to avoid the influence of the brush layer. The free software “Image J” was used with the binary color function to determine the relative canopy closure. For each sampled site, we captured three pictures (1/plot).

Statistical analysis

One-way ANOVAs were used to compare environmental variables of unsalvaged SBW stands with salvaged ones treated with the three silvicultural scenarios. When necessary, data were transformed to normalize distributions and stabilize variances. Seven environmental variables were retained for these comparisons: basal area of stumps, species

richness and basal area of saplings and trees, and the canopy closure (all transformed using x^4); DDW volume ($\log x+1$ transformation), and finally understory vegetation coverage (no transformation). These variables were selected because they have been used previously to describe forest structure heterogeneity after various disturbances (Niemelä, 1999; Pickett and White, 1985; Siitonen, 2001; Sousa, 1984; White and Jentsch, 2001) and they are known to affect saproxylic beetle communities (Økland *et al.*, 1996). Furthermore, ANOVAs were also used for comparing overall species richness and abundance of beetles. Beetles were classified as saproxylic and non-saproxylic. The least significant difference (LSD) was used to compare differences between treatments for each significant ANOVA. Insect data set were not transformed as they satisfied the normality and homogeneity of variance assumptions of ANOVA. All analyses were performed using R version 2.8.1 with P set at 0.05 (R Foundation, 2010).

Rarefaction curves were used to compare species accumulation rates between treatments as a function of overall abundance (Magurran, 1988) of saproxylic and non-saproxylic beetles and for all beetles captured. This statistical method allows estimating the number of species present in random subsamples of varying sizes drawn from a larger sample (Magurran, 1988) and thus to compare samples of different sizes. The shape of the curve, reaching or not an asymptote, also indicates if sampling effort allowed to capture or not most species of an habitat. Rarefaction curves were calculated using Biodiversity Pro (McAleese, 1997).

In order to determine if beta diversity (within-treatment variability in species composition) of beetle assemblages in salvaged stands treated with the three silvicultural scenarios were similar to that of the unsalvaged SBW stands, we used the analysis of homogeneity of multivariate group dispersions (Anderson, 2006). We composed a priori

groups using each silvicultural scenario and the SBW stands as discriminating variables. All identified beetles in each of the 20 stands were used in the analysis. The betadisper procedure of R Vegan (Oksanen *et al.*, 2010) was used to calculate Euclidean distances, based on the Jaccard index of similarity which uses a presence/absence matrix, of each stand to their group centroids on the basis of the principal coordinate axes. The Jaccard index was used because some species were strongly aggregated. Moreover, in order to test the influence of the salvage harvesting treatment per se, we also contrasted the unsalvaged vs salvaged stands by combining stands of the three silvicultural scenarios. To test whether dispersions of SBW stands differed from other groups (salvaged stands combined or for each individual silvicultural scenario), we compared the average distance of stands to their centroids amongst groups using ANOVA where a *P*-value was obtained by permuting (999 times) the observations (Anderson, 2004, 2006; Anderson *et al.*, 2006). The same analysis was done using environmental variables to verify the variability of selected attributes associated with each treatment but using Bray-Curtis index of dissimilarity because these variables were in a continuous format. Principal coordinate analysis (PCoA) were used to ordinate treatment parameters.

RDAs were used to determine which environmental attributes were the most important in explaining the variations in species assemblages among treatments. RDA's were conducted using R version 2.8.1 (R foundation, 2010) on Hellinger-transformed data. The Hellinger transformation minimizes the importance of double-zeros, thus reducing the weight of rare species (Legendre and Gallagher, 2001). In RDA, species are arranged to maximize the explanatory power of the environmental variables. It is a multivariate method in which species are presumed to be linearly related to environmental gradients (Legendre and Legendre, 1998). Because RDA makes it difficult to interpret the relationship between

“rare” species and their environment, we did not use species that composed the first quartile of abundance, which were the rarest caught in our study ($n < 6$). In fact, according to Gaston (1994) the occurrence of rare species can hardly be associated with a specific treatment because these species can be tourists that have been caught while travelling in a particular treatment without being linked to it. Therefore, only species with overall abundance ≥ 6 were included in RDAs. Two RDAs were done: one on saproxylic and the other on non-saproxylic beetles. Environmental variables used were those (seven) described earlier.

The use of invertebrates as *bioindicators* might be very helpful (Dufrêne and Legendre, 1997), because their presence is generally more strongly associated with environmental factors than with biological factors such as competition, predation and parasitism (Schoener, 1986). In the context of saproxylic species conservation, we were interested to determine if species could be indicators of naturally disturbed stands, as well of stands submitted to a particular silvicultural scenario. This would mean that this scenario would allow maintaining indicator species of the naturally disturbed stands, which is highly desirable. We used the MULTIPATT procedure from the Indicspecies package (De Cáceres and Jansen, 2008-2010) and the r function (Dufrêne and Legendre, 1997; De Cáceres and Legendre, 2009) of R version 2.13.0 (R-Development Core Team, 2011). The correlation index takes 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 (Phi coefficient) for the determination of species-habitat associations (De Cáceres and Legendre, 2009). Analyses were performed on all identified species with levels of significance of $\alpha = 0.05$ and $\alpha = 0.1$ to indicate “marginal species” but relatively important to show indicator species pattern.

Results

A total of 3124 coleoptera belonging to 47 families and 269 taxa were captured during the study (see also annex H). Nearly 83% of the total abundance was represented by 6 families (Staphilinidae, Elateridae, Scydmaenidae, Cantharidae, Leiodidae and Melandryidae). Using the available literature, 171 species (2129 individuals from 32 families) were considered as saproxylic, the others being non-saproxylic and consisting mainly in phytophages, bryophages, predators and fungivores not associated with dead wood.

Abundance and species richness

Abundance and species richness were not significantly different between treatments, whether we considered saproxylic, non-saproxylic or all beetles (Table 1). Rarefaction curves of saproxylic beetles were also similar but species accumulated slightly faster in SBW and PCT stands than in NR and BSP stands (Fig. 6a). However, for non-saproxylic beetles, rarefaction curves showed a faster rate of accumulation in PCT and BSP treated stands, slightly lower in NR stands and was the lowest in SBW stands (Fig. 6b) suggesting that thinning is favourable to non-saproxylic species. The SBW stands appear favourable to saproxylic species probably because of the important amount of DDW. Furthermore, an asymptote was not reached in any case.

β -diversity of beetle communities

Ordination of saproxylic beetle communities (Fig. 7a) showed a certain distinction between assemblages in SBW stands and those treated with the three silvicultural scenarios though within-treatment dispersion was not significantly different ($F = 0.4184$; $N_{perm} = 999$;

$p_{perm} = 0.741$). PCT appeared as the most variable among the three silvicultural scenarios, while NR was the least variable (see also their average distance to the centroids: NR: 0.4268, PCT: 0.4656, BSP: 0.4549, SBW: 0.4305). However, when salvaged stands were contrasted with unsalvaged ones, within-treatment dispersion was significantly different ($F=4.38$; $N_{Perm} = 999$; $p_{perm} = 0.048^*$; Fig. 7b). Dispersion in the non-saproxyllic beetle communities was not significantly different (Fig. 8a; $F = 1.04$; $N_{Perm} = 999$; $p_{perm} = 0.421$) between treatments based on their average distance to group centroids (NR: 0.4960, PCT: 0.4755, BSP: 0.4777, SBW: 0.4472). However, within-treatment dispersion was highly different ($F= 8.29$; $N_{Perm} = 999$; $p_{perm} = 0.01^{**}$) when contrasting salvaged vs unsalvaged stands (Fig. 8b).

Disturbance effects on forest structure

All environmental attributes were significantly different between treatments, except the canopy openness (Table 2). Basal area of trees was significantly lower in the NR and BSP treatments compared with the SBW stands, whereas basal area of saplings was significantly higher in the NR and SBW stands compared with the other scenarios. This result is not surprising as the objective of the pre-commercial thinning or mechanical released, applied to the PCT and BSP respectively, is to reduce competition for selected saplings or seedlings. The habitat openness resulting from thinning in the PCT and BSP treatments increased the understory vegetation cover in these stands compared with SBW stands. Not surprisingly, the basal area of stumps was higher and DDW volume was lower in stands treated with the different silvicultural scenarios compared with SBW stands. Group dispersions were significantly different among treatments when using environmental attributes ($F = 3.34$; $N_{Perm} = 999$; $p_{perm} = 0.043^*$). Furthermore, ordination

showed a clear distinction between unsalvaged SBW stands and salvaged ones treated with the three silvicultural scenarios (Fig. 9). Along both axis, the SBW stands were the most variable followed by PCT, NR and BSP treatments which produced the most similar and least variable stands.

Beetle communities vs habitat attributes

The RDA ordination on saproxylic beetles (55 species with overall abundance ≥ 6) (Fig. 10a) was highly significant ($F = 1.99$, $p_{Perm} = 0.001^{***}$, $N_{Perm} = 999$ permutations) with 38 % of the variance being explained by the first two axis (Axis 1: 30.8 %, Axis 2: 7.16 %). The RDA ordination on non-saproxylic beetles (Fig. 10b) (18 species with overall abundance ≥ 6) was not significant ($F=1.06$, $p_{Perm} = 0.357$, $N_{Perm} = 999$ permutations) with 27% of the variance being explained by the first two axes (Axis 1: 18.2 %, Axis 2: 8.75 %). For saproxylic beetles, SBW stands were clearly separated from stands treated with the three silvicultural scenarios along the first axis with SBW stands on the right of the axis. SBW stands were associated with three environmental attributes: DDW volume, basal area of trees, and basal area of saplings. Stands treated with the three silvicultural scenarios were mostly associated with canopy openness, stumps basal area, sapling richness and understory vegetation. Even if it was not significant, the pattern was similar but less marked for non-saproxylic than for saproxylic beetles. Within these patterns, few saproxylic species were associated with the open habitats represented by the silvicultural scenarios (e.g., *Leptusa brevicollis* Casey, *Ampedus nigrinus* (Herbst), *Malthodes fragilis* (LeConte), *Liotrichus spinosus* (LeConte)) while the majority of species were associated with disturbed habitat resulting from the SBW outbreak and that were characterised by a large amount of DDW: e.g. *Rhyncolus macrops* Buchanan, *Agriotella debilis* (LeConte),

Agathidium pulchrum LeConte, *Agathidium difforme* LeConte, *Olisthaerus substriatus* (Gyllenhal), *Stenichmus perforatus* (Schaum). Some non-saproxyllic species were associated with open environmental conditions, especially *Katerites pennatus* (Murray) which was found only in silvicultural treated stands, or were primarily associated with these stands : *Catops basilaris* Say, *Ellychnia corrusca* (Linné), *Mycetoporus consors* LeConte (see also annex E). In addition, we can note that two non-saproxyllic species, *Brachycephus pubipennis* (Casey) and *Dichelotarsus laevicolis* (Kirby), were associated with the SBW stands and with the DDW attribute.

Indicator species analysis

The indicator species analysis identified 22 species among the 269 caught during the study (20 saproxyllic and 2 non-saproxyllic species) that were associated with one treatment or more (Table 3). Twelve indicators were found to be associated with SBW stands while 7 were indicators of one or a combination of the silvicultural scenarios (Table 3). All indicators of SBW stands, except one, were significant at $p < 0.05$ compared with only two of the ten indicators of silvicultural scenarios. Five indicators of SBW stands were not found in any treated stands while two indicators of treated stands were not caught in SBW stands. Few saproxyllic species were associated with silvicultural scenarios, the most significant, among those captured abundantly, being *Liotrichus spinosus* (LeConte) and *Leptusa brevicollis* Casey. Most indicator species were associated with the SBW disturbance, the most significant being *Agathidium difforme* LeConte, *Agathidium pulchrum* LeConte, *Rhyncolus macrops* Buchanan and *Brachycephus pubipennis* (Casey). Only three species were found to be indicators of both SBW and treated stands: *Syntomium grahami* Hatch (SBW/NR), *Malthodes parvulus* (LeConte) (SBW/NR) and *Agathidium*

fawcettae Miller and Wheeler (SBW/PCT) (with a significance level at 0.1 for the last two species). Only two non-saproxylic species were associated with specific treatments: *Hydrosmeeta sp.* in two silvicultural scenarios and *Brachycephala pubipennis* (Casey) in SBW stands. No species were associated with both SBW and BSP stands.

Discussion

We used beetles to test the hypothesis that saproxylic communities should differ in unsalvaged stands after the last spruce budworm outbreak from salvaged stands treated by either three silvicultural scenarios widely used in balsam fir forests, because of the highest amounts of dead wood in unsalvaged SBW stands. Our results indicate that, though beetle abundance and richness are comparable in SBW and treated stands, the communities still differ 20 years after disturbance. As expected, treated stands also differ from SBW stands on the basis of most environmental attributes, especially dead wood which has decreased by >65% in salvaged stands. In fact, the initial CPRS treatment generated the most important changes to the original ecosystem while the silvicultural scenarios were only slightly disturbing.

