



# Des vieilles forêts aux arbres-habitats...

Pourquoi et comment intégrer les enjeux de maturité dans la gestion des forêts privées ?

Céline EMBERGER  
CEN Occitanie

Laurent LARRIEU  
INRAE, UMR Dynafor  
CNPFP-CRPF Occitanie



5 novembre 2025 – Miélan (32)





# Plan

Préambule : Qu'est-ce que la maturité ?

1. Quels liens entre maturité, biodiversité et fonctionnalités ?
2. La nécessité d'un gradient de maturité pour englober la diversité des enjeux
3. Maintien d'arbres-habitats et ilots de sénescence en pratique
4. Les outils technico-pratiques à la prise en compte de la maturité



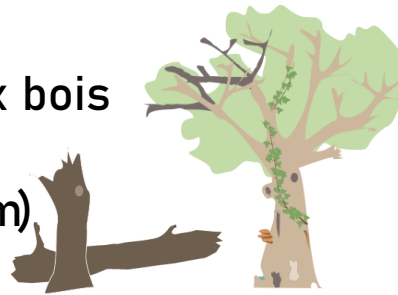
# Maturité ...?

Un concept qui s'applique à plusieurs échelles et plusieurs compartiments

A l'échelle du peuplement forestier  
(qq milliers de m<sup>2</sup> à qq ha)

☐ Présence d'attributs de maturité liés aux vieux bois

- Bois mort
- Très Gros Bois vivants (d>70cm)/TTGB (d>1m)
- Dendromicrohabitats (dmh)



☐ Présence de caractéristiques liées à la maturité écosystémique :

- Essences de maturation
- Sol « mature », avec des caractéristiques forestières en adéquation avec le contexte



A l'échelle d'un massif forestier (qq centaines d'ha)

☐ Intégrité de la composition dendrologique stationnelle

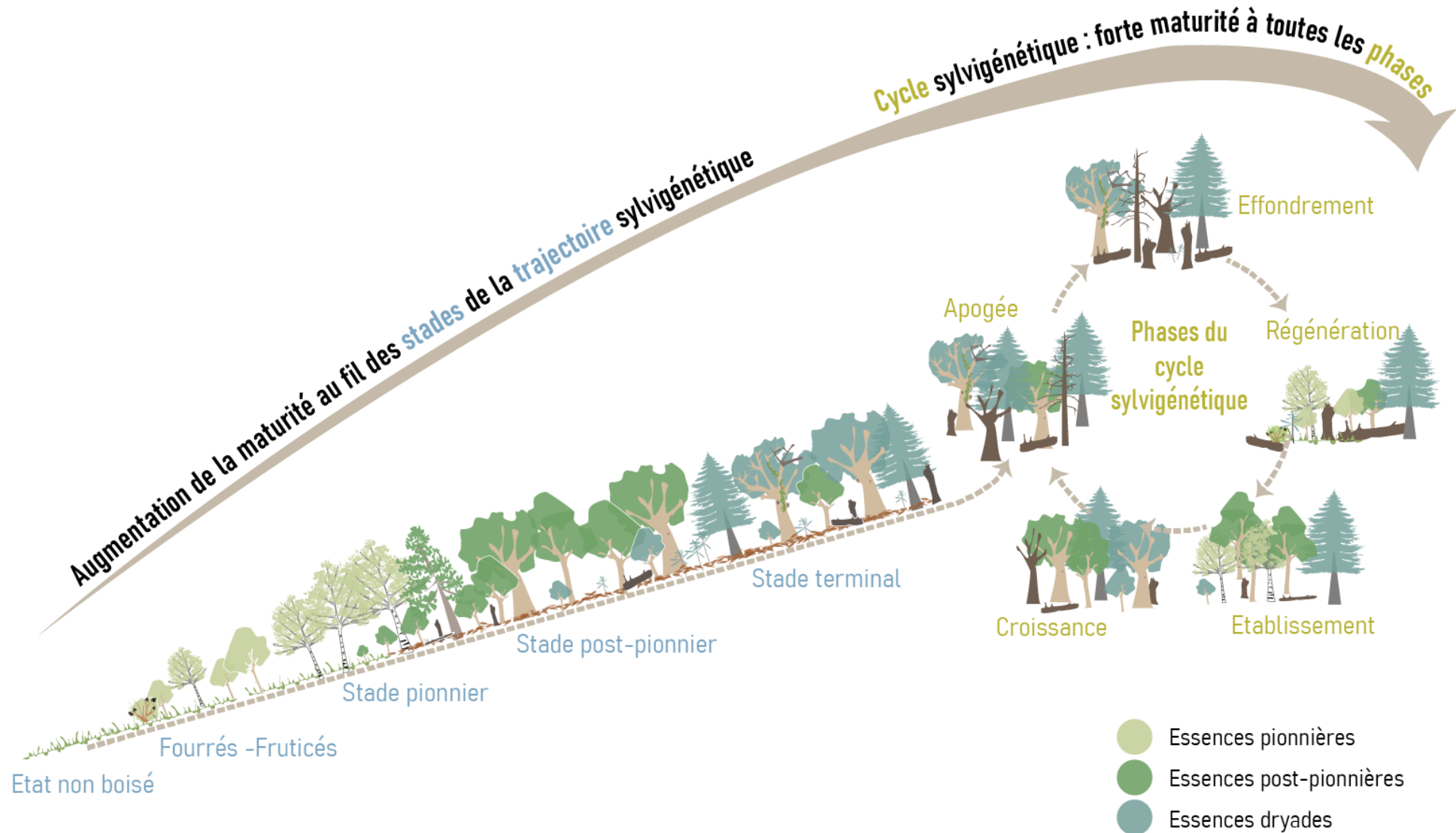
- Assemblage complet d'essences de maturation
- Assemblage de pionnières et postpionnières

☐ Présence d'une mosaïque de phases sylvigénétiques



# Maturité ...?

Un concept qui s'applique à plusieurs échelles et plusieurs compartiments







**Quels liens entre  
maturité, biodiversité  
et fonctionnalité ?**





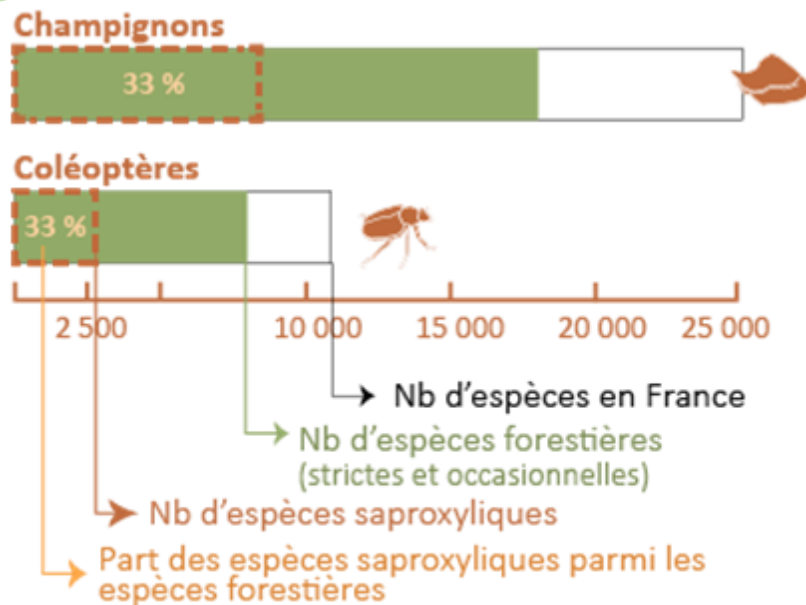
Quels liens entre maturité, biodiversité et fonctionnalité ?

## 1.2. Maturité et biodiversité



# Le bois “mort”, une ressource cruciale pour une grande part des espèces forestières

>25 % des espèces vivant en forêt sont saproxyliques (Stokland et al. 2012)



Chiffres suivant Bouget et al. 2022 et expertise G. Corriol pour les proportions de champignons forestiers & saproxyliques.

Extrait d'Emberger, Goux, Larrieu 2025

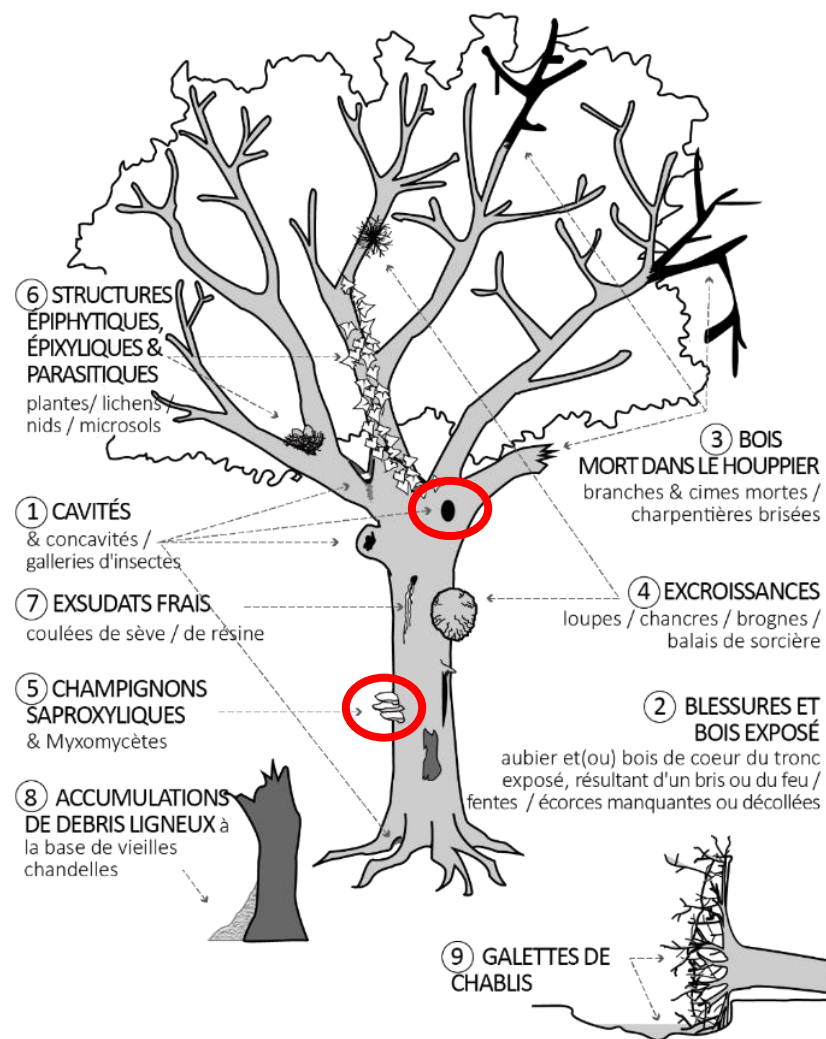
Ce bois mort est présent sous forme de :

- ° chandelle/bois mort au sol
- ° dans les DMH saproxyliques

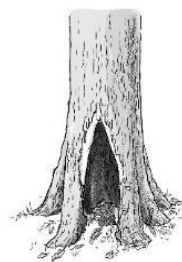
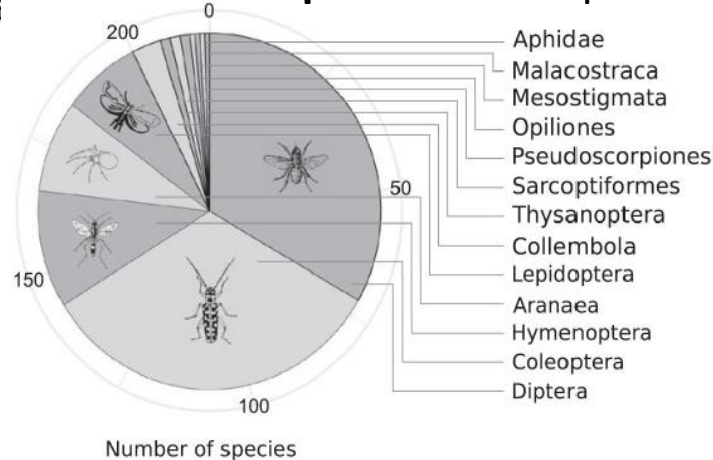


# Les dendromicrohabitats, des ressources cruciales pour plusieurs milliers d'espèces...

Plusieurs centaines d'esp. au sein d'un seul DMH...