Beetle community patterns

Our results showed that most saproxylic beetles were associated with SBW stands that are characterized by high tree and sapling basal areas and large amounts of DDW. Even if we listed all indicator species ($p \leq 0.1$ to include marginal species), we used a threshold value of $p \leq 0.05$ for interpretation. However, we feel necessary to report that *Leptusa brevicollis* Casey, which was the most abundant species among indicators and which is

considered to be a saproxylic predator living under bark (Majka, 2010) was found only in treated stands, but it was only marginally significant at 0,067 (Table 3). Among the genus *Agathidium*, we found three species strongly associated with SBW stands. Species of this genus mostly feed on slime moulds which are found in closed-canopy forests (Wheeler and Miller, 2005; Laaksonen *et al.*, 2010). Bouchard (2000) also found *Agathidium pulchrum* and *A. difforme* in higher abundance in old-growth forests characterized by large-diameter trees, in the BF/WB ecosystem of Gaspésie, Quebec, Canada. These species were also found in 2nd growth 50-yrs-old stands, but in lower abundance than in old-growth stands. This suggests that these insects could be vulnerable to forest harvesting, which is supported by our results where several species of *Agathidium* are still absent or nearly absent, 20 years after salvage harvesting following the last SBW outbreak and the implementation of different silvicultural scenarios. It is interesting to note that very few leiodids of the genus *Anisotoma* were caught in our study compared with that of Bouchard (2000). Species of this genus also feed on myxomycetes and were the most affected leiodids in the study of Bouchard (2000). This suggests important regional differences between Gaspésie and the Laurentide reserve or insufficient time after disturbances (20-yrs in our study vs 50-yrs in Bouchard's study) to restore closed-forest conditions that seem to favour *Anisotoma* species.

We found one indicator species common to both SBW and NR stands (cf. results indicator species), suggesting that NR is more similar to the SBW than PCT or black spruce plantations. There was no indicator species common to both SBW and BSP stands, indicating that converting balsam fir to black spruce stand through plantation may bring the BF/WB ecosystem at its farthest point along a gradient of alteration. Janssen *et al.* (2011) recently showed that saproxylic beetle communities of recently died black spruce were

different and slightly poorer than those of balsam fir, which support the argument that balsam fir stand conversion toward black spruce would not maintain original biological communities. Overall, five saproxylic indicator species were caught exclusively in SBW stands indicating that the conditions generated by the salvage harvesting and the three silvicultural scenarios differed from those found in unsalvaged SBW stands.

Non-saproxylic beetles were more associated with silvicultural scenarios that generated open habitats. In addition, it is a heterogeneous group in which species may respond to different attributes. Nevertheless, it is interesting to report that *Brachycephis pubipennis* (Casey) was associated with unsalvaged SBW stands even if it is not a saproxylic species, suggesting that other conditions (eg. complex trophic network) associated with this ecosystem are important for maintaining some non-saproxylic taxa. Finally, an asymptote was not reached in any case while using rarefaction curves, suggesting that several uncommon or rare species remain to be found in all stands.

Mid-term post-disturbance effects

Twenty years later, salvage harvesting and the silvicultural scenarios implemented generated stands that still differ from those that were not salvaged and which regenerated naturally. Indeed, stands that suffered from the SBW outbreak showed different environmental attributes compared with those treated with the three silvicultural scenarios. In virgin boreal forests, natural disturbances and successional processes that follow generate a structural and functional heterogeneity which is important for maintaining biodiversity and ecological functions (Bengtsson *et al.*, 2000; Kuuluvainen, 2002, 2009). Moreover, salvage harvesting reduced the amount of DDW compared with the unsalvaged SBW stands. It is already known that dead wood is an essential attribute for maintaining

saproxylic beetle diversity (Siitonen, 2001; Grove, 2002; Gibb *et al.*, 2006; Stenbacka *et al.*, 2010). While in Sweden the average volume of deadwood vary between 6-13 m³/ha in managed forest stands and from 50-120 m³/ha in old-growth boreal stands (Fridman and Walheim, 2000; Siitonen, 2001; Stenbacka *et al.*, 2010), there was still an average of 46 m³/ha in salvaged stands and 138 m³/ha in the unsalvaged SBW stands of our study. However, even with this amount of deadwood, we observed changes in beetle communities. This indicates that it is important to implement important retention measures when harvesting boreal balsam fir stands. It is important to incorporate green tree retention at the stand level to ensure dead wood recruitment and ecological continuity in managed stands (Gibb *et al.*, 2006; Stenbacka *et al.*, 2010; Work *et al.*, 2010). Indeed, several approaches (manipulation of dead wood substrates, creation of logs and snags ...) have been already tested successfully in order to restore dead wood attributes in managed forests of Scandinavia (Juutinen and Mönkkönen, 2004; Martikainen and Kaila, 2004; Gibb *et al.*, 2006; Johansson *et al.*, 2007; McGeoch *et al.*, 2007) for the future conservation of saproxylic communities.

Implications for ecological management

This study adds knowledge on mid-term post-disturbance communities of saproxylic beetles in the boreal balsam fir forest ecosystem. Our results indicate that the initial salvage harvesting (CPRS) generated the most important changes to the original ecosystem and that the post-CPRS silvicultural scenarios were only slightly responsible of observed changes. We may expect that ecosystem attributes will recover over the next decades and bring salvaged stands closer to the original conditions. However, results of a previous study carried out in the same type of forest, but where stands had reach maturity

for harvesting (Bouchard, 2000), showed that populations of several saproxylic species did not reach the abundance that they used to in stands regulated by natural disturbances. Therefore, managers should be aware that short rotations may result in a subtle erosion of biodiversity and consequently in a progressive reduction of ecosystem resilience (Niemelä, 1999; Elmqvist *et al.*, 2003; Fischer *et al.*, 2006; Loreau, 2010).

Acknowledgment

We would like to thank Ermias T. Azeria and Jonathan Boucher (J.B.) for their statistical advices and J.B. for producing the map of study sites. We are grateful to Yves Dubuc of the Canadian Forest Service of Natural Resources Canada (CFS-NRCan), Francis Bélanger (CFS student), Daniel Chalifour, Andrée Rousseau and Olivier Jeffrey from Université Laval for technical support, as well as George Pelletier taxonomist at CFS-NRCan for taxonomic training and assistance throughout the identification process. Thanks to the Société des établissements de plein air du Québec (Sépaq) and to managers of the Forêt Montmorency of Université Laval for providing access to the territory and facilitate accommodation. This study was financially supported by Le Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT).

References Cited :

- Anderson, M.J., 2004. PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Anderson, M.J., 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *biometrics* 62, 245-253.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E., McArdle, B.H., 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9, 683-693.
- Bélanger, L., 2001. La forêt mosaïque comme stratégie de conservation de la biodiversité de la sapinière boréale de l'Est : l'expérience de la forêt Montmorency. *Le Naturaliste Canadien* 125, 18 - 25.
- Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A., Menozzi, P., 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132, 39-50.
- Bouchard, M., 2000. Effets de la coupe à blanc et de la structure de la forêt sur les communautés de léiodides (Coleoptera : Leiodidae) dans des sapinières boréales. In, *Départements des sciences du bois et de la forêt. Université Laval, Québec*, 39 p.
- 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., Adamowicz, W.L., Kuuluvainen, T., 2006. Sustainable management of Canada's boreal forests: Progress and prospects. *Ecoscience* 13, 234-248.
- Carignan, V., Villard, M.-A., 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental Monitoring and Assessment* 78, 45-61.
- CBD, 2010. 3ième éditions des Perspectives mondiales de la diversité biologique. *Convention sur la Diversité Biologique, Montréal, Québec, Canada*, 94 p.
- Chapin Iii, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Diaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234-242.
- De Cáceres, M., Jansen, F., 2008-2010. IndicSpecies: functions to assess the strength and significance of relationship of species site group associations. In. R-cran, p.
- De Cáceres, M., Legendre, P., 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90, 3566-3574.
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67, 345-366.
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., Jon, N., 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1, 488-494.
- Environnement Canada. 2010. Normales climatiques au Canada 1971-2000. http://climate.weatheroffice.gc.ca/Welcome_f.html. [Accessed 3 april 2011].
- Esseen, P.-A., Ehnström, B., Ericson, L., Sjöberg, K., 1997. Boreal forests. *Ecological Bulletins*, 16-47.

- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., Manning, A.D., 2006. Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4, 80-86.
- Frazer, G.W., Fournier, R.A., Trofymow, J.A., Hall, R.J., 2001. A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and Forest Meteorology* 109, 249-263.
- Fridman, J., Walheim, M., 2000. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management* 131, 23-36.
- Gaston, K.J., 1994. *Rarity*. Chapman and Hall, London.
- Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D.D., Morin, H., Drapeau, P., et Bergeron, Y., 2008. *Aménagement écosystémique en forêt boréale*. Presse de l'Université du 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, D.A., 2005. A silvicultural systems perspective on changing Canadian forestry practices. *The Forestry Chronicle* 81:(1) 50-55
- Grove, S.J., 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 1-23.
- Grumbine, R.E., 1994. What is ecosystem management? *Conservation Biology* 8, 27-38.
- Huber, C., Baumgarten, M., 2005. Early effects of forest regeneration with selective and small scale clear-cutting on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in a Norway spruce stand in Southern Bavaria (Höglwald). *Biodiversity and Conservation* 14, 1989-2007.
- Hunter, M.L., 1990. *Wildlife, Forests, and Forestry*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 370 p.
- Janssen, P., Hébert, C., Fortin, D., 2011. Biodiversity conservation in old-growth boreal forest: black spruce and balsam fir snags harbour distinct assemblages of saproxylic beetles. *Biodiversity and Conservation*, 1-16.
- Johansson, T., Gibb, H., Hjältén, J., Pettersson, R.B., Hilszczanski, J., Alinvi, O., Ball, J.P., Danell, K., 2007. The effects of substrate manipulations and forest management on predators of saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management* 242, 518-529.
- Jonsell, M., Weslien, J., Ehnström, B., 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation* 7, 749-764.
- Josefsson, T., Hörnberg, G., Östlund, L., 2009. Long-term human impact and vegetation changes in a boreal forest reserve: implications for the use of protected areas as ecological references. *Ecosystems* 12, 1017-1036.
- Juutinen, A., Mönkkönen, M., 2004. Testing alternative indicators for biodiversity conservation in old-growth boreal forests: ecology and economics. *Ecological Economics* 50, 35-48.
- Kaila, L., Martikainen, P., Punttila, P., 1997. Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. *Biodiversity and Conservation* 6, 1-18.
- Kuuluvainen, T., 2002. Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fennica* 36, 97-125.

- Kuuluvainen, T., 2009. Forest management and biodiversity conservation based on natural ecosystem dynamics in northern Europe: the complexity challenge. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 38, 309-315.
- Laaksonen, M., Murdoch, K., Siitonen, J., Várkonyi, G., 2010. Habitat associations of *Agathidium pulchellum*, an endangered old-growth forest beetle species living on slime moulds. *Journal of Insect conservation* 14, 89-98.
- Leblanc, M., Bélanger, L., 2000. La sapinière vierge de la forêt Montmorency et de sa région, une forêt boréale distincte. Ministère des ressources naturelles, Direction de la recherche forestière, Sainte-Foy, PQ, CANADA.
- Legendre, P., Gallagher, E., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271-280.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical ecology. Elsevier Science BV, Amsterdam, The Netherlands.
- Levin, S.A., 2000. Multiple scales and the maintenance of biodiversity. *Ecosystems* 3, 498-506.
- 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.
- Lindhe, A., Lindelöw, Å., Åsenblad, N., 2005. Saproxylic beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodiversity and Conservation* 14, 3033-3053.
- Loreau, M., 2009. Développement durable: quelques points litigieux. *Les ateliers de l'éthique* 4, 36-45.
- Loreau, M., 2010. The challenges of biodiversity science. International Ecology Institute, Excellence in Ecology series. Hardback. ISSN:0932-2205. 120 p.
- Ludwig, D., Jones, D.D., Holling, C.S., 1978. Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm and forest. *Journal of Animal Ecology* 47, 315-332.
- Magurran, A.E., 1988. Ecological diversity and its measurements, Croom Helm, Ryde, Australia. 185 p.
- Majka, C.G., 2010. Beetles in old growth forests: perspectives from the Townshend Woodlot, Prince Edward Island. *Journal of the Acadian Entomological Society* 6, 39-43.
- Martikainen, P., Kaila, L., 2004. Sampling saproxylic beetles: lessons from a 10-year monitoring study. *Biological Conservation* 120, 171-181.
- McAleese, N., 1997. BioDiversity professional programme V2.0. The Natural History Museum & The Scottish Association for Marine Science.
- McGeoch, M.A., 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews* 73, 181-201.
- McGeoch, M.A., Schroeder, M., Ekbohm, B., Larsson, S., 2007. Saproxylic beetle diversity in a managed boreal forest: importance of stand characteristics and forestry conservation measures. *Diversity and Distributions* 13, 418-429.
- Morin, H., Laprise, D., Simard, A.-A., Amouch, S., 2008. Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'Est de l'Amérique du Nord. In: Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y., 2008. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presse de l'Université du Québec, pp. 165-192.

- Niemelä, J., 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management* 115, 127-134.
- Noss, R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4, 355-364.
- Økland, B., Bakke, A., Hågvar, S., Kvamme, T., 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation* 5, 75-100.
- Oksanen, J., R. Kindt, P. Legendre, B. O'Hara, M. Stevens & M. Oksanen, 2010. The vegan package. *vegan: Community Ecology Package*. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Accessed on 2010-04-03, 10.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J., Collins, S.L., 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54, 129-136.
- Pickett, S.T.A., White, P.S., 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, Florida, USA. 472 p.
- R-Development Core Team, 2010. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for statistical computing. (<http://www.R-project.org>).
- Saint-Germain, M., Drapeau, P., Hébert, C., 2004. Comparison of Coleoptera assemblages from a recently burned and unburned black spruce forests of northeastern North America. *Biological Conservation* 118, 583-592.
- Schoener, T.W., 1986. Kinds of ecological communities - ecology becomes pluralistic. In: Diamond, J.C., *Community Ecology*. Harper and Row, New York, pp. 467-479.
- Siitonen, J., 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 11-41.
- Simberloff, D., 1999. The role of science in the preservation of forest biodiversity. *Forest Ecology and Management* 115, 101-111.
- Sousa, W.P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15, 353-391.
- Speight, M., 1989. *Saproxylic invertebrates and their conservation*. nature and Environnement Series 42 Council of Europe, Strasbourg. 79 p.
- Spence, J.R., 2001. The new boreal forestry: adjusting timber management to accommodate biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 591-593.
- Stenbacka, F., Hjältén, J., Hilszczański, J., Dynesius, M., 2010. Saproxylic and non-saproxylic beetle assemblages in boreal spruce forests of different age and forestry intensity. *Ecological Applications* 20, 2310-2321.
- Ström, L., Hylander, K., Dynesius, M., 2009. Different long-term and short-term responses of land snails to clear-cutting of boreal stream-side forests. *Biological Conservation* 142, 1580-1587.
- Tikkanen, O.-P., Heinonen, T., Kouki, J., Matero, J., 2007. Habitat suitability models of saproxylic red-listed boreal forest species in long-term matrix management: Cost-effective measures for multi-species conservation. *Biological Conservation* 140, 359-372.
- Turner, M.G., 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91, 2833-2849.
- Van Wagner, C.E., 1968. The line intersect method in forest fuel sampling. *Forest Science* 14, 20-26.

- Wheeler, Q.D., Miller, K.B., 2005. Slime-mold beetles of the genus *Agathidium* panzer in north and central America, part I. Coleoptera: Leiodidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1-95.
- White, P.S., Jentsch, A., 2001. The search for generality on studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany* 62, 399-450.
- Wiens, J.A., 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3, 385-397.
- Work, T.T., Jacobs, J.M., Spence, J.R., Volney, W.J., 2010. High levels of green-tree retention are required to preserve ground beetle biodiversity in boreal mixedwood forests. *Ecological Applications* 20, 741-751.

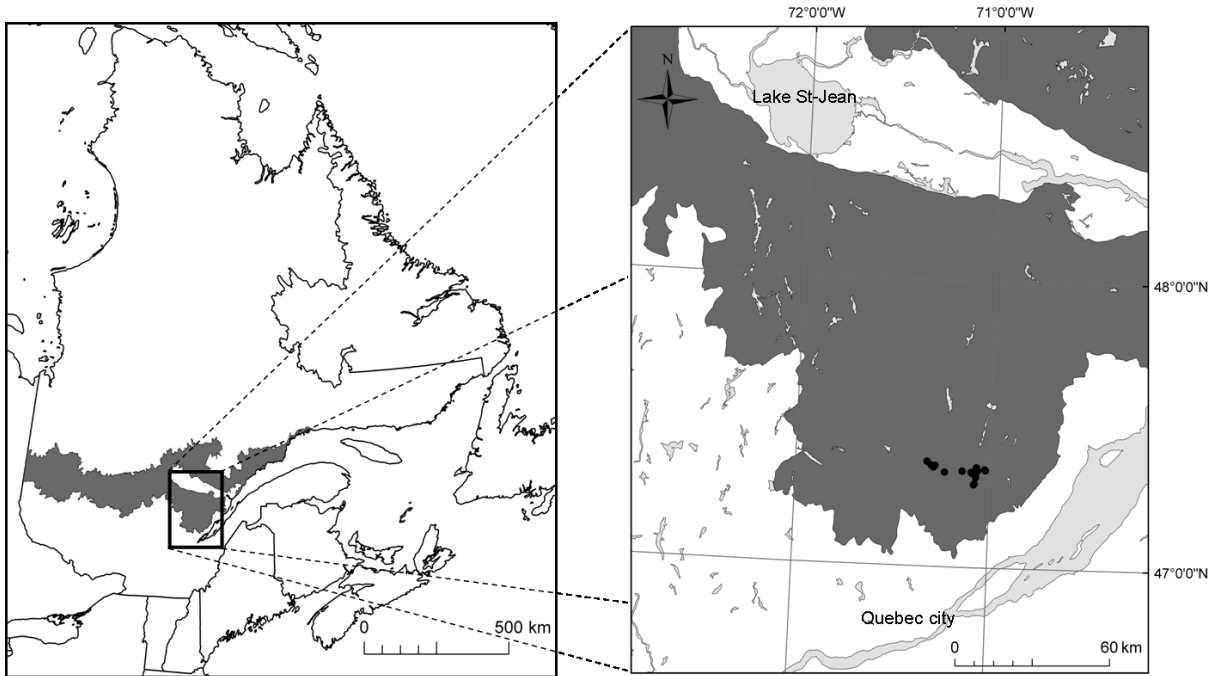


Figure 4. Study area and distribution of the Eastern balsam fir-white birch boreal forest (hereinafter BF/WB), near Québec city, Canada. Black circles represent the sampling sites.

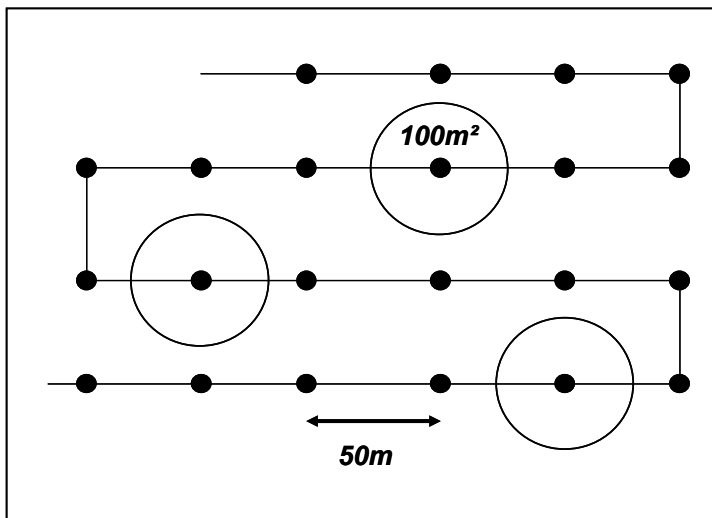


Figure 5. Schematic representation of plot sampling design in a stand.

Table 1. Average (\pm sd) abundance and species richness of saproxylic and non-saproxylic beetles in each treatment.

Beetles communities		Disturbances					
		<i>F</i>	<i>p</i> ($\alpha = 0.05$)	SBW	NR	PCT	BSP
Abundance	Saproxylic (n=2114)	0.40	0.75	89.2 \pm 11.68	115.0 \pm 20.11	103.0 \pm 12.45	115.6 \pm 28.99
	Non-saproxylic (n=1010)	0.34	0.80	45.6 \pm 5.99	57.6 \pm 11.05	51.0 \pm 7.06	47.8 \pm 10.87
	Total individuals (n=3124)	0.39	0.76	134.8 \pm 16.60	172.6 \pm 27.52	154.0 \pm 14.75	163.4 \pm 37.70
Richness	Saproxylic (n=168)	0.38	0.99	35.8 \pm 4.82	33.8 \pm 2.96	34.8 \pm 1.83	35.4 \pm 6.73
	Non-saproxylic (n=98)	2.89	0.07	10.4 \pm 1.63	16.6 \pm 2.18	19.0 \pm 1.67	17.2 \pm 3.02
	Total species (n=269)	0.29	0.83	46.2 \pm 5.89	50.4 \pm 4.88	53.8 \pm 2.60	52.6 \pm 9.45

Significance levels are indicated by stars P : *** \leq 0.001; ** \leq 0.01; * \leq 0.05; SBW : spruce budworm outbreak, NR : natural regeneration, PCT : pre-commercial thinning, BSP : black spruce plantation.

Table 2. Average (\pm sd) values for each environmental attribute measured in each treatment.

Environmental attributes	Disturbances					
	<i>F</i>	<i>p</i> ($\alpha = 0.05$)	SBW	NR	PCT	BSP
Canopy openness † from 0 (closed) to 1 (open)	1.69	NS	0.43 \pm 0.10	0.54 \pm 0.14	0.54 \pm 0.09	0.56 \pm 0.09
Basal area of trees # (n>9cm) (m ² / ha)	5.24	< 0.05 *	17.68 \pm 11.99 a	4.23 \pm 2.95 b	8.46 \pm 1.56 ab	8.02 \pm 2.59 b
Basal area of saplings (n \leq 9cm) (m ² / ha)	12.91	< 0.001***	15.40 \pm 4.80 a	18.17 \pm 4.53 a	7.81 \pm 1.60 b	6.74 \pm 1.69 b
Species richness of saplings	5.09	< 0.05 *	2.27 \pm 0.28 b	3.73 \pm 1.12 a	4.33 \pm 1.13 a	4 \pm 0.82 a
Cover of understory vegetation (cover % / 25 m ²)	4.55	< 0.05 *	41.64 \pm 11.65 b	49.26 \pm 12.28 ab	62.19 \pm 8.78 a	60.73 \pm 7.46 a
Basal area of stumps (m ² / ha)	15.50	< 0.001***	13.70 \pm 4.09 c	42.08 \pm 6.32 a	33.12 \pm 11.11 ab	26.68 \pm 3.26 b
DDW # (m ³ / ha)	13.45	< 0.001***	138.39 \pm 53.99 a	52.07 \pm 14.20 b	44.56 \pm 18.40 b	41.88 \pm 17.02 b

ANOVA and LSD tests have been done on transformed data when necessary, † With a fourth square transformation, # With a second square transformation, Significance levels are indicated by stars P ($\alpha = 0.05$) : *** \leq 0.001; ** \leq 0.01; * \leq 0.05; NS : non-significant; Understory vegetation: relative herbaceous cover (%) + relative cover moss (%) + relative cover sphagnum (%) + relative cover lichen (%); SBW : spruce budworm outbreak, NR : natural regeneration, PCT : pre-commercial thinning, BSP : black spruce planted.

Table 3. Beetle species significantly associated with a treatment or a combination of treatments, using the *Multipatt* procedure and the function *r*. For each species, the habitat combination that obtained the highest correlation is indicated, the value of the correlation (*Phi*), and the statistical significance of the association (*p*) The total number of individuals caught in each treatment is also provided, with numbers in bold indicating in which treatment(s) the taxon was dominant.

Disturbance association	Family	Species	<i>Phi</i>	<i>p</i>	SBW	NR	PCT	BSP	Total
SBW	Curculionidae	<i>Rhyncolus macrops</i> Buchanan ☺	0.699	0.004**	14	0	0	0	14
	Cryptophagidae	<i>Pteryngium crenatum</i> (Gyllenhal) ☺	0.696	0.032*	5	0	0	0	5
	Elateridae	<i>Agriotella debilis</i> (LeConte) ☺	0.596	0.042*	29	12	6	7	54
	Leiodidae	<i>Agathidium difforme</i> LeConte ☺	0.883	0.001***	35	4	1	0	40
		<i>Agathidium pulchrum</i> LeConte ☺	0.723	0.003**	13	0	0	0	13
		<i>Agathidium angulare</i> Mannerheim ☺	0.696	0.034*	5	0	0	0	5
	Ptilidae	<i>Ptinela sp.</i> ☺	0.645	0.046*	7	1	1	1	10
	Scolytidae	<i>Trypodendron lineatum</i> Olivier ☺	0.728	0.028*	3	0	0	0	3
	Scydmaenidae	<i>Brachycephus pubipennis</i> (Casey)	0.712	0.002**	117	38	34	36	225
		<i>Stenichmus perforatus</i> (Schaum) ☺	0.608	0.046*	76	33	20	16	145
Staphylinidae	<i>Euplectus sp.</i> ☺	0.656	0.045*	5	1	1	0	7	
	<i>Olisthaerus substriatus</i> (Gyllenhal) ☺	0.564	0.1 ^a	7	0	2	1	10	
SBW / NR	Staphylinidae	<i>Syntomium grahami</i> Hatch ☺	0.607	0.038*	12	7	2	2	23
	Cantharidae	<i>Malthodes parvulus</i> (LeConte) ☺	0.539	0.087 ^a	3	3	0	0	6
SBW / PCT	Leiodidae	<i>Agathidium fawcettae</i> Miller and Wheeler ☺	0.556	0.1 ^a	6	1	6	1	14
NR	Elateridae	<i>Ampedus mixtus</i> (Herbst) ☺	0.568	0.068 ^a	21	41	17	12	91
NR / PCT	Staphylinidae	<i>Hydrosmecta sp.</i>	0.627	0.028*	10	32	23	11	76
NR / BSP	Ciidae	<i>Orthocis punctatus</i> (Mellié) ☺	0.527	0.1 ^a	1	6	1	7	15
	Elateridae	<i>Liotrichus spinosus</i> (LeConte) ☺	0.572	0.07 ^a	1	54	20	42	117
PCT	Melandryidae	<i>Emmesa connectens</i> Newman ☺	0.548	0.081 ^a	14	22	53	32	121
PCT / BSP	Staphylinidae	<i>Atheta sp.5</i> ☺	0.612	0.058 ^a	0	0	3	4	7
NR / PCT / BSP	Staphylinidae	<i>Leptusa brevicollis</i> Casey ☺	0.545	0.067 ^a	0	87	96	176	359

☺ : saproxylic species, *** $P \leq 0.001$; ** $P \leq 0.01$; * $P \leq 0.05$; ^a ≤ 0.1); SBW : spruce budworm outbreak, NR : natural regeneration, PCT : pre-commercial thinning, BSP : black spruce plantation.