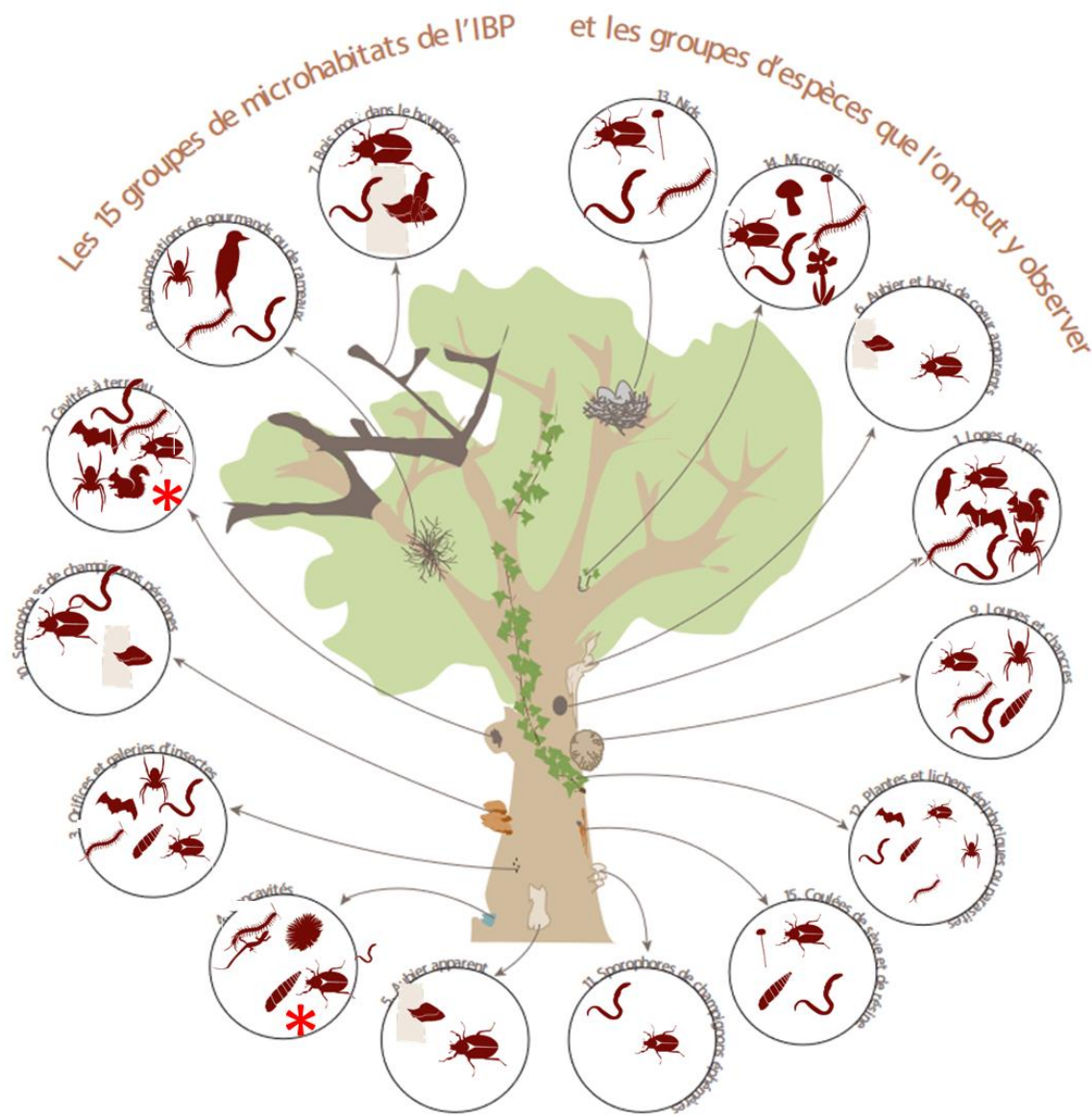
*Fomes fomentarius* (Friess et al. DD 2019)  
**> 600 espèces d'arthropodes en Europe**



Cavités à terreau de pied sur  
Chênes (Goux & Brustel BC 2012)  
**380 espèces de Coléoptères**



...dans une très large gamme de groupes taxonomiques



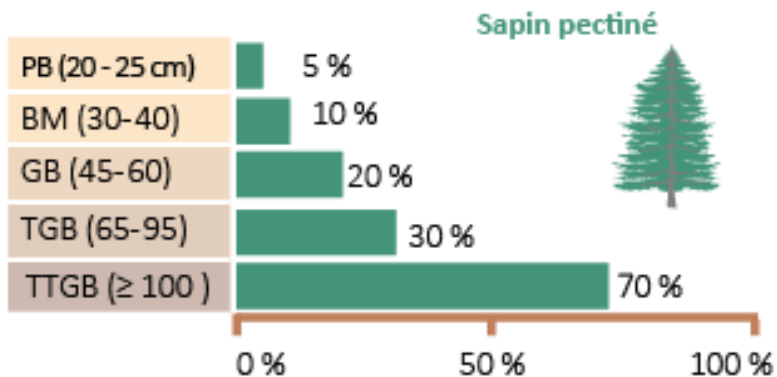
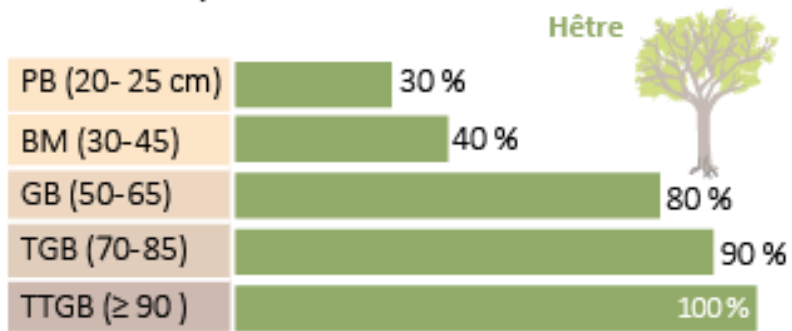
En plus du bois mort, ils permettent :

- Diversification des ressources saproxyliques
- Habitats de substitution qui tamponnent les variations de disponibilité en bois mort

# Les très (très) gros bois vivants...

- ... Support de DMH plus nombreux, plus diversifiés, de grande dimension, spécifiques (e.g. Larrieu et al. 2014; Kosak et al. 2023)

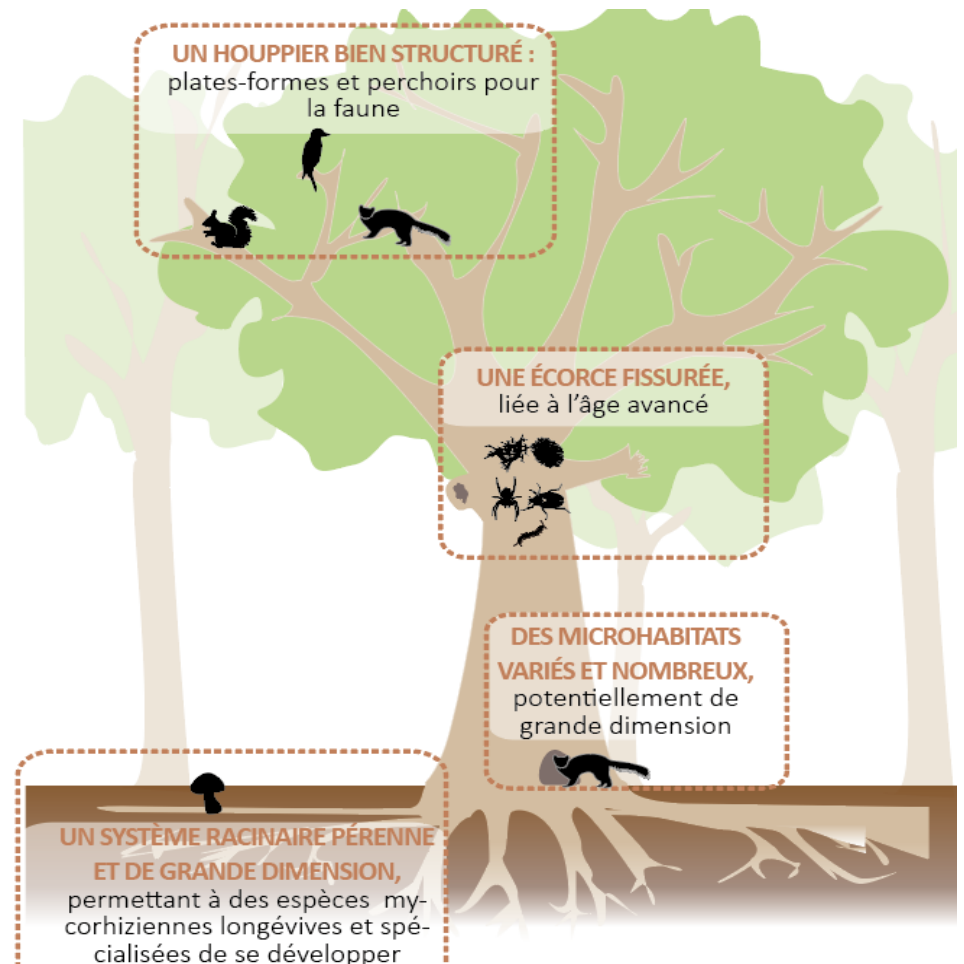
% d'arbres porteurs d'au moins un dendromicrohabitat, en hêtraie-sapinière subnaturelle :



PB = petit bois ; BM = bois moyen ; GB = gros bois ;  
TGB = très gros bois ; TTGB = très très gros bois.

D'après Larrieu et Cabanettes, 2012 (valeurs arrondies)

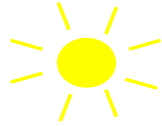
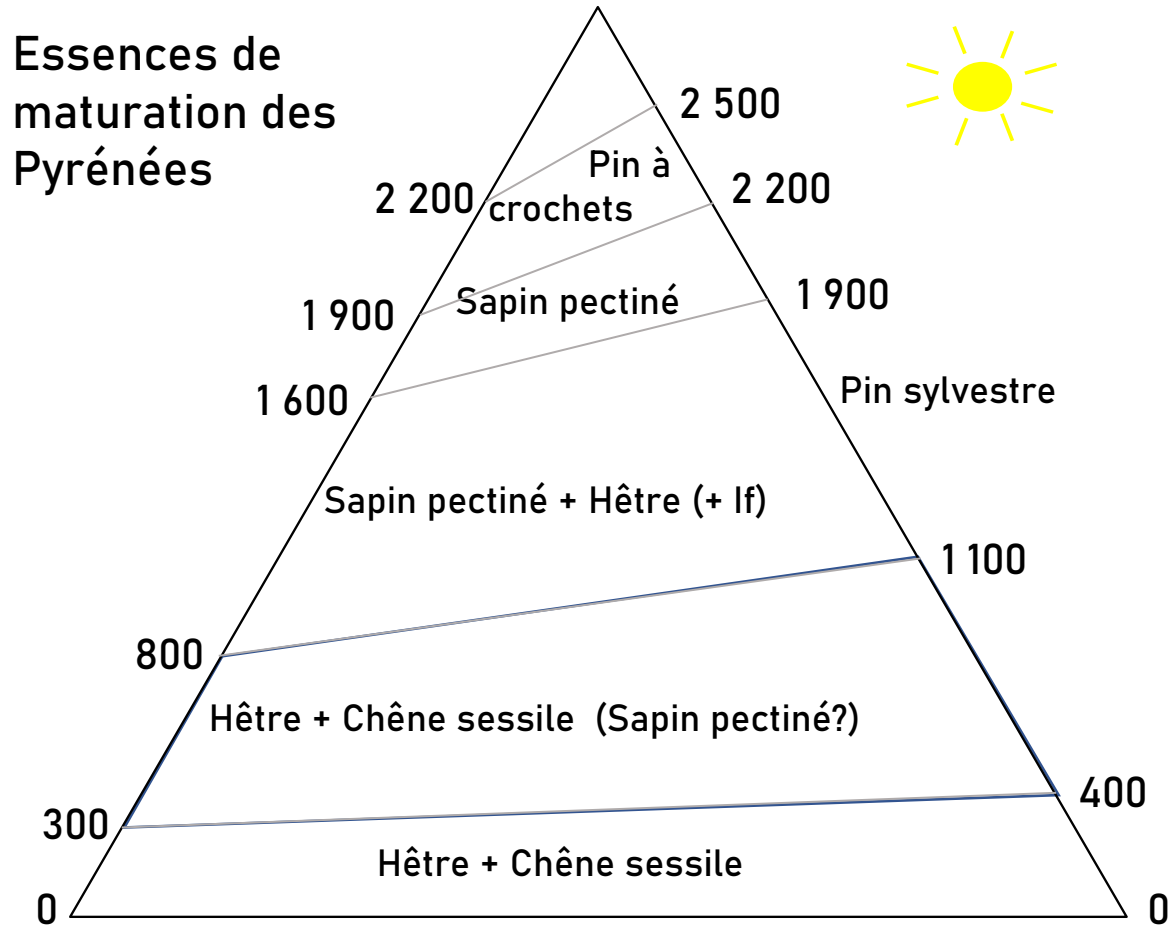
- ... Rôle pour la faune, les lichens, les champignons





# La composition dendrologique des forêts matures

Variable en fonction du domaine biogéographique, de l'étage de végétation, de la station



Dryades  
Hêtre, Sapin pectiné, If

Postpionnières et nomades\*  
Chêne sessile, Pins\*, Erables\*,  
Frêne commun\*, tilleuls\*,  
sorbiers\*, cerisiers\*, ormes\*,...

Pionnières  
Saules, Peuplier tremble,  
bouleaux,...