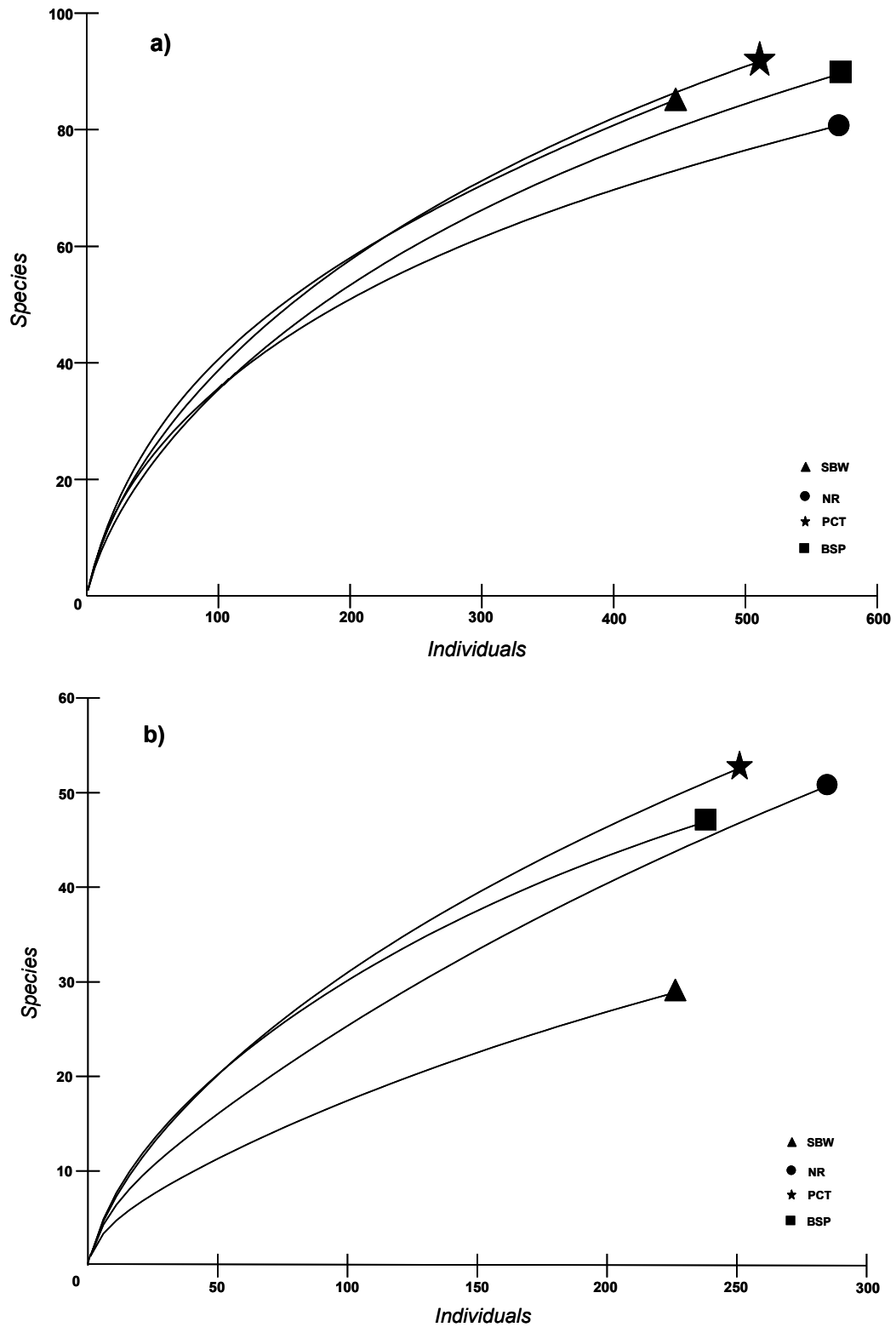


Figure 6. Individual-based rarefaction curves for saproxylic beetles (a) and non-saproxylic beetles (b). SBW : spruce budworm outbreak, NR : natural regeneration, PCT : pre-commercial thinning, BSP : black spruce plantation.

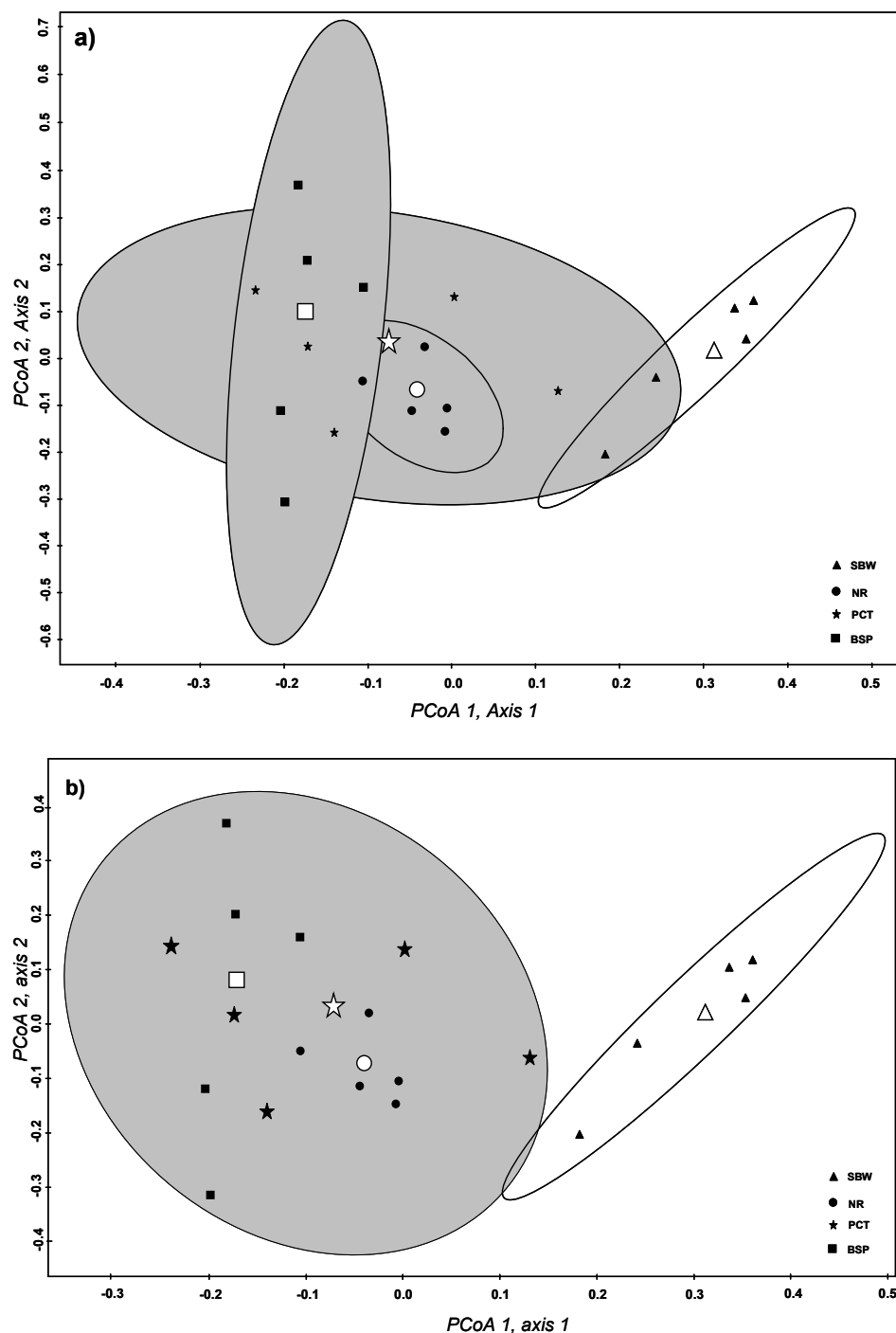


Figure 7. Ordination biplot of a principal coordinate analysis (PCoA) for saproxylic beetles using Jaccard dissimilarity matrix from each treatment **(a)** $F=0.42$; $N_{perm} = 999$; $p_{perm} = 0.741$, with an average distance to centroids NR: 0.4268, PCT: 0.4656, BSP: 0.4549, SBW : 0.4305 and **(b)** from salvaged vs unsalvaged stands ($F=4.38$; $N_{perm} = 999$; $p_{perm} = 0.048^*$). The ellipses represent the 95% confidence intervals. Statistical tests comparing assemblages were done using BETADISPER procedure for R. SBW : spruce budworm outbreak, NR : natural regeneration, PCT : pre-commercial thinning, BSP : black spruce plantation. Salvaged stands are in grey to facilitate interpretation.

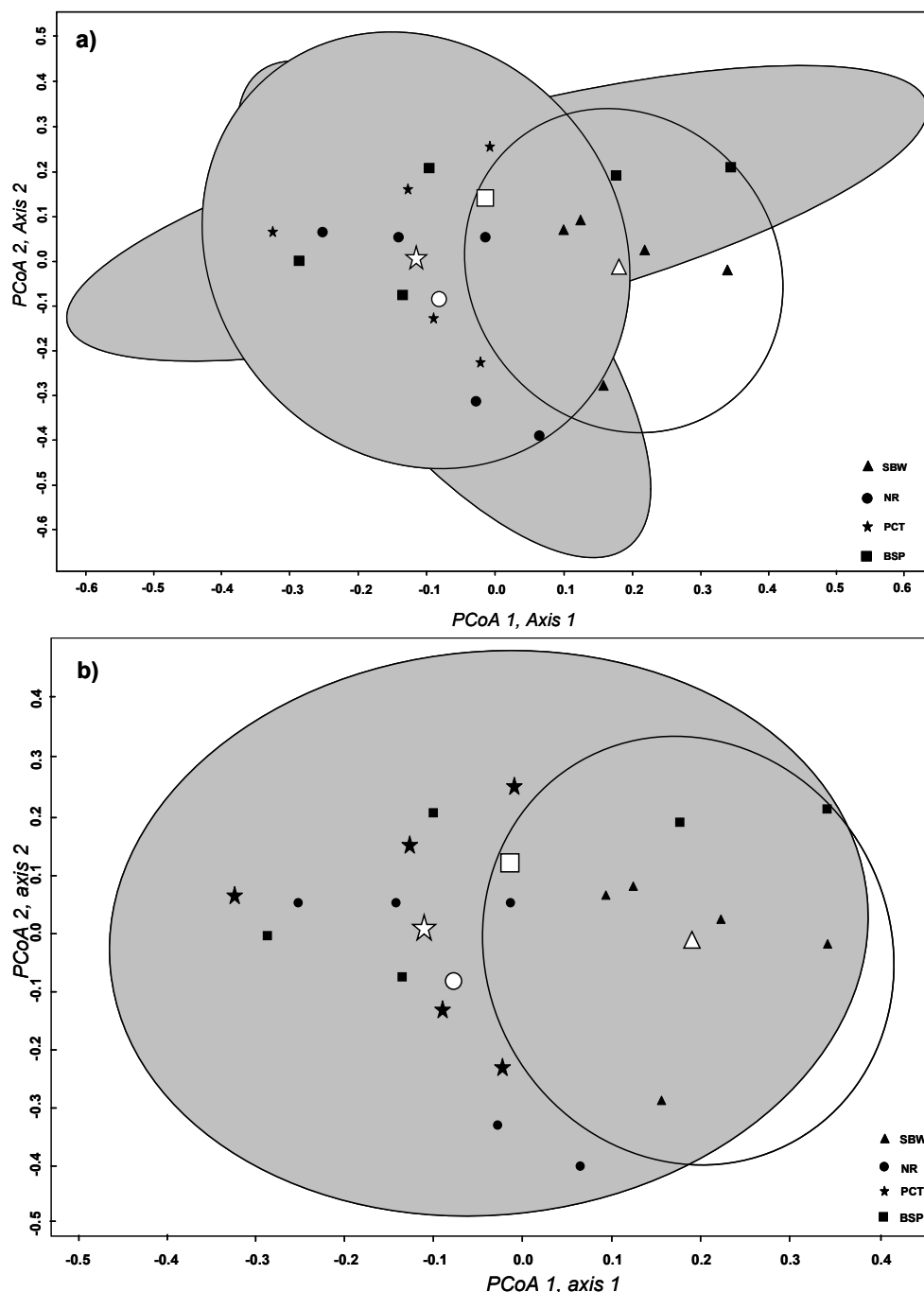


Figure 8. Ordination biplot of a principal coordinate analysis (PCoA) for non-saproxylic beetles using Jaccard dissimilarity matrix from each treatment (a) $F=1.04$; $N_{\text{perm}}=999$; $p_{\text{perm}}=0.421$, with an average distance to centroids NR: 0.4960, PCT: 0.4755, BSP: 0.4777, SBW : 0.4472 and (b) from salvaged vs unsalvaged stands ($F=8.29$ $N_{\text{perm}}=999$; $p_{\text{perm}}=0.01^{**}$). The ellipses represent the 95% confidence intervals. Statistical tests comparing assemblages were done using BETADISPER procedure for R. SBW : spruce budworm outbreak, NR : natural regeneration, PCT : pre-commercial thinning, BSP : black spruce plantation. Salvaged stands are in grey to facilitate interpretation.

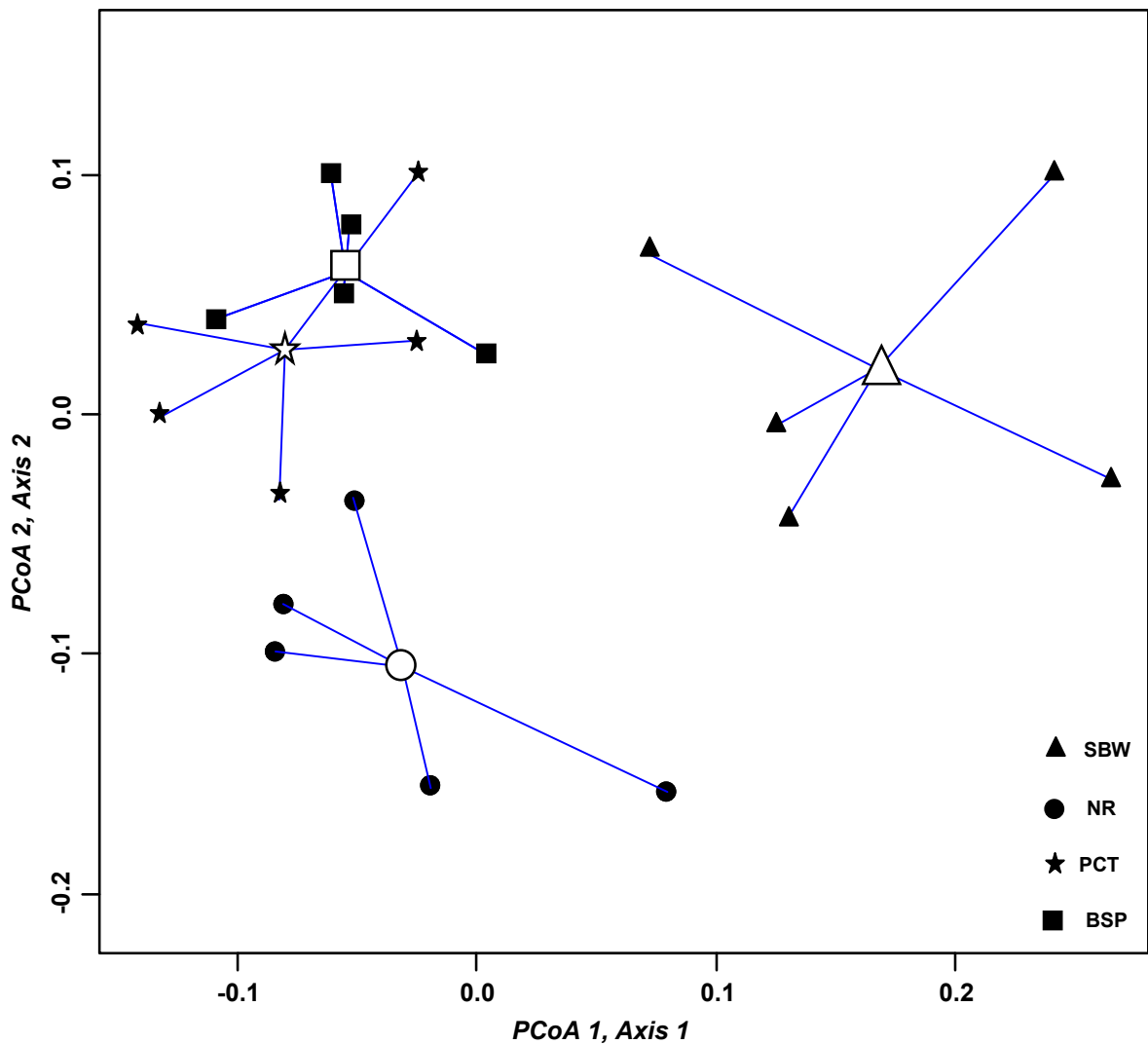


Figure 9. Ordination biplot of a principal coordinate analysis (PCoA) for environmental variables (canopy openness, basal area of trees, basal area of saplings, species richness of saplings, cover of understory vegetation, basal area of stumps and DDW volume) using Bray-Curtis dissimilarity matrix from each treatment $F = 3.34$; $N_{perm} = 999$; $p_{perm} = 0.043^*$, with an average distance to centroids NR: 0.0807, PCT: 0.0817, BSP: 0.0524, SBW : 0.1105. Statistical tests comparing assemblages were done using BETADISPER procedure for R. SBW : spruce budworm outbreak, NR : natural regeneration, PCT : pre-commercial thinning, BSP : black spruce plantation.

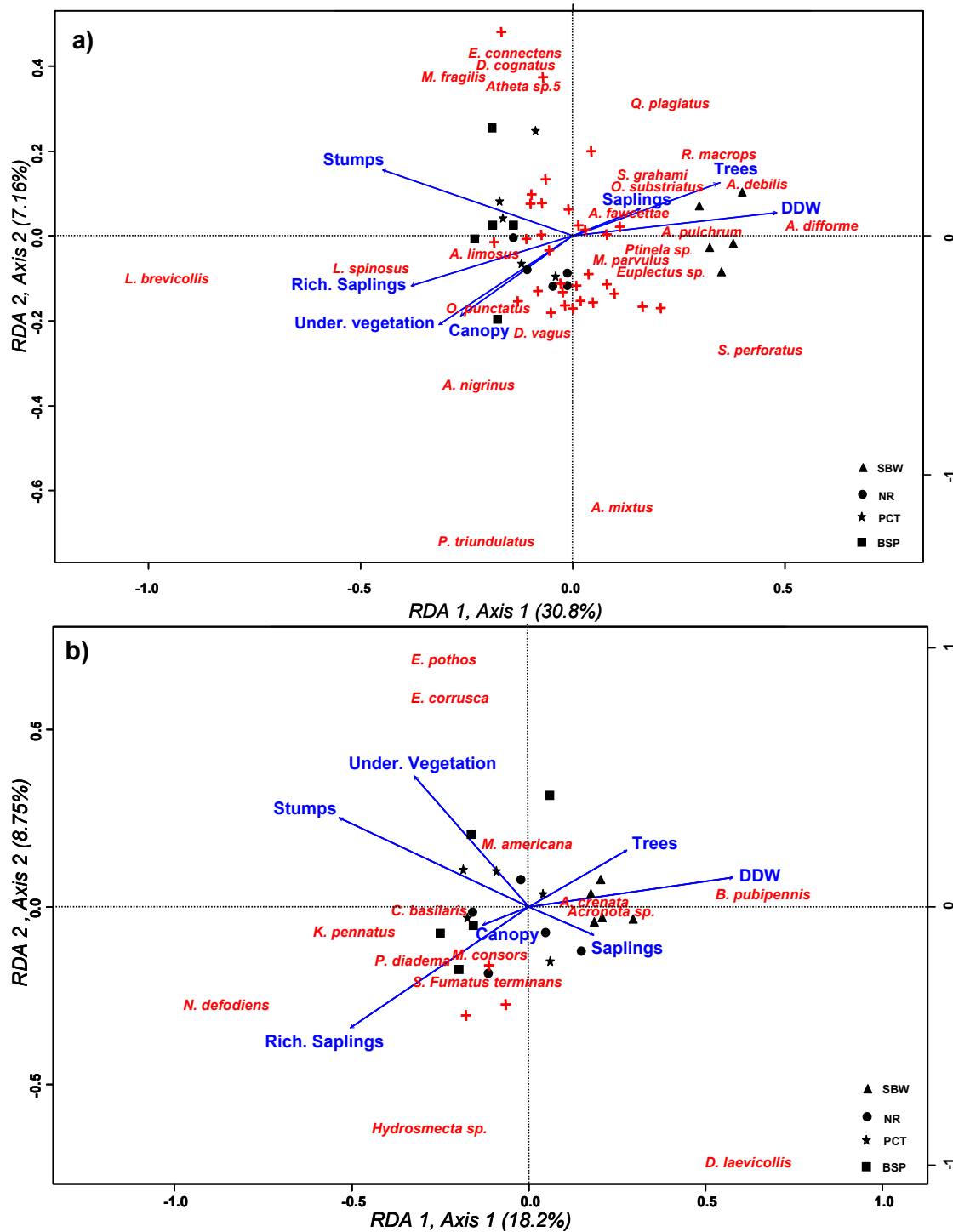


Figure 10. RDA ordination of (a) saproxylic beetles - $F = 1.99$, $p_{Perm} = 0.001^{***}$, $N_{Perm} = 999$ permutations - and (b) non-saproxylic beetles - $F = 1.06$, $p_{Perm} = 0.357$, $N_{Perm} = 999$ permutations - (only species with $n \geq 6$ were used, with a Hellinger transformation). Species are in red and the environmental variables in blue with arrows. SBW : spruce budworm outbreak, NR : natural regeneration, PCT : pre-commercial thinning, BSP : black spruce plantation.

Conclusion

La mise en œuvre de l'aménagement écosystémique en forêt boréale nécessite d'avoir du recul sur les effets à plus ou moins long terme des coupes forestières. Ainsi, les trois scénarios sylvicoles utilisés dans la sapinière à bouleau blanc de l'Est semblent avoir généré des conditions sensiblement différentes de celles résultant de l'épidémie de TBE. La coupe de récupération (CPRS) a modifié le milieu (bois mort moins abondant, ouverture plus importante de la canopée) et par le fait même les communautés de coléoptères (saproxyliques), comparativement à la perturbation naturelle, et ce peu importe les traitements sylvicoles subséquents. De plus, un gradient d'intensité ou de similarité avec la perturbation naturelle se dégageait de façon plus nuancée, où la CPRS avec régénération naturelle (RN) et/ou l'EPC semblaient plus proches de la TBE que la plantation qui, elle, apparaissait comme étant la plus éloignée en termes d'assemblages d'espèces et de variables environnementales. Ceci pourrait s'expliquer par les multiples interventions humaines qui se sont succédées dans le milieu (CPRS, puis scarifiage) ou le fait de changer d'essence (changement d'espèce avec la plantation d'épinette noire, voir aussi Janssen *et al.*, 2011) et ce dans un laps de temps relativement court. L'éclaircie précommerciale quant à elle, pourrait être considérée comme une forme de restauration dans la mesure où cette dernière a pour but de diminuer la densité de feuillus générée par la CPRS ramenant ainsi une composition plus proche des peuplements issus d'infestations de TBE.

Assemblages des coléoptères

Bien que les différences d'abondance et de richesse spécifique n'étaient pas significatives entre les scénarios sylvicoles et les peuplements TBE, les assemblages d'espèces différaient. De plus, les conditions environnementales occasionnées par l'infestation de TBE se définissaient par un milieu relativement fermé, contrairement aux pratiques forestières qui génèrent un milieu beaucoup plus ouvert même 20 ans après perturbations.

Par ailleurs, la plupart des espèces – saproxyliques- indicatrices (cf. partie Résultats dans Chapitre principal) étaient associées aux peuplements TBE, notamment le genre *Agathidium*, ce qui s'ajoute à des résultats relativement similaires de Bouchard (2000) qui avait trouvé ce même *genre* en forte abondance dans des vieux peuplements de sapins de la Gaspésie.

L'absence de patron écologique clair pour les communautés de coléoptères non-saproxyliques peut s'expliquer par la présence d'un nombre considérable de guildes écologiques, répondant à des variables biologiques (par exemple l'herbivorie, la prédation, le parasitisme, etc...) ou physiques (héliophilie) non mesurées dans la présente étude. En effet, leur seule ressemblance est qu'ils ne sont pas considérés comme des coléoptères saproxyliques.