Rôles spécifiques pour la biodiversité :

structuration forte de l'ensemble des cortèges

atténuation des variations des ressources en bois mort et en dmh dans le cycle sylvigénétique

Chaque essence accueil d'une biodiversité spécifique

# Les sols de forêt ancienne présentent des caractéristiques et une biodiversité spécifiques

Flore, champignons ECM... de forêts anciennes, spécialistes forestières.

Caractéristiques favorables à la germination d'essences postpionnières et dryades

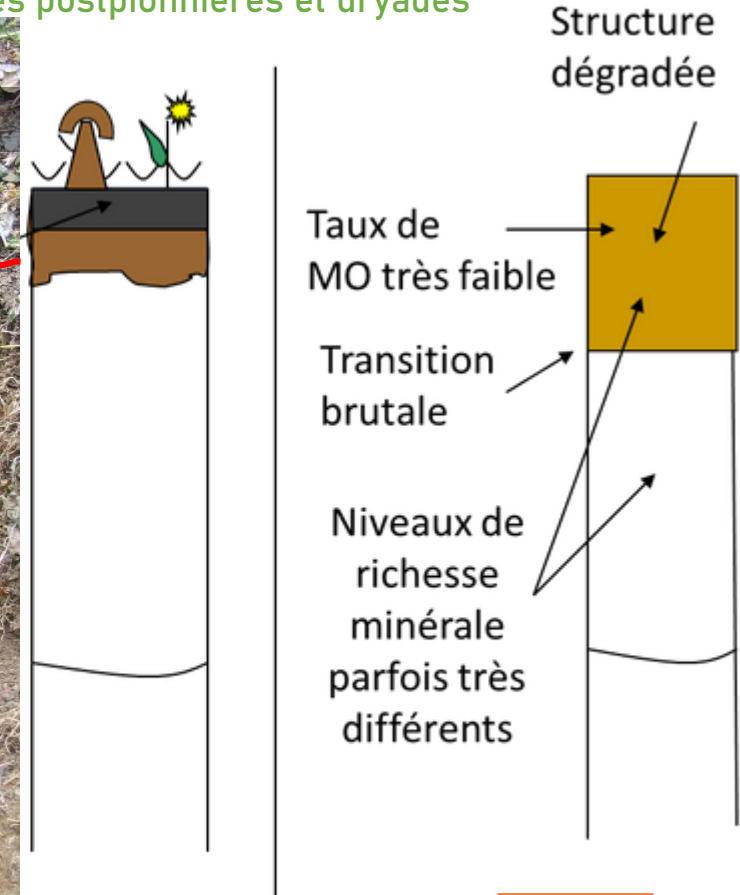
Une litière

Une couche supérieure très noire (beaucoup de matière organique)

Une série de couches étagées, suivant une logique pédogénétique



Sol caractéristique d'un **écosystème forestier**

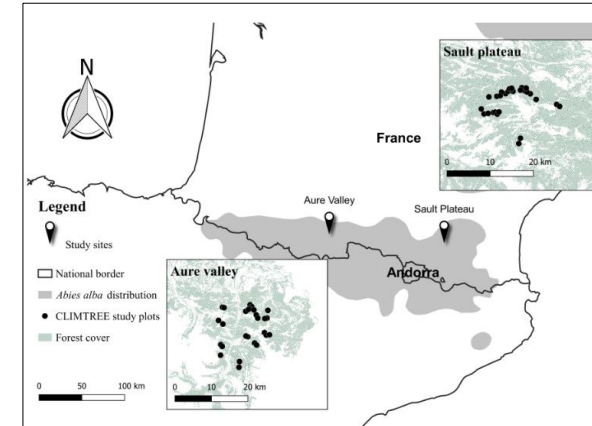


Sol **cultivé**  
Profil perturbé



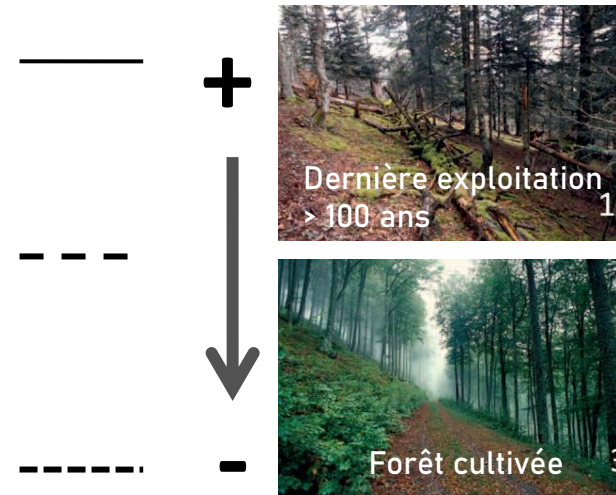
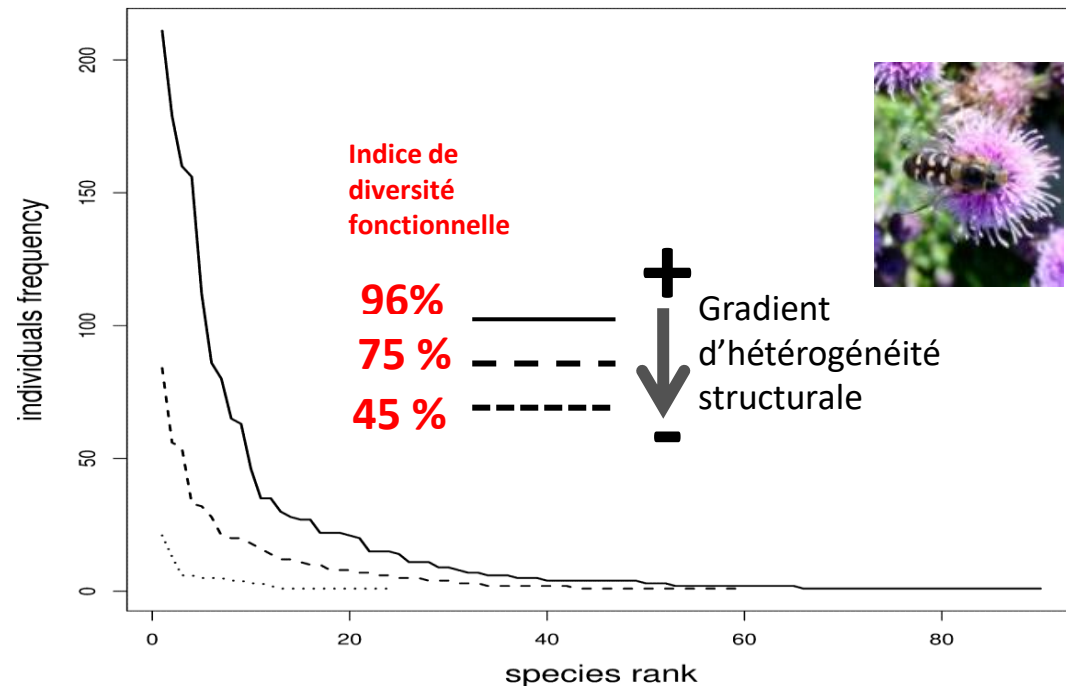
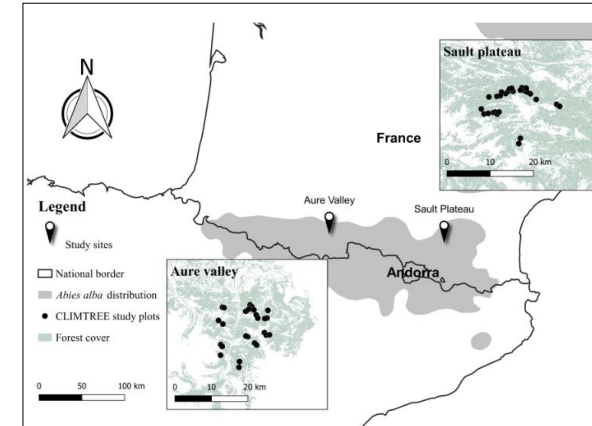
# L'augmentation significative de la quantité d'attributs de maturité booste le potentiel d'accueil et la diversité fonctionnelle

- Augmentation significative de la diversité taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle dans les assemblages de Coléoptères saproxyliques dans les sapinières avec dépérissements marqués (Cours et al. 2022)



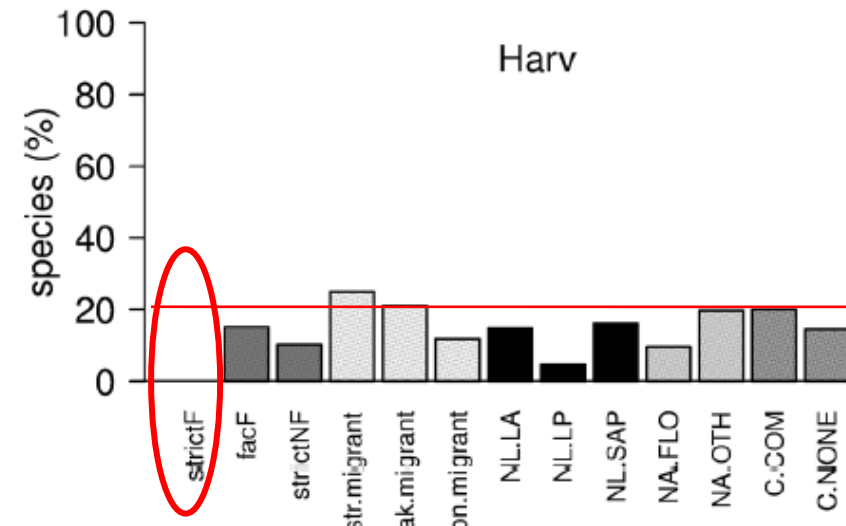
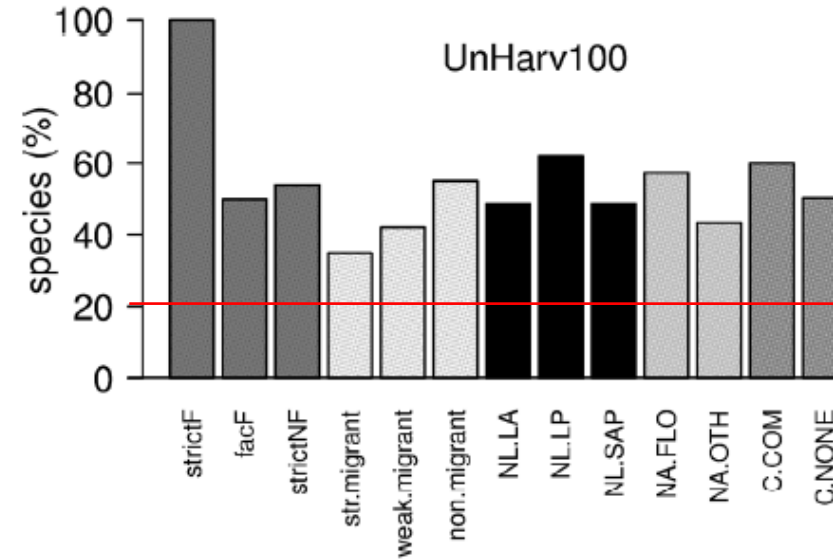
# L'augmentation significative de la quantité d'attributs de maturité booste le potentiel d'accueil et la diversité fonctionnelle

- Augmentation significative de la diversité taxonomique, phylogénétique et fonctionnelle dans les assemblages de Coléoptères saproxyliques dans les sapinières avec dépérissements marqués (Cours et al. 2022)
- Baisse significative de diversité fonctionnelle dans les assemblages de Diptères Syrphidae dans les hêtraies-sapinières à faible hétérogénéité structurale (Larrieu et al. 2015)



**Maturité =**  
+ d'espèces  
+ d'individus  
+ de fonctions réalisées

# L'augmentation significative de la quantité d'attributs de maturité permet de la redondance fonctionnelle



**Maturité =**  
+ d'espèces au sein  
de chaque groupe  
-> Redondance  
fonctionnelle





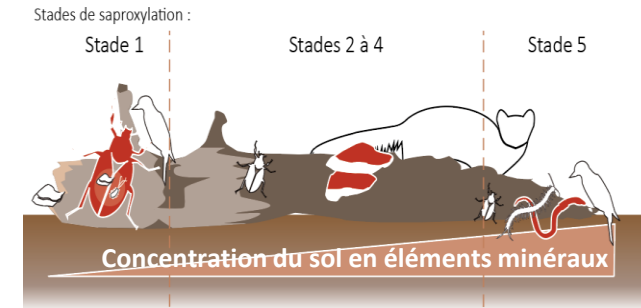
Quels liens entre maturité, biodiversité et fonctionnalité ?