Le bois mort, source de vie

En Scandinavie, de nombreuses espèces de coléoptères saproxyliques seraient affectées par la modification des patrons spatiaux et temporels occasionnés par les activités de l'industrie forestière dans la forêt boréale, notamment par la raréfaction du bois mort dans les peuplements aménagés (Jonsell et Nordlander, 2002; McGeoch *et al.*, 2007). Ainsi, malgré des volumes de bois mort au sol relativement importants dans les peuplements

récupérés - 42 à 52 m³/ha - (comparativement au cas de la Scandinavie: 6 à 13 m³/ha), les assemblages d'espèces saproxyliques diffèrent en terme de composition vis-à-vis des espèces originelles des peuplements issus de TBE. Nous avons donc pu confirmer que la variable environnementale expliquant le mieux l'occurrence des coléoptères saproxyliques est clairement le volume de bois mort au sol (les espèces saproxyliques indicatrices se trouvent *majoritairement* en TBE...). Ce résultat va dans le même sens que, la littérature affluente des dernières années, traitant de l'importance du bois mort pour les insectes saproxyliques (Grove, 2002; Jacobs *et al.*, 2007; McGeoch *et al.*, 2007; Økland *et al.*, 1996; Siitonen, 2001; Stenbacka *et al.*, 2010). La présence de bois mort à tous les stades de dégradation est un attribut caractéristique des forêts régies par une dynamique naturelle. Au même titre que la Suède a signalé qu'environ 60% des coléoptères saproxyliques sont actuellement sur la liste rouge des espèces menacées en Suède (Jonsell *et al.*, 1998; Tikkanen *et al.*, 2007), il serait pertinent et utile d'avoir une liste similaire en Amérique du Nord. Par ailleurs, en Europe, suite à l'impact de la foresterie sur les coléoptères saproxyliques, on expérimente depuis déjà quelques années des approches d'aménagement visant à maintenir la diversité de la faune saproxylique (Gibb *et al.*, 2006; Matveinen-Huju *et al.*, 2006) notamment par l'utilisation de zone de rétention (HyvÄRinen *et al.*, 2006; McGeoch *et al.*, 2007; Stenbacka *et al.*, 2010; Vanha-Majamaa et Jalonen, 2001). Bien que l'entomofaune saproxylique semblerait relativement résiliente aux différents type de perturbations (Siitonen, 2011), de récents travaux au Canada ont pourtant démontré l'utilité des zones de rétention et ont particulièrement insisté sur le recrutement régulier d'un nombre de tiges de bois mort pour assurer la conservation des espèces saproxyliques (Work et Hibbert, 2011). Ce recrutement de matière ligneuse moribonde ou en voie de l'être doit se faire de manière régulière, pour toutes les essences et les classes d'âge afin d'augmenter

la résilience des communautés de coléoptères qui pourraient être spécialisées sur un certain type de bois mort (Jacobs *et al.*, 2007; Langor *et al.*, 2008; Stenbacka *et al.*, 2010; Work *et al.*, 2010).

Implications forestières et recommandations

À l'heure où ces lignes sont écrites, le régime forestier québécois est en plein changement pour s'ajuster sur le plan d'une foresterie durable notamment via l'application de l'aménagement forestier écosystémique et la conservation de la biodiversité dans la loi provinciale (MRNF, 2011). La réserve faunique des Laurentides est un territoire où le gouvernement québécois a élaboré un projet pilote pour la mise en œuvre de l'aménagement écosystémique. Notre étude suggère qu'il est important de se pencher sur la dynamique du bois mort et de ses caractéristiques (essence, volume, nombre, stade de décomposition...) lors des aménagements forestiers. Les espèces du genre *Agathidium* semblent être de *solides* indicateurs de forêts matures ou partiellement aménagées, ces dernières étant caractérisées par d'importantes quantités de bois mort, facteur essentiel au maintien d'une continuité forestière. De plus, il serait important de continuer à mesurer les effets à plus long terme des pratiques forestières afin de déterminer comment varie cet attribut clé dans le temps ainsi que les communautés de coléoptères qui y sont associées. Par ailleurs, la CPRS avec la régénération naturelle, bien que relativement plus proche des peuplements post-TBE, semble différer tout de même en termes d'assemblages spécifiques, indiquant que cette pratique forestière, telle que pratiquée présentement, a des effets négatifs sur les communautés à l'échelle du peuplement, même 20 ans plus tard. En effet, même si les volumes de bois morts restent élevés dans les peuplements aménagés, cela représente tout de même une réduction de 67% comparativement aux peuplements

sévèrement affectés par la TBE. Ces épidémies génèrent de grandes quantités de bois mort et d'excellents habitats pour de nombreuses espèces saproxyliques, il semble donc important de minimiser l'impact des coupes de récupération afin de conserver la biodiversité associée aux forêts endommagées. La préservation de zones naturellement perturbées apparaît ainsi comme une solution utile lors des coupes de récupération dans la sapinière à bouleau blanc de l'Est. Cependant, pour mettre en oeuvre l'aménagement écosystémique dans la sapinière à bouleau blanc, il ne s'agit pas seulement de laisser une quantité suffisante de bois mort au sol mais aussi de préserver des zones vertes afin d'assurer un recrutement d'arbres morts. Cela permettrait le maintien d'une diversité d'attributs écologiques et la conservation des espèces saproxyliques originelles afin de maintenir leurs rôles fonctionnels dans l'écosystème.

Bibliographie

- Anderson, J.E., 1991. A conceptual framework for evaluating and quantifying naturalness. *Conservation Biology* 5, 347-352.
- Angelstam, P.K., 1998. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *Journal of Vegetation Science* 9, 593-602.
- Angermeier, P.L., 2000. The natural imperative for biological conservation. *Conservation Biology* 14, 373-381.
- Armstrong, G.W., Adamowicz, W.L., Beck, J.A., Cumming, S.G., Schmiegelow, F.K.A., 2003. Coarse filter ecosystem management in a nonequilibrating forest. *Forest Science* 49, 209-223.
- Bélanger, L., 2001. La forêt mosaïque comme stratégie de conservation de la biodiversité de la sapinière boréale de l'Est : l'expérience de la forêt Montmorency. *Le Naturaliste Canadien* 125, 18 - 25.
- Blais, J.-R., 1983. Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 13, 539-547.
- Bouchard, M., 2000. Effets de la coupe à blanc et de la structure de la forêt sur les communautés de léiodides (Coleoptera : Leiodidae) dans des sapinières boréales. In, *Départements des sciences du bois et de la forêt. Université Laval, Québec*, 39 p.
- Bouchard, M., Kneeshaw, D., Bergeron, Y., 2006. Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forests. *Ecology* 87, 2319-2329.
- Bouchard, M., Pothier, D., 2010. Spatiotemporal variability in tree and stand mortality caused by spruce budworm outbreaks in eastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 40, 86-94.
- Brundtland, G.H., 1987. World commission on environment and development. *Our common future*, 8-9.
- Burton, P.J., Messier, C., Adamowicz, W.L., Kuuluvainen, T., 2006. Sustainable management of Canada's boreal forests: Progress and prospects. *Ecoscience* 13, 234-248.
- Carignan, V., Villard, M.-A., 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental Monitoring and Assessment* 78, 45-61.
- CBD, 2010. 3ième éditions des Perspectives mondiales de la diversité biologique. *Convention sur la Diversité Biologique, Montréal, Québec, Canada*, 94 p.
- Chapin Iii, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Diaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234-242.
- Conseil Canadien des Ministres des Forêts, 1997. Critères et indicateurs de l'aménagement durable des forêts au Canada, Rapport technique. Ottawa, 136 p.
- Dajoz, R., 1998. Les insectes et la forêt: rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier. *Technique & documentation-Lavoisier*.
- Déclaration de Rio sur l'environnement et le développement, principes de gestion des forêts. Sommet Planète Terre. Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement. Rio de Janeiro, Brésil. 3-14 juin 1992. Consulté sur internet le 3-04-2009 <http://www.un.org/french/events/rio92/rio-fp.html>

- Déry, S., Bélanger, L., Marchand, S., Côté, S., 2000. Succession après épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) dans des sapinières boréales pluviales de seconde venue. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 801-816.
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67, 345-366.
- Environnement Canada. 2010. Normales climatiques au Canada 1971-2000. http://climate.weatheroffice.gc.ca/Welcome_f.html. [Consulté le 3 avril 2011].
- Esseen, P.-A., Ehnström, B., Ericson, L., Sjöberg, K., 1997. Boreal forests. *Ecological Bulletins*, 16-47.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 487-515.
- 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.
- Grenon, F., Jetté J.-P. et Leblanc M. 2010. Manuel de référence pour l'aménagement écosystémique des forêts au Québec – Module 1 - Fondements et démarche de la mise en oeuvre, Québec, Centre d'enseignement et de recherche en foresterie de Sainte-Foy inc. et ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'environnement et de la protection des forêts, 51 p.
- Grondin, P., Cimon, A., 2003. Les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière. Québec, Canada. 219 p.
- Grove, S.J., 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 1-23.
- Hartley, M.J., 2002. Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management* 155, 81-95.
- Humphrey, J.W., Hawes, C., Peace, A.J., Ferris-Kaan, R., Jukes, M.R., 1999. Relationships between insect diversity and habitat characteristics in plantation forests. *Forest Ecology and Management* 113, 11-21.
- Hunter, M.L., 1990. *Wildlife, forests, and forestry*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 370 p.
- Hyvärinen, E., Kouki, J., Martikainen, P., 2006. Fire and green-tree retention in conservation of red-listed and rare deadwood-dependent Beetles in Finnish boreal forests. *Conservation Biology* 20, 1710-1719.
- 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., Hébert, C., Fortin, D., 2011. Biodiversity conservation in old-growth boreal forest: black spruce and balsam fir snags harbour distinct assemblages of saproxylic beetles. *Biodiversity and Conservation*, 1-16.
- Jonsell, M., Nordlander, G., 2002. Insects in polypore fungi as indicator species: a comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood. *Forest Ecology and Management* 157, 101-118.
- Jonsell, M., Weslien, J., Ehnström, B., 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation* 7, 749-764.

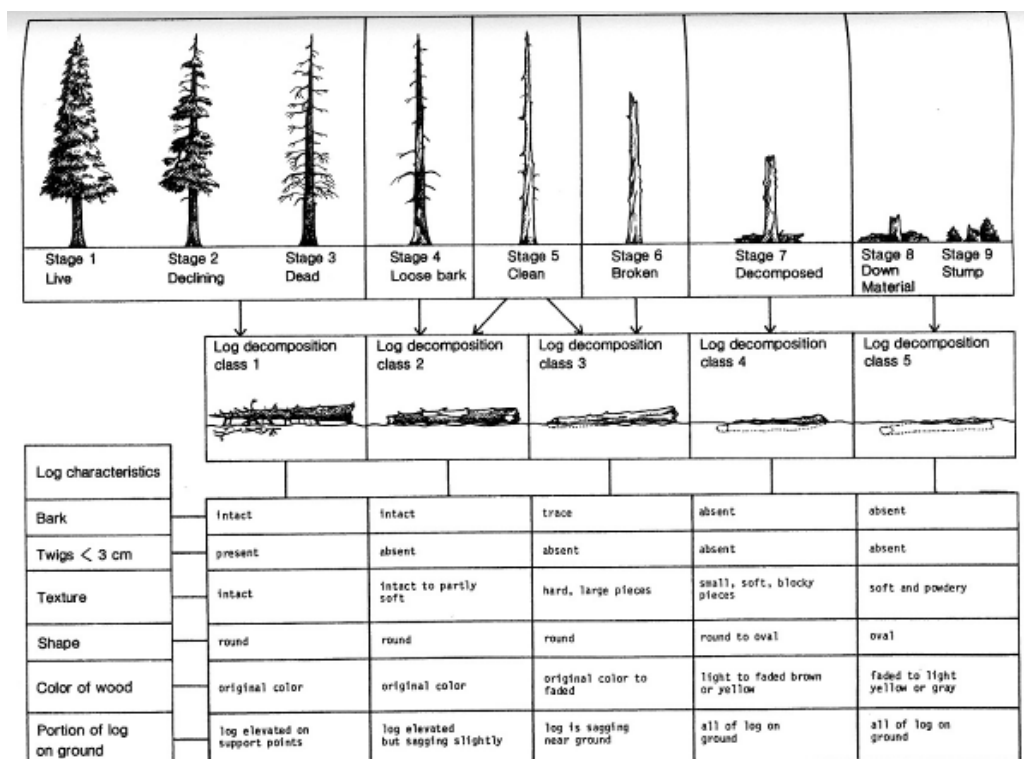
- Kim, K.C., 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiversity and Conservation* 2, 191-214.
- Langor, D.W., Hammond, H.E.J., Spence, J.R., Jacobs, J., Cobb, T.P., 2008. Saproxylic insect assemblages in canadian forests: diversity, ecology, and conservation. *The Canadian Entomologist* 140, 453-474.
- 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.
- Lindhe, A., Lindelöw, Å., Åsenblad, N., 2005. Saproxylic beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodiversity and Conservation* 14, 3033-3053.
- Loreau, M., 2009. Développement durable: quelques points litigieux. *Les ateliers de l'éthique* 4, 36-45.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A., 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294, 804-808.
- Martikainen, P., Kaila, L., 2004. Sampling saproxylic beetles: lessons from a 10-year monitoring study. *Biological Conservation* 120, 171-181.
- Matveinen-Huju, K., Niemelä, J., Rita, H., O'Hara, R.B., 2006. Retention-tree groups in clear-cuts: do they constitute "life-boats" for spiders and carabids? *Forest Ecology and Management* 230, 119-135.
- McGeoch, M.A., 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews* 73, 181-201.
- McGeoch, M.A., Schroeder, M., Ekbohm, B., Larsson, S., 2007. Saproxylic beetle diversity in a managed boreal forest: importance of stand characteristics and forestry conservation measures. *Diversity and Distributions* 13, 418-429.
- Miller, J.C., 1993. Insect natural history, multi-species interactions and biodiversity in ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 2, 233-241.
- Montreal Process, 1995. Criteria and indicators for conservation and sustainable management of temperate and boreal forest. Canadian Forest Service, Hull, Québec, 27 p.
- Morin, H., Laprise, D., Simard, A.-A., Amouch, S., 2008. Régime des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'Est de l'Amérique du Nord. In: Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Drapeau, P., Bergeron, Y., 2008. Aménagement écosystémique en forêt boréale. *Presse de l'Université du Québec*, pp. 165-192.
- MRNF, 1994. Stratégie de protection des forêts. Ministère des Ressources naturelles, Québec. Canada.
- MRNF, 2011. L'aménagement écosystémique: au coeur de la gestion des forêts. <http://www.mrn.gouv.qc.ca/forets/amenagement/amenagement-ecosystemique.jsp> [Consulté le 3 avril 2011].
- Niemela, 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.

- Noss, R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology* 4, 355-364.
- Økland, B., Bakke, A., Hågvar, S., Kvamme, T., 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation* 5, 75-100.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J., Collins, S.L., 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54, 129-136.
- Pickett, S.T.A., White, P.S., 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, Florida, USA. 472 p.
- Schoener, T.W., 1986. Kinds of ecological communities - ecology becomes pluralistic. In: Diamond, J.C., *Community Ecology*. Harper and Row, New York, pp. 467-479.
- Seastedt, T.R., 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology* 29, 25-46.
- 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., 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.
- Sousa, W.P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15, 353-391.
- Speight, M., 1989. *Saproxylic invertebrates and their conservation*. nature and Environnement Series 42 Council of Europe, Strasbourg. 79 p.
- Spence, J.R., 2001. The new boreal forestry: adjusting timber management to accommodate biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 591-593.
- Stenbacka, F., Hjältén, J., Hilszczański, J., Dynesius, M., 2010. Saproxylic and non-saproxylic beetle assemblages in boreal spruce forests of different age and forestry intensity. *Ecological Applications* 20, 2310-2321.
- Tikkanen, O.-P., Heinonen, T., Kouki, J., Matero, J., 2007. Habitat suitability models of saproxylic red-listed boreal forest species in long-term matrix management: cost-effective measures for multi-species conservation. *Biological Conservation* 140, 359-372.
- Turner, M.G., 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91, 2833-2849.
- Vanha-Majamaa, I., Jalonen, J., 2001. Green tree retention in Fennoscandian forestry. *Scandinavian Journal of Forest Research* 16, 79 - 90.
- Williams, D.W., Liebhold, A.M., 2000. Spatial synchrony of spruce budworm outbreaks in eastern north America. *Ecology* 81, 2753-2766.
- Wilson, E.O., 1987. *The little things that run the World (the importance and conservation of invertebrates)*. *Conservation Biology* 1, 344-346.
- Work, T.T., Hibbert, A., 2011. Estimating species loss of saproxylic insects under scenarios of reduced coarse woody material in eastern boreal forests. *Ecosphere* 2, 41.
- Work, T.T., Jacobs, J.M., Spence, J.R., Volney, W.J., 2010. High levels of green-tree retention are required to preserve ground beetle biodiversity in boreal mixedwood forests. *Ecological Applications* 20, 741-751.

Annexe C. Photographie d'un piège à impact multidirectionnel, © Olivier Norvez.



Annexe D. Classes de Hunter des stades de décomposition des débris ligneux, utilisées lors de l'inventaire des débris ligneux.



Annexe E. Liste des taxons échantillonnés à l'aide d'un piège à impact et leur abondance dans différents types de perturbations (SBW, NR, PCT et BSP), toutes répétées cinq fois. Les espèces suivies d'une étoile (*) sont considérées comme étant saproxyliques.

Families	Species	Disturbances				Total
		SBW	NR	PCT	BSP	
Anobiidae	<i>Dorcatoma pallicornis</i> LeConte*	1	0	0	0	1
	<i>Xestobium gaspensis</i> White*	0	2	0	0	2
Anthicidae	<i>Ischalia costata</i> (LeConte)	0	1	0	0	1
Brentidae	<i>Apione</i> sp.	0	0	0	1	1
Byrrhidae	<i>Byrrhus geminatus</i> LeConte	1	0	0	0	1
Byturidae	<i>Byturus unicolor</i> Say	0	0	1	0	1
Cantharidae	<i>Dichelotarsus laevicollis</i> (Kirby)	29	24	15	11	79
	<i>Dichelotarsus piniphilus</i> (Eschscholtz)	1	0	1	0	2
	<i>Dichelotarsus puberulus</i> LeConte	0	0	1	0	1
	<i>Malthodes fragilis</i> (LeConte)*	6	37	30	32	105
	<i>Malthodes parvulus</i> (LeConte)*	3	3	0	0	6
	<i>Pacificanthia curtisi</i> (Kirby)	1	0	0	0	1
	<i>Podabrus diadenna</i> (Fabricius)	0	1	3	2	6
	<i>Podabrus frater</i> LeConte	0	1	1	2	4
	<i>Podabrus piniphilus</i> Eschscholtz	0	0	0	1	1
	<i>Rhagonycha fraxini</i> (Say)	0	0	2	2	4
	<i>Rhagonycha hirticula</i> (Green)	0	0	1	0	1
	<i>Rhagonycha recta</i> (Melsheimer)	0	1	1	1	3
	<i>Rhagonycha tenuis</i> (Green)	0	0	1	3	4
Carabidae	<i>Aculpalpus meridianus</i> (Linné)	0	1	0	0	1
	<i>Agonum gratiosum</i> (Mannerheim)	0	0	1	0	1
	<i>Bradycellus lugubris</i> LeConte	0	1	1	0	2
	<i>Calathus ingratus</i> Dejean	0	1	0	2	3
	<i>Harpalus somnulentus</i> Dejean	0	0	1	0	1
	<i>Evodinus monticola</i> (Randal)*	1	0	0	0	1
Cerambycidae	<i>Pygoleptura nigrella</i> (Say)*	0	1	0	0	1
	<i>Xestoleptura tibialis</i> (LeConte)*	0	0	2	0	2
	<i>Altica corni</i> Woods	0	0	0	1	1
Chrysomelidae	<i>Syneta extorris borealis</i> W.J.Brown	1	1	0	1	3
	<i>Syneta pilosa</i> Brown	0	1	1	0	2
	<i>Cis fuscipes</i> Mellié*	0	0	1	1	2
Ciidae	<i>Dolichocis manitoba</i> Dury*	1	0	0	0	1
	<i>Octotemnus laevis</i> Casey*	0	0	1	0	1
	<i>Orthocis punctatus</i> (Mellié)*	1	6	1	7	15
	<i>Clambus howdeni</i> Endrody-Younga*	0	1	1	0	2
Clambidae	<i>Mulsantina hudsonica</i> (Casey)	0	1	0	0	1
Coccinellidae	<i>Clypastraea fusca</i> Harold*	0	1	0	0	1
Corylophidae	<i>Atomaria</i> sp.*	2	0	0	0	2
	<i>Cryptophagus</i> sp.*	1	0	0	0	1
	<i>Henoticus mycetoecus</i> (Park)*	0	0	0	1	1
	<i>Myrmedophila americana</i> (LeConte)	3	1	4	2	10

	<i>Pteryngium crenatum</i> (Gyllenhal)*	5	0	0	0	5
Curculionidae	<i>Anthonomus sp1</i>	1	0	0	0	1
	<i>Carphonotus testaceus</i> Casey*	0	1	0	0	1
	<i>Pissodes strobi</i> (Peck)*	1	0	0	0	1
	<i>Pseudanthonomus rufulus</i> Dietz	0	0	0	1	1
	<i>Rhyncolus macrops</i> Buchanan*	14	0	0	0	14
Dysticidae	<i>Hydroporus sp.</i>	0	1	0	0	1
Elateridae	<i>Agriotella debilis</i> (LeConte)*	29	12	6	7	54
	<i>Agriotella sp.</i> W.J. Brown*	0	2	1	0	3
	<i>Agriotes limosus</i> (LeConte)*	0	11	6	3	20
	<i>Ampedus fuscus</i> (LeConte)*	0	0	0	1	1
	<i>Ampedus mixtus</i> (Herbst)*	21	41	17	12	91
	<i>Ampedus molestus</i> (LeConte)*	1	0	0	0	1
	<i>Ampedus nigrinus</i> (Herbst)*	9	38	24	26	97
	<i>Ampedus pullus</i> Germar*	1	2	1	1	5
	<i>Ampedus sanguinepennis</i> (Say)*	0	0	0	1	1
	<i>Corymbitodes pygmaeus</i> (Van Dyke)*	0	2	7	2	11
	<i>Dalopius agnellus</i> W.J. Brown*	0	1	0	0	1
	<i>Dalopius brevicornis</i> W.J. Brown*	0	0	0	1	1
	<i>Dalopius cognatus</i> W.J. Brown*	0	5	4	4	13
	<i>Dalopius insolitus</i> W.J. Brown*	0	1	0	0	1
	<i>Dalopius vagus</i> W.J. Brown*	1	3	2	4	10
	<i>Denticollis denticornis</i> (Kirby)*	14	9	9	9	41
	<i>Eanus decoratus</i> (Mannerheim)*	4	9	6	1	20
	<i>Eanus estriatus</i> (LeConte)*	1	1	1	0	3
	<i>Eanus maculipennis</i> LeConte*	2	3	8	1	14
	<i>Hypnoidus bicolor</i> (Eschscholtz)*	0	0	0	1	1
	<i>Limonius aeger</i> LeConte*	5	6	1	4	16
	<i>Liotrichus spinosus</i> (LeConte)*	1	54	20	42	117
	<i>Melanotus castanipes</i> (Paykull)*	0	0	1	0	1
	<i>Nitidolimonius resplendens</i> (Eschscholtz)	0	0	0	1	1
	<i>Pseudanostirus triundulatus</i> (Randall)*	5	32	40	36	113
	<i>Pseudanostirus watsoni</i> (W.J. Brown)*	0	0	0	1	1
	<i>Sericus incongruus</i> (LeConte)*	6	12	4	3	25
	<i>Sylvanelater mendax</i> (LeConte)*	0	4	2	3	9
Eucinetidae	<i>Eucinetus punctulatus</i> LeConte*	2	3	0	2	7
	<i>Eucinetus testaceus</i> LeConte*	11	2	2	5	20
Eucnemidae	<i>Epiphanis cornutus</i> Eschscholtz*	5	6	10	4	25
Hydrophilidae	<i>Anacaena limbata</i> (Fabricius)	0	0	1	1	2
	<i>Crenitis digestia</i> (LeConte)	0	0	0	1	1
	<i>Cymbiodyta vindicata</i> Fall	0	1	0	0	1
Kateritidae	<i>Katerites pennatus</i> (Murray)	0	3	6	12	21
Laemophloeidae	<i>Laemophloeus biguttatus</i> Say*	0	0	0	1	1
Lampyridae	<i>Ellychnia corrusca</i> (Linné)	4	3	7	15	29
Lathridiidae	<i>Corticaria sp.*</i>	5	3	1	3	12
	<i>Corticarina cavicollis</i> (Mannerheim)*	0	1	0	0	1
	<i>Cortinicara gibbosa</i> (Herbst)*	0	5	2	7	14