## 1.2. Maturité et fonctionnalités

# Rôle des attributs de maturité dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers

## Bois mort

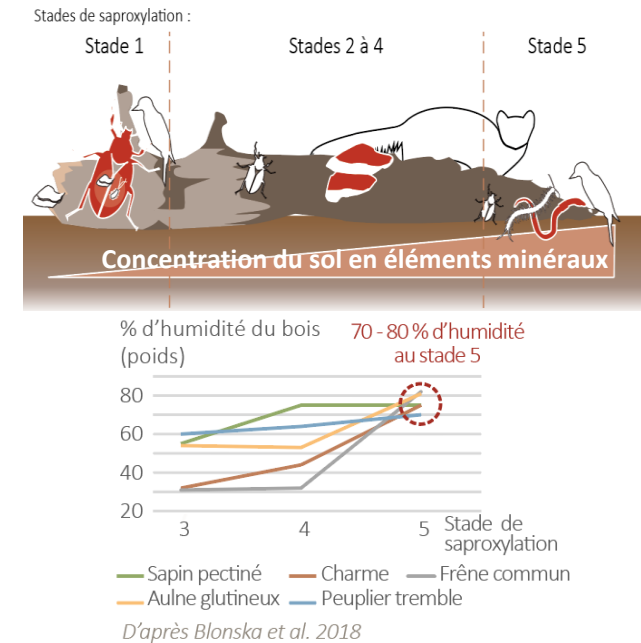
- Source cruciale de nutriments : jusqu'à 50 % du stock liée à la MO morte (Harmon et al., 1986)
- Amélioration des propriétés du sol sous et autour du BM : augmentation du pH, concentration en carbone et azote (Błonska et al. 2024), augmentation de la richesse en nutriments (Lasota et al. 2018), formation d'agrégats et augmentation de la porosité (Piaszczyk et al. 2020)



# Rôle des attributs de maturité dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers

## Bois mort

- Source cruciale de nutriments : jusqu'à 50 % du stock liée à la MO morte (Harmon et al., 1986)
- Amélioration des propriétés du sol sous et autour du BM : augmentation du pH, concentration en carbone et azote (Blonska et al. 2024), augmentation de la richesse en nutriments (Lasota et al. 2018), formation d'agrégats et augmentation de la porosité (Piaszczyk et al. 2020)
- Stockage de l'eau : BM très décomposés = jusqu'à 10 fois + d'eau que le bois vivant d'origine (Fukasawa et al., 2014); 1m<sup>3</sup> de bois mort au stade 5 peut stocker jusqu'à 800 l d'eau (Blonska et al. 2018)

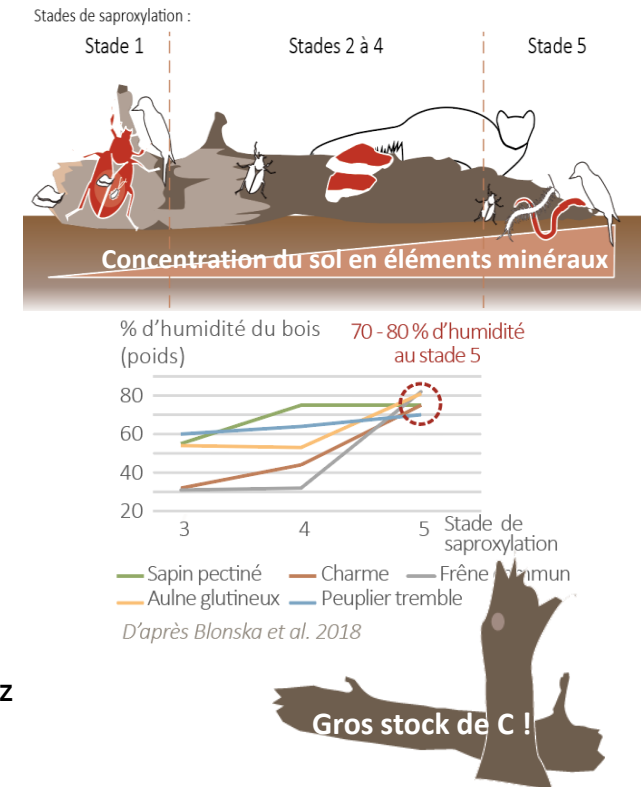




# Rôle des attributs de maturité dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers

## Bois mort

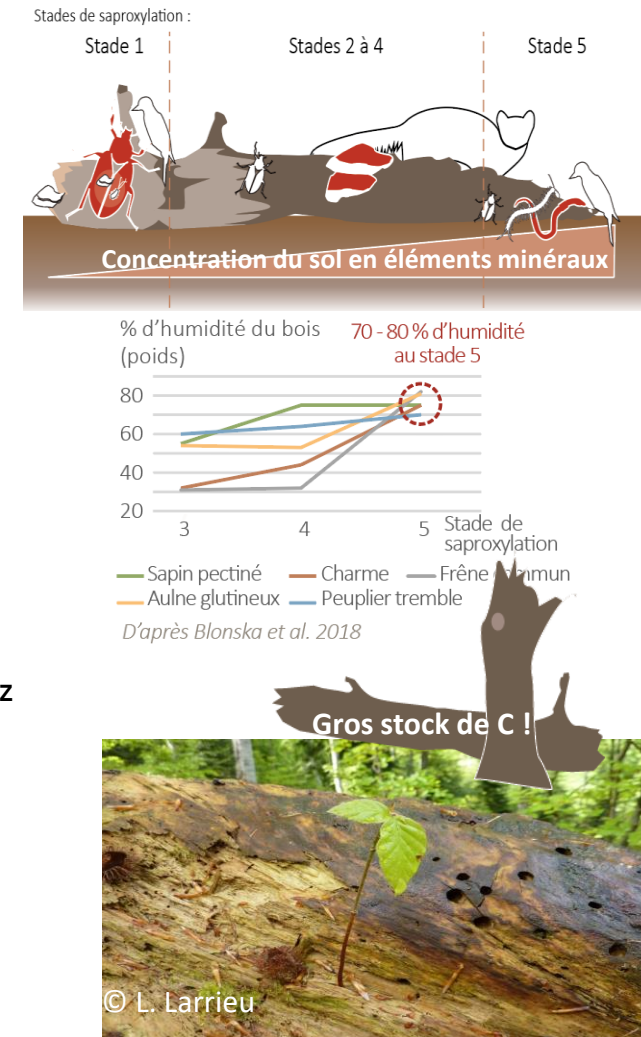
- Source cruciale de nutriments : jusqu'à 50 % du stock liée à la MO morte (Harmon et al., 1986)
- Amélioration des propriétés du sol sous et autour du BM : augmentation du pH, concentration en carbone et azote (Blonska et al. 2024), augmentation de la richesse en nutriments (Lasota et al. 2018), formation d'agrégats et augmentation de la porosité (Piaszczyk et al. 2020)
- Stockage de l'eau : BM très décomposés = jusqu'à 10 fois + d'eau que le bois vivant d'origine (Fukasawa et al., 2014); 1m<sup>3</sup> de bois mort au stade 5 peut stocker jusqu'à 800 l d'eau (Blonska et al. 2018)
- Stock de carbone sur le long terme : carbone BMP et BMS (> 7 cm) = 16 % du stock de carbone de la biomasse totale (arbres vivants et bois mort ; Réserve biosph. Białowieża) (Matuszkiewicz et al., 2021)



# Rôle des attributs de maturité dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers

## Bois mort

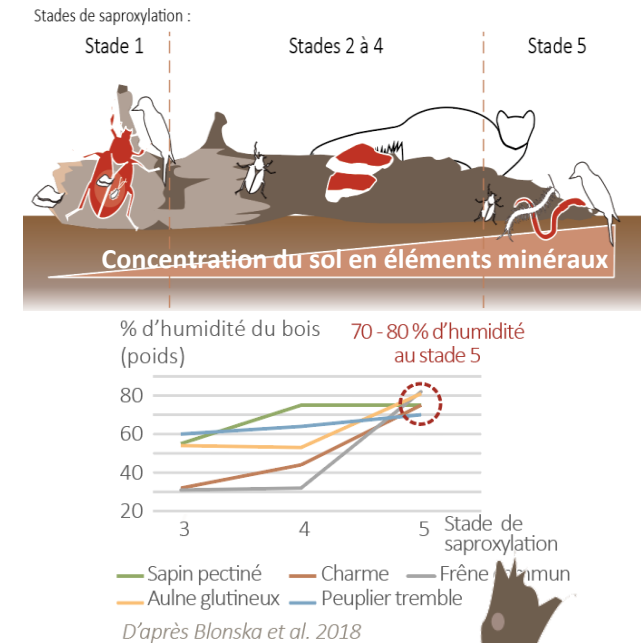
- Source cruciale de nutriments : jusqu'à 50 % du stock liée à la MO morte (Harmon et al., 1986)
- Amélioration des propriétés du sol sous et autour du BM : augmentation du pH, concentration en carbone et azote (Blonska et al. 2024), augmentation de la richesse en nutriments (Lasota et al. 2018), formation d'agrégats et augmentation de la porosité (Piaszczyk et al. 2020)
- Stockage de l'eau : BM très décomposés = jusqu'à 10 fois + d'eau que le bois vivant d'origine (Fukasawa et al., 2014); 1m<sup>3</sup> de bois mort au stade 5 peut stocker jusqu'à 800 l d'eau (Blonska et al. 2018)
- Stock de carbone sur le long terme : carbone BMP et BMS (> 7 cm) = 16 % du stock de carbone de la biomasse totale (arbres vivants et bois mort ; Réserve biosph. Białowieża) (Matuszkiewicz et al., 2021)
- Substrat pour la régénération de certaines essences, aussi efficace que le sol (Orman & Szewczyk, 2015; Blońska et al., 2023)



# Rôle des attributs de maturité dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers

## Bois mort

- Source cruciale de nutriments : jusqu'à 50 % du stock liée à la MO morte (Harmon et al., 1986)
- Amélioration des propriétés du sol sous et autour du BM : augmentation du pH, concentration en carbone et azote (Blonska et al. 2024), augmentation de la richesse en nutriments (Lasota et al. 2018), formation d'agrégats et augmentation de la porosité (Piaszczyk et al. 2020)
- Stockage de l'eau : BM très décomposés = jusqu'à 10 fois + d'eau que le bois vivant d'origine (Fukasawa et al., 2014); 1m<sup>3</sup> de bois mort au stade 5 peut stocker jusqu'à 800 l d'eau (Blonska et al. 2018)
- Stock de carbone sur le long terme : carbone BMP et BMS (> 7 cm) = 16 % du stock de carbone de la biomasse totale (arbres vivants et bois mort ; Réserve biosph. Białowieża) (Matuszkiewicz et al., 2021)
- Substrat pour la régénération de certaines essences, aussi efficace que le sol (Orman & Szewczyk, 2015; Blońska et al., 2023)
- Protection physique de la régénération vis-à-vis des ongulés sauvages (Hagge et al. 2019, de Chantal & Granström, 2007)

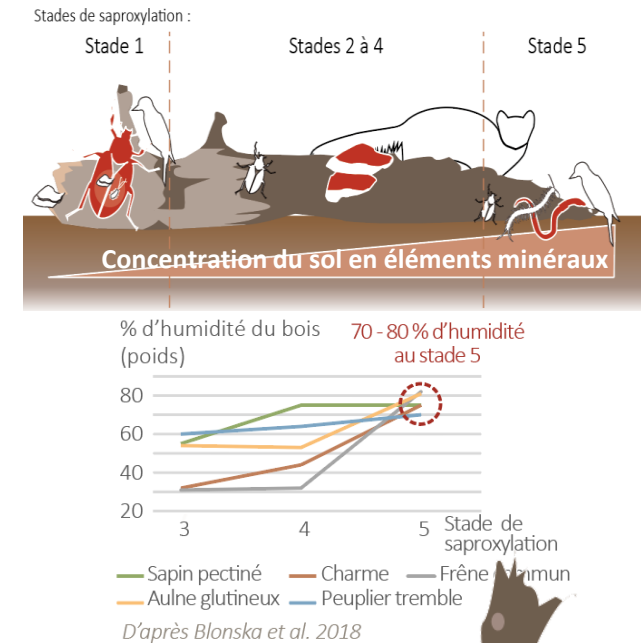




# Rôle des attributs de maturité dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers

## Bois mort

- Source cruciale de nutriments : jusqu'à 50 % du stock liée à la MO morte (Harmon et al., 1986)
- Amélioration des propriétés du sol sous et autour du BM : augmentation du pH, concentration en carbone et azote (Blonska et al. 2024), augmentation de la richesse en nutriments (Lasota et al. 2018), formation d'agrégats et augmentation de la porosité (Piaszczyk et al. 2020)
- Stockage de l'eau : BM très décomposés = jusqu'à 10 fois + d'eau que le bois vivant d'origine (Fukasawa et al., 2014); 1m<sup>3</sup> de bois mort au stade 5 peut stocker jusqu'à 800 l d'eau (Blonska et al. 2018)
- Stock de carbone sur le long terme : carbone BMP et BMS (> 7 cm) = 16 % du stock de carbone de la biomasse totale (arbres vivants et bois mort ; Réserve biosph. Białowieża) (Matuszkiewicz et al., 2021)
- Substrat pour la régénération de certaines essences, aussi efficace que le sol (Orman & Szewczyk, 2015; Blońska et al., 2023)
- Protection physique de la régénération vis-à-vis des ongulés sauvages (Hagge et al. 2019, de Chantal & Granström, 2007)
- Participation à régulation d'insectes déprédateurs (Wermelinger B., 2002)





# Rôle des attributs de maturité dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers

## Très gros et vieux bois

- Hétérogénéisation de la structure verticale et de la texture (facilitation de maintien d'une structure irrégulière, stabilité physique...)
- Rôles spécifiques pour champignons ECM (Sterkenburg et al., 2019)

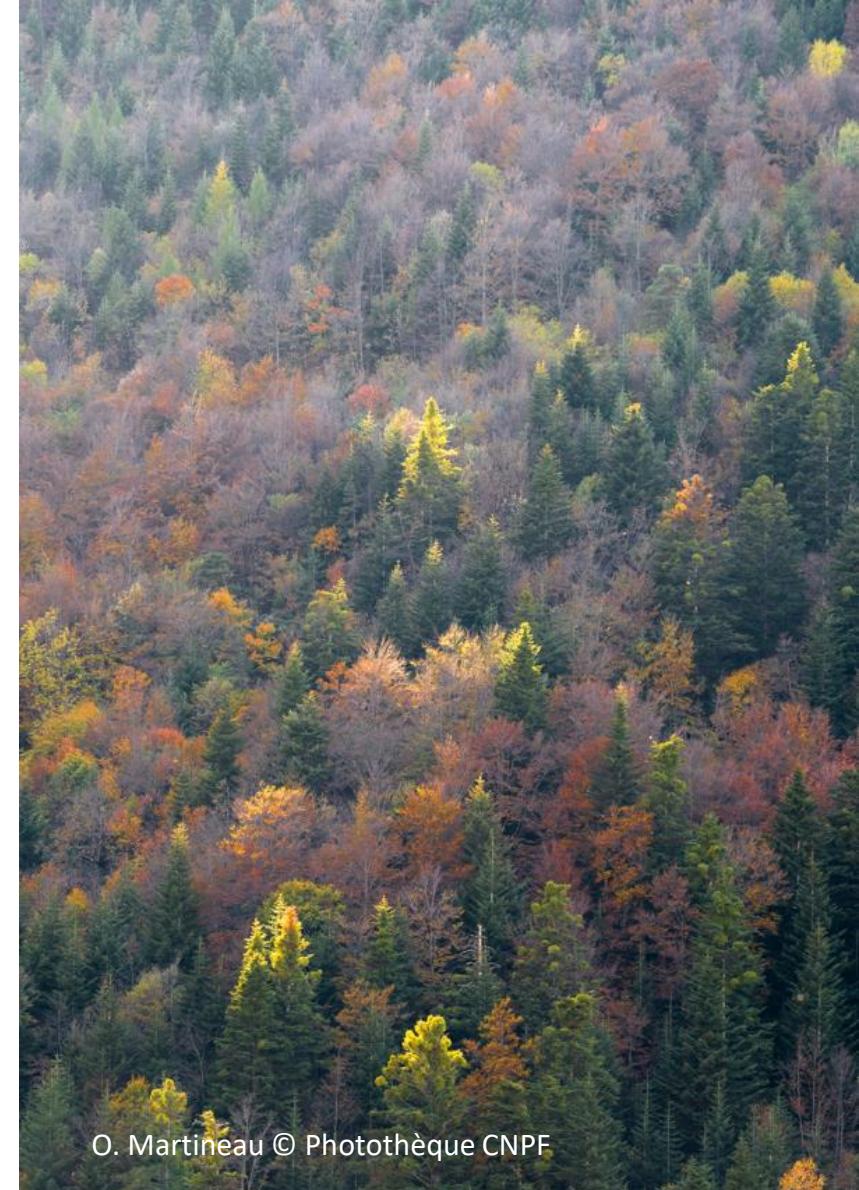




# Rôle des attributs de maturité dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers

## Présence d'essences pionnières, post-pionnières, dryades

- Amélioration des cycles biogéochimiques (gradient de C/N de la litière)
- Intérêt de la diversité d'essences à l'échelle des paysages (augmentation de la résilience)



O. Martineau © Photothèque CNPF



# Rôle des attributs de maturité dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers

Exigence des espèces en termes de maturité variées :

- Très fortes pour certaines, incompatibles un objectif de production

→ Retrouvées uniquement dans les hotspots de maturité

- Modérés à faibles pour d'autres

→ Retrouvées facilement dans les forêts cultivées

Indispensables pour  
répondre à nos  
besoins de société

Quels compromis ?

Comment répondre aux différents besoins tout en maintenant l'ensemble de la biodiversité forestière et des fonctions associées ?



*Trametes  
versicolor*



*Antrodiella citrinella*

> 100 m<sup>3</sup> BM/ha





2.

La nécessité d'un  
gradient de maturité  
pour englober la  
diversité des enjeux





## 2.

La nécessité d'un gradient de maturité pour englober la diversité des enjeux

### 2.1. Dans l'intimité des hotspots de maturité : les vieilles forêts



# Qu'est-ce qu'une vieille forêt ?

- • Situation de forêt ancienne





# Qu'est-ce qu'une vieille forêt ?

- Situation de forêt ancienne

- ▶ • Avec des attributs de maturité biologique en abondance : TGB, TTGB, bois morts, dendromicrohabitats

Forêts **anciennes**  
(présentes depuis  
au moins le début  
du XIX<sup>e</sup> siècle)



Forêts **matures  
écologiquement**  
(vieux arbres, gros bois,  
bois mort...)



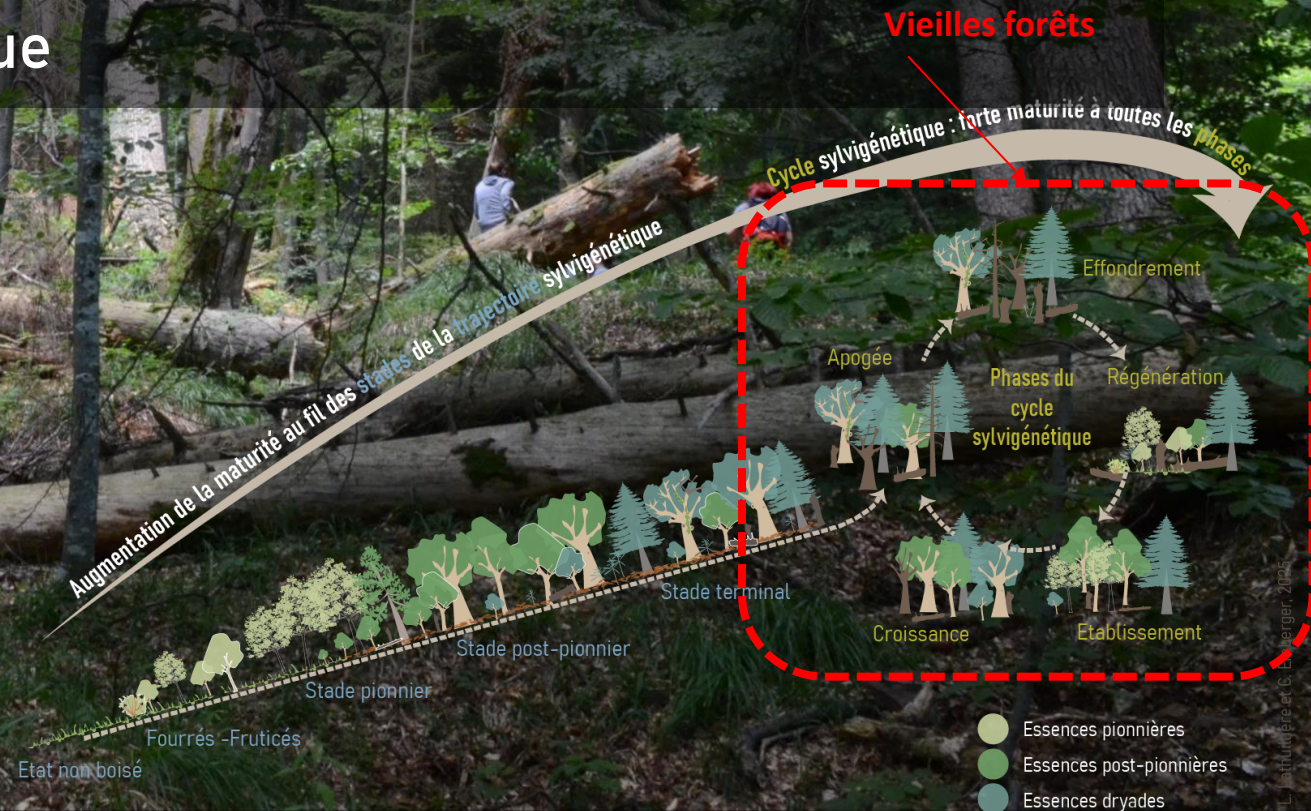
**Vieilles forêts**





# Qu'est-ce qu'une vieille forêt ?

- Situation de forêt ancienne
- Avec des attributs de maturité biologique en abondance : TGB, TTGB, bois morts, dendromicrohabitats
- ▶ • Dominée par les essences autochtones de maturation et avec l'expression du cycle sylvigénétique





# Qu'est-ce qu'une vieille forêt ?

- Situation de forêt ancienne
- Avec des attributs de maturité biologique en abondance : TGB, TTGB, bois morts, dendromicrohabitats
- Dominée par les essences autochtones de maturation et avec l'expression du cycle sylvigénétique
- ▶ • Complexité structurale et texturale : hétérogénéité de classes de diamètre et de strates, présence de milieux ouverts.



# Qu'est-ce qu'une vieille forêt ?

- Situation de forêt ancienne
  - Avec des attributs de maturité biologique en abondance : TGB, TTGB, bois morts, dendromicrohabitats
  - Dominée par les essences autochtones de maturation et avec l'expression du cycle sylvigénétique
  - Complexité structurale et texturale : hétérogénéité classes de diamètre et de strates, présence de milieux ouverts.
  - ▶ • Processus naturels s'opèrent sans entrave.
- La plupart n'a pas été exploitée depuis longtemps, souvent plus de 100 ans, bien que variable en fonction du point de départ

# Qu'est-ce qu'une vieille forêt ?

Synonyme de forêt subnaturelle (PNA en cours)

= Les forêts aux fonctionnements les moins perturbés restantes

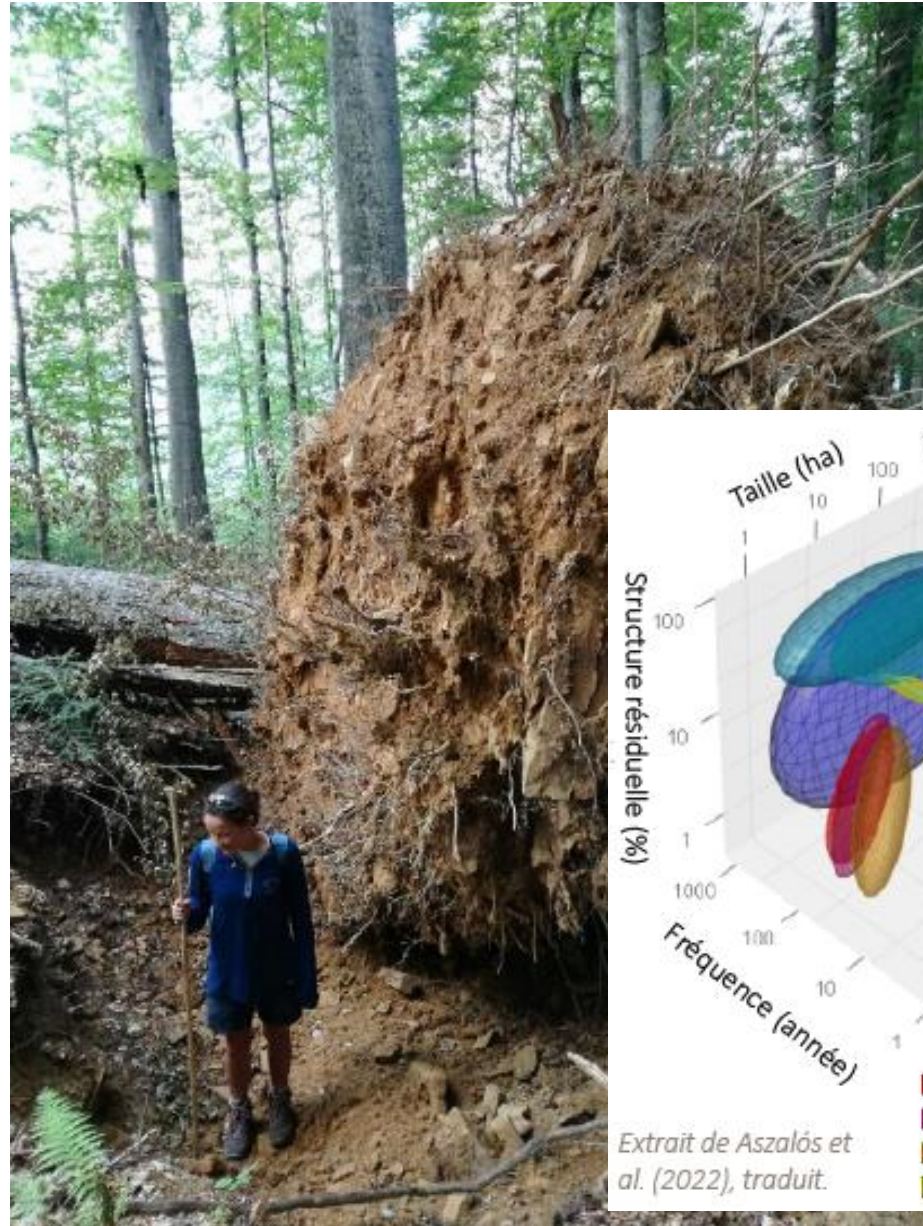
= le référentiel dans lequel a évolué la biodiversité forestière pendant des milliers d'années