	<i>Enicmus tenuicornis</i> LeConte*	1	4	5	4	14
	<i>Lathridius sp.*</i>	0	0	4	3	7
	<i>Melanophthalma sp.*</i>	0	1	2	1	4
Leioididae	<i>Agathidium angulare</i> Mannerheim*	5	0	0	0	5
	<i>Agathidium aristerium</i> Wheeler*	1	0	0	0	1
	<i>Agathidium atronitrens</i> Fall*	6	2	2	2	12
	<i>Agathidium depressum</i> Fall*	0	0	0	1	1
	<i>Agathidium difforme</i> LeConte*	35	4	1	0	40
	<i>Agathidium exiguum</i> Melsheimer*	2	1	2	4	9
	<i>Agathidium fawcettae</i> Miller & Wheeler*	6	1	6	1	14
	<i>Agathidium pulchrum</i> LeConte*	13	0	0	0	13
	<i>Agathidium rubellum</i> Fall*	1	3	1	3	8
	<i>Agathidium sp.*</i>	1	0	0	2	3
	<i>Anisotoma geminata</i> (Horn)*	2	0	0	0	2
	<i>Anisotoma inops</i> Brown*	0	1	0	0	1
	<i>Anisotoma sp.*</i>	0	0	0	2	2
	<i>Catops basilaris</i> Say	1	1	7	7	16
	<i>inconnu sp.</i>	0	1	0	0	1
	<i>Leiodes assimilis</i> (LeConte)	0	1	0	0	1
	<i>Leiodes collaris</i> (LeConte)	0	0	2	1	3
	<i>Leiodes impersonata</i> W.J.Brown	0	0	0	1	1
	<i>Sciodrepoides fumatus terminans</i> (LeConte)	0	5	1	4	10
	<i>Sciodrepoides watsoni hornianus</i> (Blanchard)	2	0	0	1	3
Lycidae	<i>Dictyoptera aurora</i> (Herbst)*	7	4	5	2	18
Melandryidae	<i>Emmesa connectens</i> Newman*	14	22	53	32	121
	<i>Hallomenus binotatus</i> (Quensel)*	1	1	1	0	3
	<i>Serropalpus coxalis</i> Mank*	0	1	1	1	3
	<i>Zilora nuda</i> Provancher*	1	0	0	0	1
Monotomidae	<i>Rhizophagus dimidiatus</i> (Mannerheim)*	2	4	1	4	11
Mordelidae	<i>Mordellaria borealis</i> (LeConte)*	1	0	0	0	1
Nitidulidae	<i>Epuraea boreades</i> Parsons*	0	0	0	2	2
	<i>Epuraea parsonsi</i> Connell*	1	0	1	0	2
	<i>Epuraea planulata</i> Erichson*	0	2	0	2	4
	<i>Epuraea sp.*</i>	1	0	0	0	1
	<i>Epuraea terminalis</i> Mannerheim*	1	1	2	5	9
	<i>Epuraea truncatulla</i> Mannerheim*	1	0	0	0	1
Oedemerinae	<i>Asclera ruficollis</i> (Say)*	0	0	0	2	2
Orsodacnidae	<i>Orsodacne atra</i> (Ahrens)	0	1	0	0	1
Ptiliidae	<i>Acrotrichis sp.*</i>	2	2	5	4	13
	<i>inconnu sp.*</i>	0	0	1	0	1
	<i>Nephanes sp.*</i>	1	1	2	0	4
	<i>Pteryx sp.*</i>	1	3	5	0	9
	<i>Ptiliolulum sp.*</i>	1	0	1	2	4
	<i>Ptinela sp.*</i>	7	1	1	1	10
Pyrochroidae	<i>Dendroides concolor</i> (Newman)*	0	2	3	5	10

	<i>Schizotus cervicalis</i> Newman*	0	0	1	0	1	
Pythidae	<i>Phyto niger</i> Kirby*	0	0	0	1	1	
Salpingidae	<i>Rhinosinus viridiaeneus</i> (LeConte)*	1	3	2	1	7	
Scarabaeidae	<i>Aphodius leopardus</i> Horn	1	0	0	2	3	
	<i>Caelius rufescens</i> Horn	2	1	2	0	5	
	<i>Dichelonyx subvittata</i> (LeConte)	0	0	0	1	1	
Scirtidae	<i>Cyphon obscurus</i> (Guérin & Méneville)	0	1	1	0	2	
	<i>Cyphon variabilis</i> (Thunberg)	0	0	1	0	1	
Scolytidae	<i>Cryphalus ruficollis</i> Hopkins*	1	1	0	0	2	
	<i>Dryocoetes affaber</i> (Mannerheim)*	0	0	0	1	1	
	<i>Dryocoetes autographus</i> (Ratzeburg)*	1	0	1	0	2	
	<i>inconnu sp.</i>	0	0	0	3	3	
	<i>Pityophthorus sp.*</i>	0	0	1	0	1	
	<i>Polypragus rufipennis</i> (Kirby)*	0	0	1	0	1	
	<i>Trypodendron lineatum</i> Olivier*	3	0	0	0	3	
	<i>Xyleborus sayi</i> (Hopkins)*	0	0	0	1	1	
	Scraptiidae	<i>Anaspis flavipennis</i> Haldeman*	0	0	0	1	1
		<i>Anaspis rufa</i> Say*	0	1	2	1	4
<i>Canifa pallipes</i> (Melsheimer)*		1	0	0	0	1	
<i>Canifa pusilla</i> (Haldeman)*		1	1	0	1	3	
Scydmaenidae	<i>Bradyceps pubipennis</i> (Casey)	117	38	34	36	225	
	<i>Bradyceps subpunctatus</i> (LeConte)	0	0	0	4	4	
	<i>inconnu sp.</i>	0	0	0	1	1	
	<i>Mycroscydmus atomus</i> (Casey)	1	1	1	1	4	
	<i>Paradcydmus corpusculus</i> (Casey)	0	1	1	0	2	
	<i>Paradcydmus exiguus</i> (Casey)	0	0	1	3	4	
	<i>Stenichmus perforatus</i> (Schaum)*	76	33	20	16	145	
Silphidae	<i>Nicrophorus defodiens</i> Mannerheim	2	27	15	46	90	
	<i>Nicrophorus sayi</i> Laporte de Castelnau	0	1	0	0	1	
	<i>Nicrophorus vespilloides</i> Herbst	0	1	0	0	1	
Silvanidae	<i>Dendrophagus cygnaei</i> Mannerheim*	4	7	1	3	15	
Staphylinidae	<i>Acidota crenata</i> (Fabricius)	2	4	0	0	6	
	<i>Acidota quadrata</i> (Zetterstedt)	1	0	0	0	1	
	<i>Acidota subcarinata</i> Erichson	1	1	0	0	2	
	<i>Acrotona sp.</i>	3	2	1	0	6	
	<i>Aleocharinae sp.*</i>	0	0	1	0	1	
	<i>Aloconota sp.</i>	0	0	1	0	1	
	<i>Atheta klagesi</i> Bernhauer*	4	3	5	1	13	
	<i>Atheta remulsa</i> Casey*	2	1	0	0	3	
	<i>Atheta sp.1*</i>	0	4	0	0	4	
	<i>Atheta (Alaobia) ventricosa</i> Bernhauer*	3	0	0	0	3	
	<i>Atheta (Atheta) graminicola</i> (Gravenhorst)*	0	0	1	0	1	
	<i>Atheta (Atheta) sp.2*</i>	2	0	0	0	2	
	<i>Atheta (Datomicra) dadopora</i> Thomson*	0	0	1	0	1	
	<i>Atheta (Dimetrota) hampshiresis</i> Bernhauer*	0	0	1	1	2	
	<i>Atheta (Dimetrota) modesta</i> (Melsheimer)*	0	0	0	1	1	

<i>Atheta (Dimetrota) prudhoensis</i> (Lohse)*	2	1	2	1	6
<i>Atheta (Dimetrota) sp.3*</i>	0	6	2	4	12
<i>Atheta (Dimetrota) strigulosa</i> Casey*	1	0	4	4	9
<i>Atheta (Pseudota) sp.4*</i>	0	0	5	0	5
<i>Athetini sp.5*</i>	0	0	3	4	7
<i>Atrecus macrocephalus</i> (Nordman)*	1	0	0	0	1
<i>Batrisodes sp.*</i>	0	0	1	0	1
<i>Boreostiba sp.</i>	1	1	0	0	2
<i>Bryophacis smetanae</i> Campbell	1	0	0	2	3
<i>Carphacis nepigonensis</i> Campbell*	1	1	0	0	2
<i>Euaesthetus sp.</i>	0	0	1	0	1
<i>Eumicrota socia</i> (Erichson)	2	0	0	1	3
<i>Euplectus sp.*</i>	5	1	1	0	7
<i>Eusphalerum convexum</i> (Fauvel)	0	0	5	0	5
<i>Eusphalerum fenyese</i> (Bernhauer)	0	2	0	1	3
<i>Eusphalerum pothos</i> (Mannerheim)	35	98	74	32	239
<i>Gabrius microphthalmus</i> (Horn)*	0	0	0	1	1
<i>Gabrius picipennis</i> (Mäklin)*	0	0	0	1	1
<i>Gabrius sp.*</i>	0	0	1	0	1
<i>Gyrophæna meduxnekeagensis</i> Klimaszewski	0	0	1	0	1
<i>Gyrophæna sp.*</i>	2	0	2	0	4
<i>Heterothops fusculus</i> LeConte	0	0	1	1	2
<i>Heterothops minor</i> Smetana	1	0	0	0	1
<i>Hydrosmecta sp.</i>	10	32	23	11	76
<i>Hylota ochracea</i> Casey	0	0	1	0	1
<i>Leptusa brevicollis</i> Casey*	0	87	96	176	359
<i>Leptusa opaca</i> Casey*	16	17	15	10	58
<i>Leptusa pseudopaca</i> Klimaszewski*	1	0	0	0	1
<i>Liogluta sp.</i>	0	0	1	0	1
<i>Lordithon bimaculatus</i> (Couper)*	1	0	0	0	1
<i>Lordithon facilis</i> (Casey)*	1	0	0	0	1
<i>Lordithon fungicola</i> Campbell*	0	0	2	0	2
<i>Lordithon scutellaris</i> Campbell*	0	1	2	2	5
<i>Megarthrus incisus</i> LeConte*	0	0	1	1	2
<i>Mocyta breviscula</i> (Mäklin)	0	0	1	0	1
<i>Mocyta fungi</i> (Gravenhorst)	0	0	0	3	3
<i>Mocyta sp.</i>	0	1	0	0	1
<i>Mycetoporus americanus</i> Erichson	0	2	0	0	2
<i>Mycetoporus consors</i> LeConte	1	3	4	2	10
<i>Mycetoporus rugosus</i> Hatch	0	1	0	0	1
<i>Mycetoporus smetanae</i> Campbell	0	1	2	0	3
<i>Myllaena sp.</i>	0	0	1	0	1
<i>Nudobius cephalus</i> (Say)*	0	1	0	0	1
<i>Oligota sp.*</i>	0	1	1	0	2
<i>Olisthaerus substriatus</i> (Gyllenhal)*	7	0	2	1	10
<i>Omalius sp.*</i>	0	0	0	1	1

	<i>Oxypoda chantali</i> Klimaszewski*	0	0	0	1	1
	<i>Oxypoda convergens</i> Casey*	1	0	0	0	1
	<i>Oxypoda demissa</i> Casey*	0	0	0	1	1
	<i>Oxypoda frigida</i> Bernhauer*	2	0	0	1	3
	<i>Oxypoda grandipennis</i> (Casey)*	0	1	2	0	3
	<i>Oxypoda sp.</i> *	0	0	0	1	1
	<i>Oxyporus occipitalis</i> Fauvel*	1	0	0	0	1
	<i>Oxytelus sculptus</i> Gravenhorst*	0	0	4	9	13
	<i>Phloeopora sp.</i> *	0	0	2	0	2
	<i>Phloeostiba lapponica</i> (Zetterstedt)*	0	2	3	3	8
	<i>Placusa despecta</i> Erichson*	0	0	0	1	1
	<i>Placusa incompleta</i> Sjöberg*	0	2	0	0	2
	<i>Placusa tachyporoides</i> Walt*	0	0	1	0	1
	<i>Proteinus sp.</i> *	1	1	0	0	2
	<i>Pseudopsis subulata</i> Herman	0	2	3	1	6
	<i>Quedius capucinus</i> (Gravenhorst)*	0	1	1	2	4
	<i>Quedius densiventris</i> (Casey)*	0	0	0	2	2
	<i>Quedius mesomelinus</i> (Marsh)*	0	0	1	1	2
	<i>Quedius plagiatus</i> Mannerheim*	17	9	4	11	41
	<i>Quedius rusticus</i> Smetana*	0	0	1	0	1
	<i>Quedius simulator</i> Smetana*	0	1	1	0	2
	<i>Reichenbachia spatulifer</i> Casey	0	0	1	0	1
	<i>Schistoglossa sp.</i>	0	1	2	0	3
	<i>Seeversiella globicollis</i> (Bernhauer)	1	3	4	3	11
	<i>Sepedophilus littoreus</i> (Linnaeus)*	0	0	1	0	1
	<i>Silusa langori</i> Klimaszewski*	1	0	0	0	1
	<i>Strigota ambigua</i> (Erichson)	0	1	0	0	1
	<i>Synaptina sp.</i>	0	2	3	0	5
	<i>Syntomium grahami</i> Hatch*	12	7	2	2	23
	<i>Tachinus addendus</i> Horn	0	0	0	1	1
	<i>Tachinus elongatus</i> Gyllenhal	0	2	0	0	2
	<i>Tachinus frigidus</i> Erichson	1	1	2	2	6
	<i>Tachinus luridus</i> Erichson	0	0	1	0	1
	<i>Tachinus picipes</i> Erichson	0	0	0	1	1
	<i>Tachinus quebecensis</i> Robert	1	2	0	0	3
	<i>Tachinus thruppi</i> Hatch	0	1	2	2	5
Stenotrachelidae	<i>Cephaloon unguare</i> (LeConte)*	0	1	2	0	3
Tetratomidae	<i>Tetratoma tessellata</i> Melsheimer*	0	1	0	0	1
Trogossitidae	<i>Thymalus marginicollis</i> Chevrolat*	0	0	0	2	2
Total		674	863	770	817	3124