-> **Comprendre les caractéristiques** (composition et dynamiques) **des vieilles forêts**  
= comprendre les besoins des espèces et de la réalisation de leurs fonctions

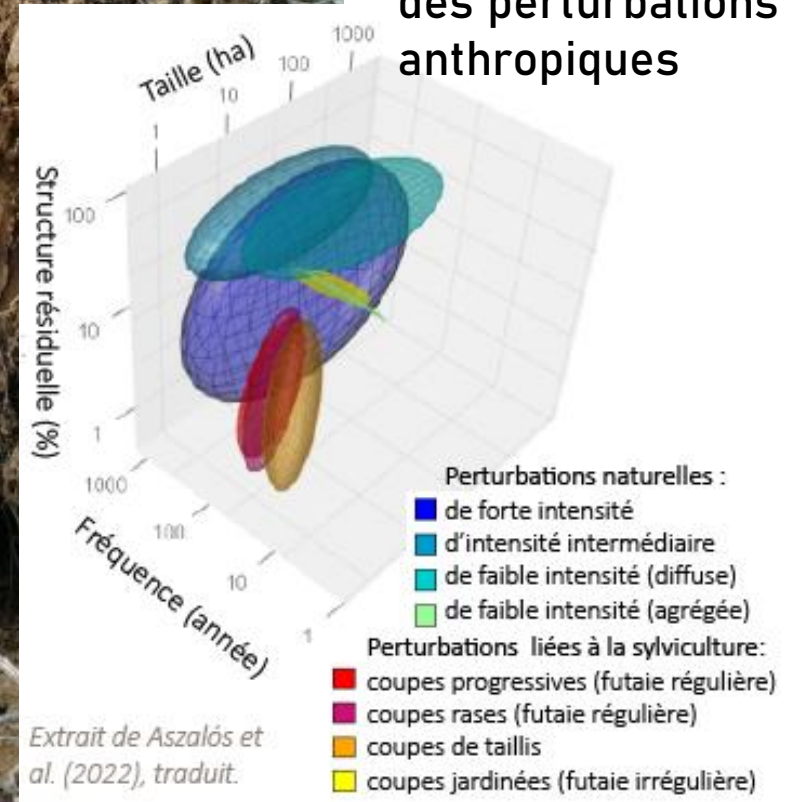
-> Recommandations opérationnelles dans les forêts cultivées découlent de l'observation des forêts subnaturelles !



# Les vieilles forêts sont régies par des perturbations naturelles....



... bien différentes  
des perturbations  
anthropiques





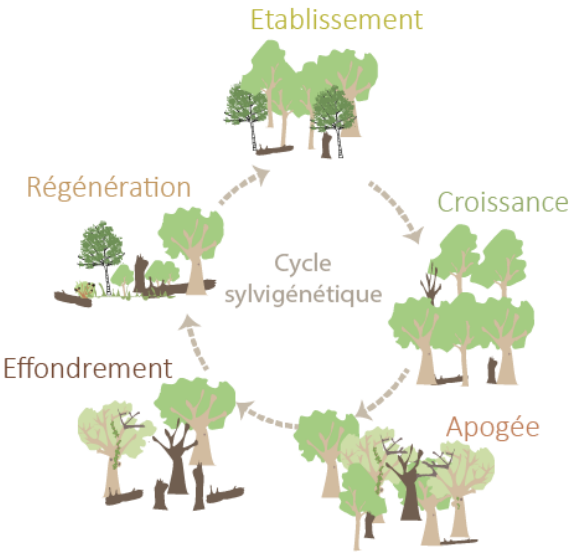
# La maturation des écosystèmes et ces perturbations amènent une succession de phases, composant un cycle

Vieille forêt échelle écosystème : mosaïque de peuplements correspondant à des phases différentes du cycle sylvigénétique

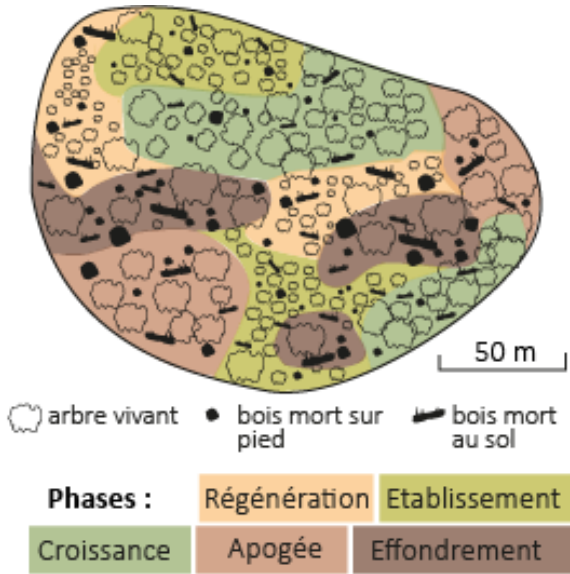
Echelle spatiale fine (éco-unités) : quelques 10aine à 100aine de m²

Type de perturbation	Taille	Fréquence	Structure résiduelle*
Forte intensité	1 à 1000 ha	150-1000 ans	0-25%
Intensité intermédiaire	200 m² - 100 ha	100-500 ans	25-75%
Faible intensité, effets diffus	200 m² - 100 ha	10-100 ans	75-90%
Faible intensité, effets agrégés	20-200 m²	1-10 ans	80-85%

Synthèse biblio des caractéristiques des perturbations naturelles des forêts européennes tempérées et boréales, Aszalos et al. 2022



Terminologie d'après Larrieu et al. 2014 et Winter et Brambach, 2011



Terminologie d'après Larrieu et al. 2014 et Winter et Brambach, 2011



# Les ressources saproxyliques sont présentes en quantité et diversifiées...



## Facteurs de diversification du bois mort

- essences / feuillus vs conifères
- position : au sol, sur pied, dans le houppier
- éclairé, à l'ombre, immergé
- diamètres
- stades de décomposition
- filière fongique (blanche fibreuse vs cubique rouge)



© L. Larrieu



# Les ressources saproxyliques sont présentes en quantité et diversifiées...



52 types  
de dmh  
(Bütler et al.  
2024)

© L. Larrieu

1. Maturité, biodiversité & fonctionnalités

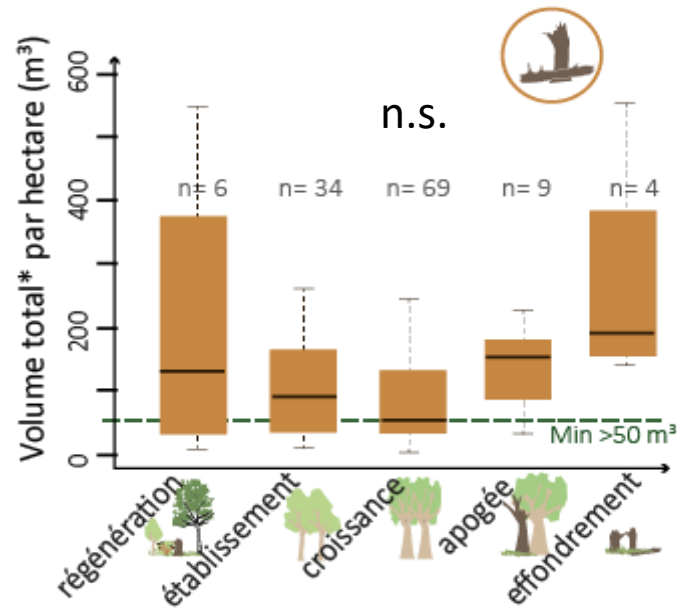
2. Connecter VF et forêts cultivées

3. En pratique : arbres-habitats et îlots

4. Boîtes à outils

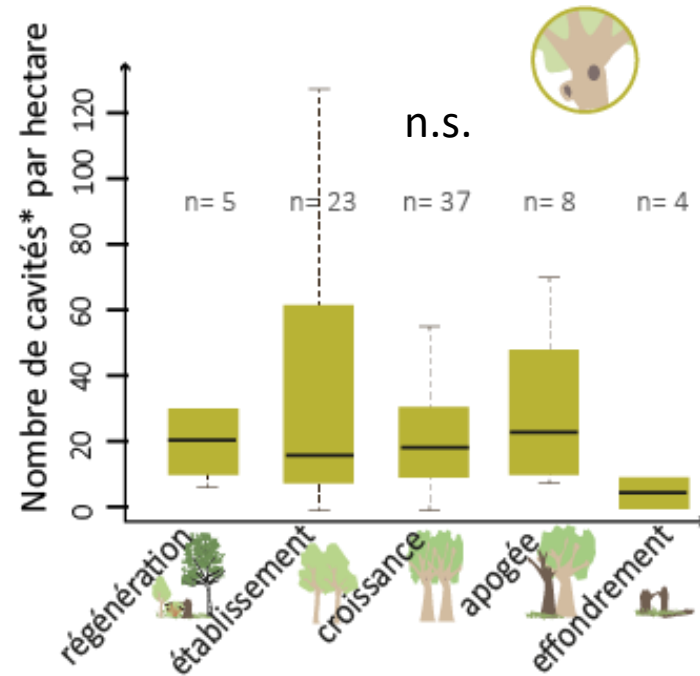


# Les ressources saproxyliques sont présentes en quantité et diversifiées... ... quelle que soit la phase



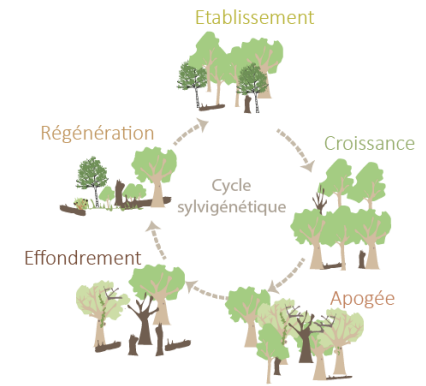
\*Bois morts de diamètre > 10 cm - Volumes calculés à l'échelle de la placette. D'après Larrieu et al. 2014.

Volumes de bois morts dans les forêts subnaturelles mixtes de montagne (Europe tempérée), au cours du cycle sylvigénétique



\*Cavités de pics, à terreau et concavités racinaires. Diamètre > 3 cm, sur arbres vivants et chandelles. D'après Larrieu et al. 2014.

Densité de cavités dans les forêts subnaturelles mixtes de montagne

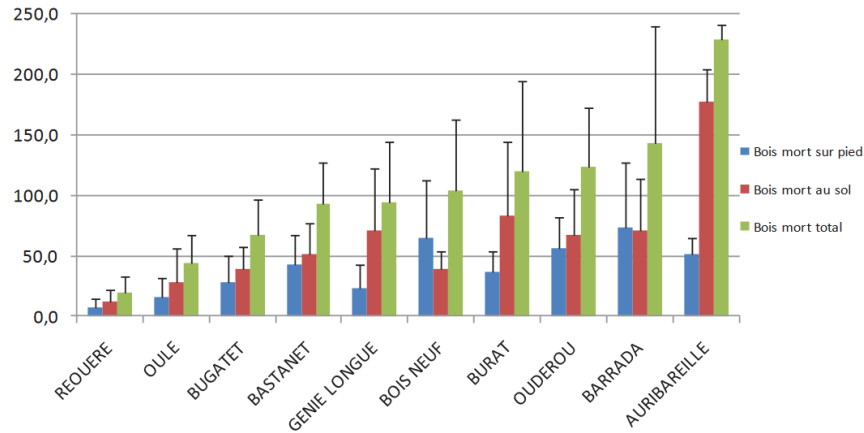


Terminologie d'après Larrieu et al. 2014 et Winter et Brambach, 2011

**Pas de rupture de ressources ! Le « flux saproxylique » amène une continuité dans le temps et dans l'espace**

# Les ressources saproxyliques sont présentes en quantité et diversifiées...

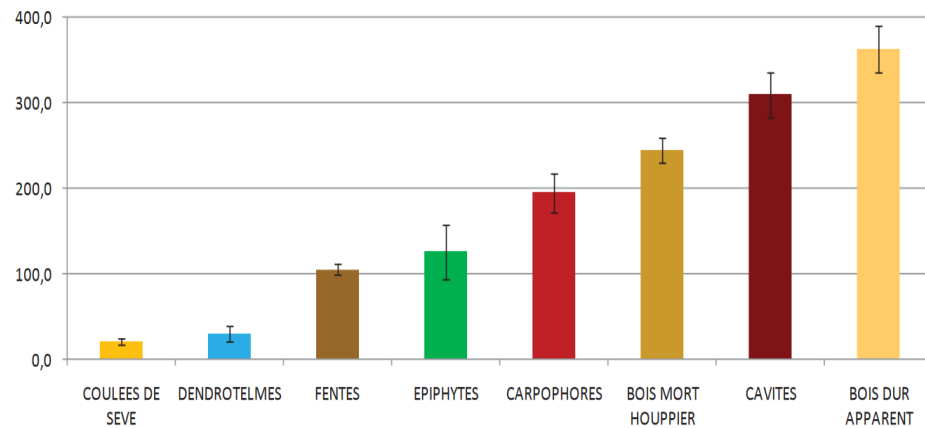
Quelques chiffres issus de 10 vieilles forêts pyrénéennes  
(Savoie et al. 2011)



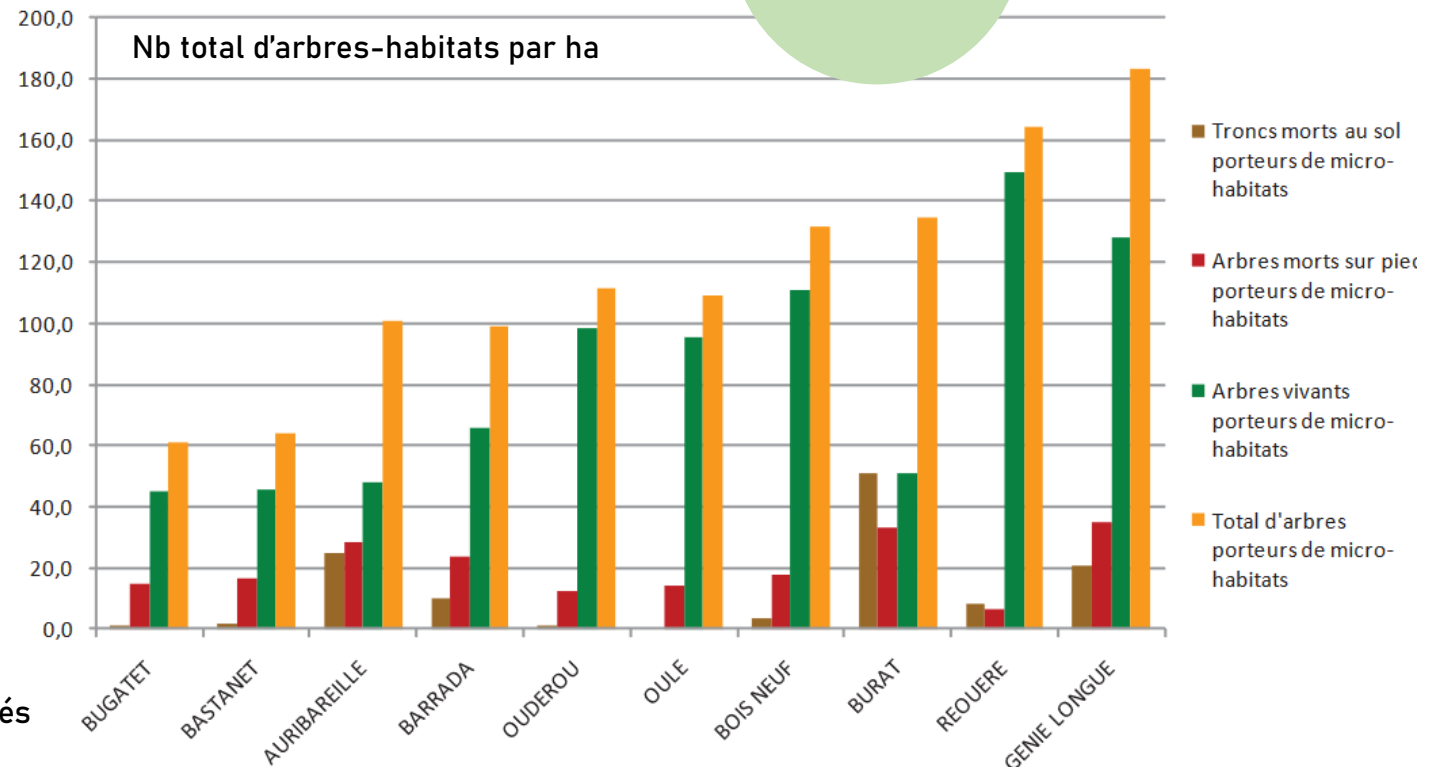
Jusqu'à 230 m3 de bois mort/ha  
100 m3 = valeur médiane

60 à 180 arbres-habitats /ha

Volume de bois mort moyen (m3/ha)



Nb total d'arbres porteurs de DMH de chaque type dans les sites étudiés





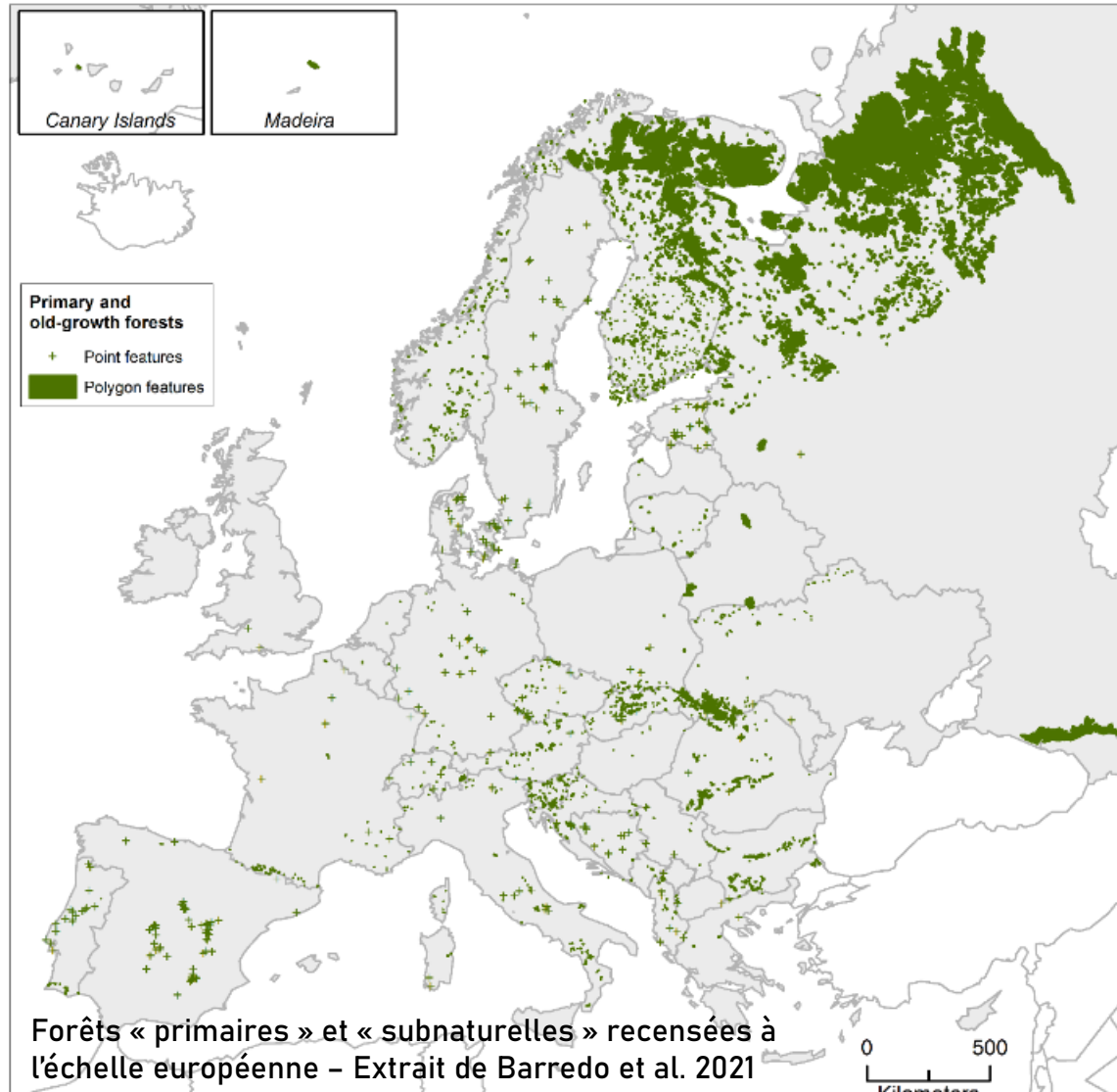


# 2.

La nécessité d'un gradient de maturité pour englober la diversité des enjeux

## 2.2 – Des vieilles forêts aux arbres-habitats dans les forêts cultivées...

# Sanctuariser les vieilles forêts et se concentrer sur l'objectif de production dans des forêts cultivées ?



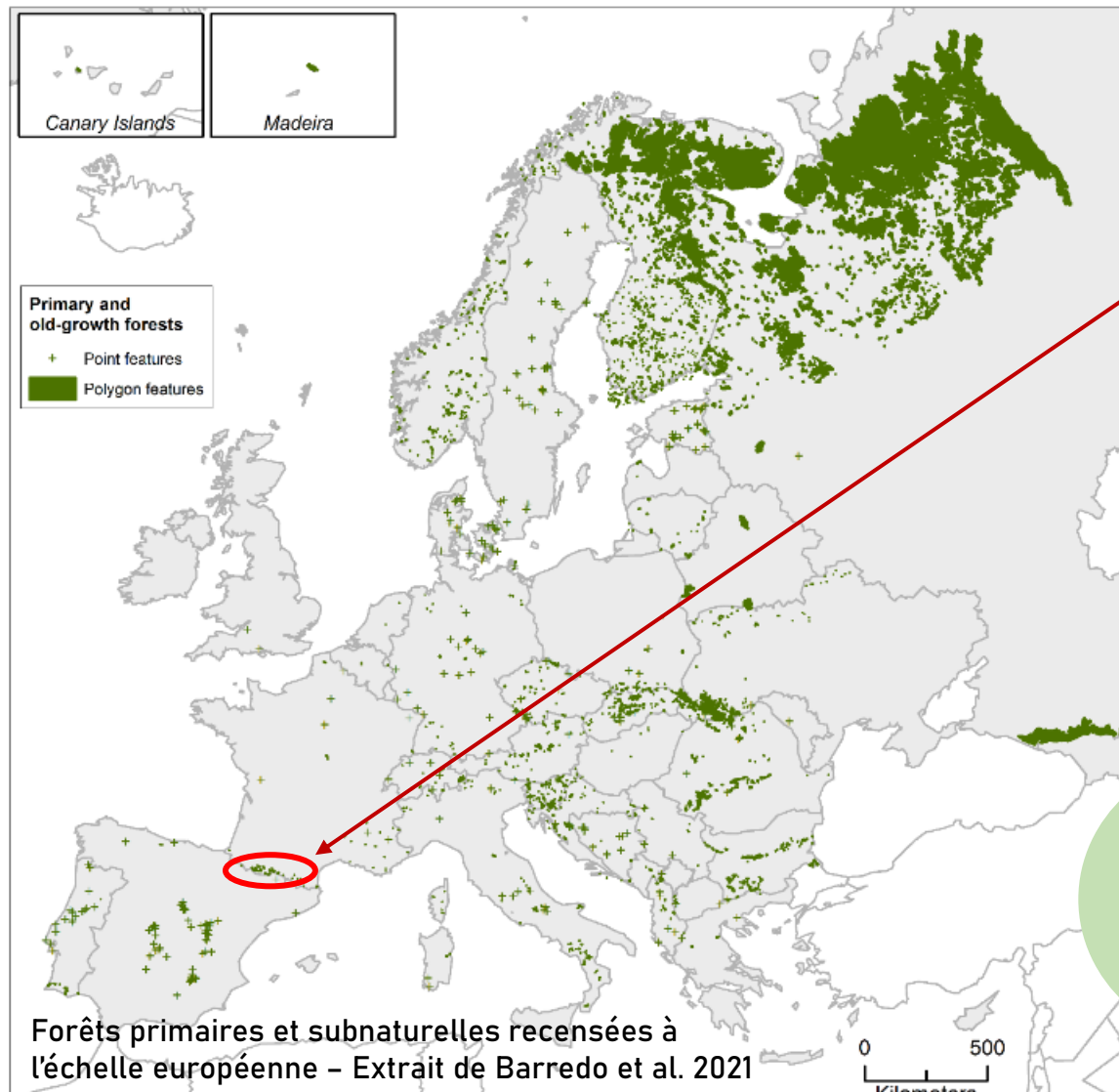
## 1. Les VF sont devenues extrêmement rares

En France (estimation):  
Surface estimée entre 0,5 et 3% de la surface forestière

En région Occitanie (terrain) :

- Env. 4% de la surface des forêts pyrénéennes
- 0,5 % en plaine (ex-Midi-Pyrénées)
- Absentes de certaines régions forestières

# Sanctuariser les vieilles forêts et se concentrer sur l'objectif de production dans des forêts cultivées ?



## 1. Les VF sont devenues extrêmement rares

Dans les VF Pyrénéennes

- Nb petites surfaces (38% < 10ha limitant processus naturels, BM, DMH)
- Distantes les unes des autres

→ Menacées d'insularisation

□ Ne couvre l'ensemble des habitats forestiers (seulement 66% bien représentés)

(Larrieu et al. 2023)

Le réseau actuel de VF est insuffisant pour assurer la conservation de la biodiversité forestière et des fonctions associées



# Sanctuariser les vieilles forêts et se concentrer sur l'objectif de production dans des forêts cultivées ?

1. Les VF sont devenues extrêmement rares et le réseau actuel de VF est insuffisant

2. La fonction de production des forêts est dépendante de biodiversité et donc de maturité



- Non pertinent de cantonner la maturité à quelques zones réserves  
→ Besoin de maturité partout
- Moduler le niveau de maturité en fonction des enjeux  
→ à condition d'une bonne connectivité

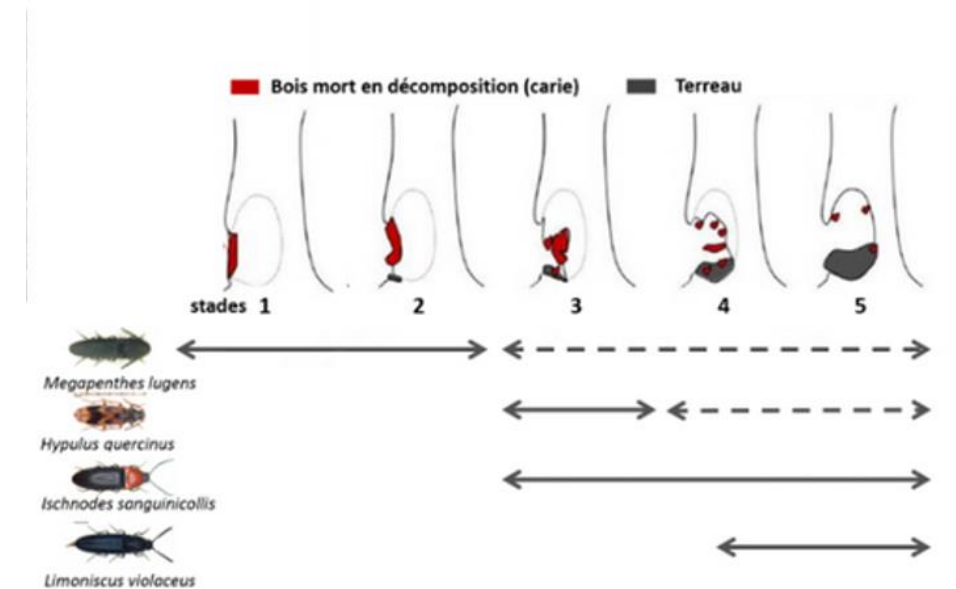
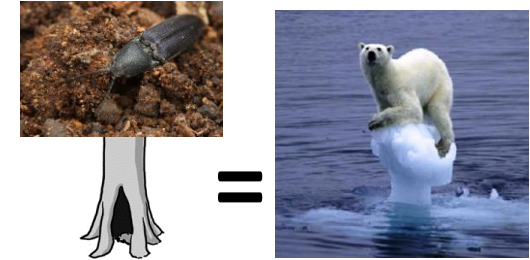
# Des continuités spatiale et temporelle de ressources indispensable

Pourquoi ?

Les espèces ont besoin de se déplacer !

° DMH et BM = ressources éphémères → Recherche régulière de nouveaux habitats pour les populations

° Brassage de gènes nécessaires pour vitalité génétique des populations



© Gouix, 2011, modifié



# Des continuités spatiale et temporelle de ressources indispensable

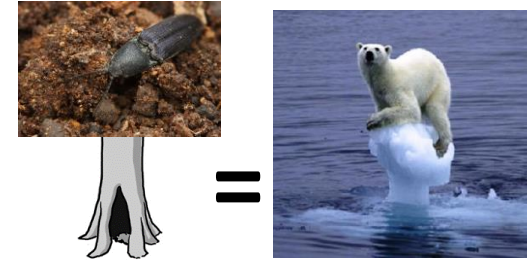
Pourquoi ?

Les espèces ont besoin de se déplacer !

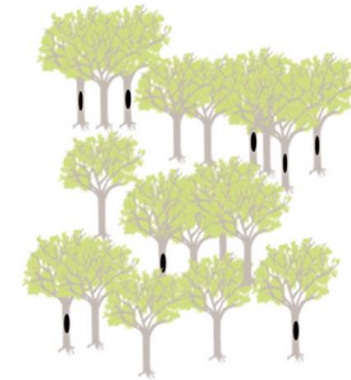
° DMH et BM = ressources éphémères → Recherche régulière de nouveaux habitats pour les populations

° Brassage de gènes nécessaires pour vitalité génétique des populations

° Une densité d'une même ressource nécessaire pour de nombreuses espèces



Disposer d'un réseau d'arbres à cavités

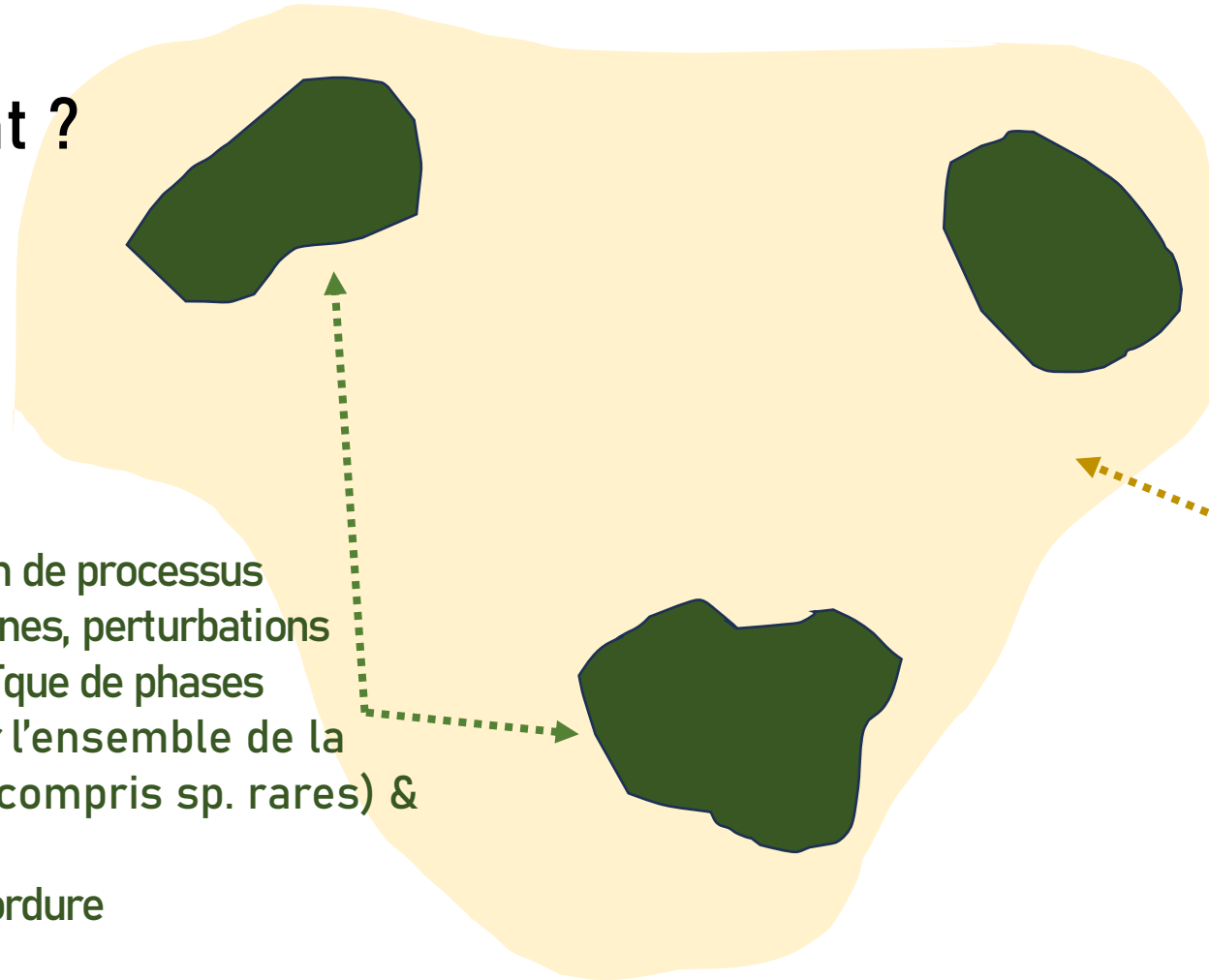


- Limite l'impact de la prédation
- Réduit le parasitisme
- Permet de mieux s'adapter à des variations météorologiques

# Une connectivité (spatiale) de ressources indispensable

## Comment ?

- Pleine expression de processus d'échanges de gènes, perturbations naturelles, mosaïque de phases dynamiques pour l'ensemble de la biodiversité (y compris sp. rares) & des fonctions
- Peu d'effets de bordure



- Fonctions de production
- Zone de relais/transit pour les individus sous réserve de perméabilité de la matrice

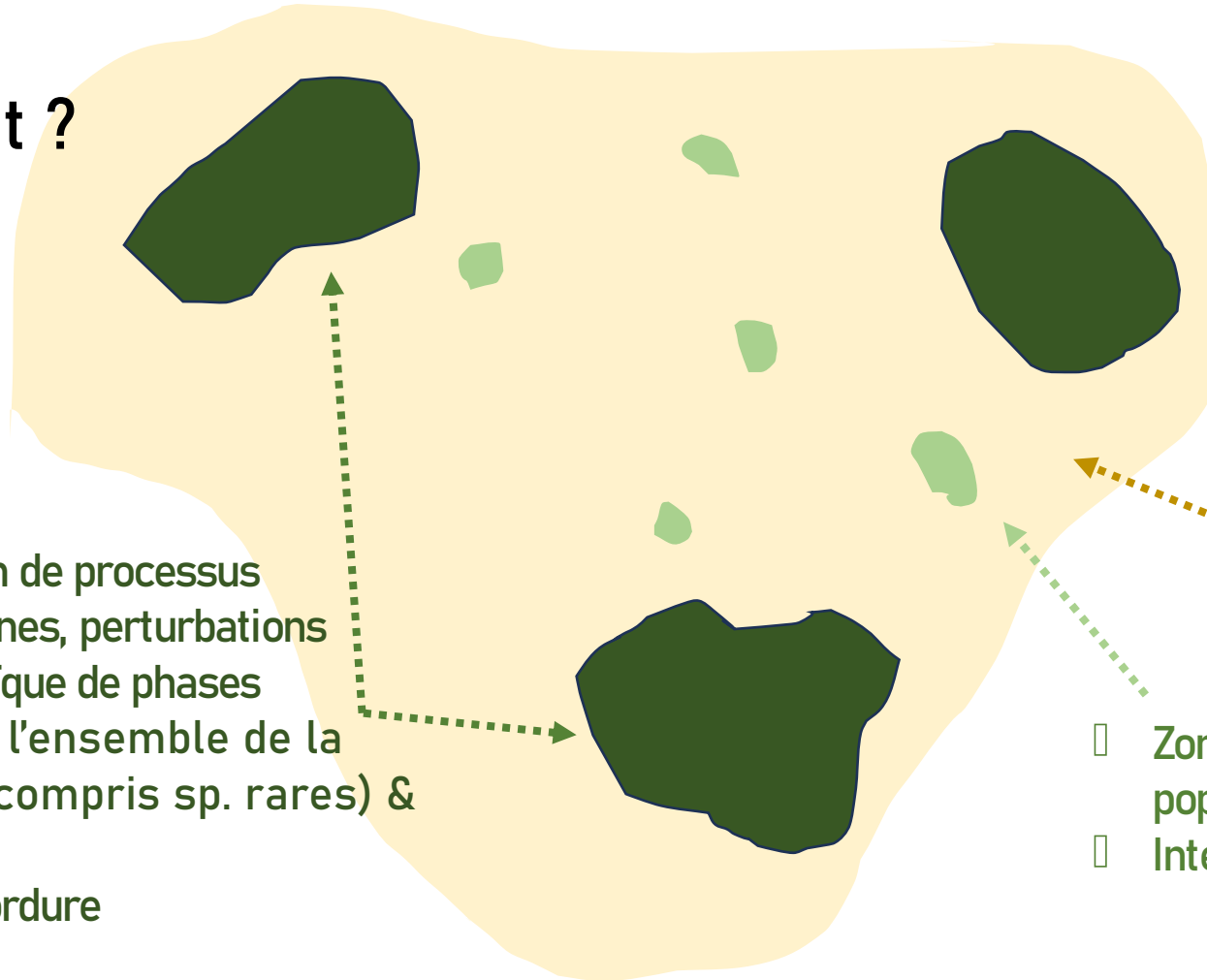
 Matrice de forêt cultivée  
 Grandes vieilles forêts (réserves)



# Une connectivité (spatiale) de ressources indispensable

## Comment ?

- Pleine expression de processus d'échanges de gènes, perturbations naturelles, mosaïque de phases dynamiques pour l'ensemble de la biodiversité (y compris sp. rares) & des fonctions
- Peu d'effets de bordure



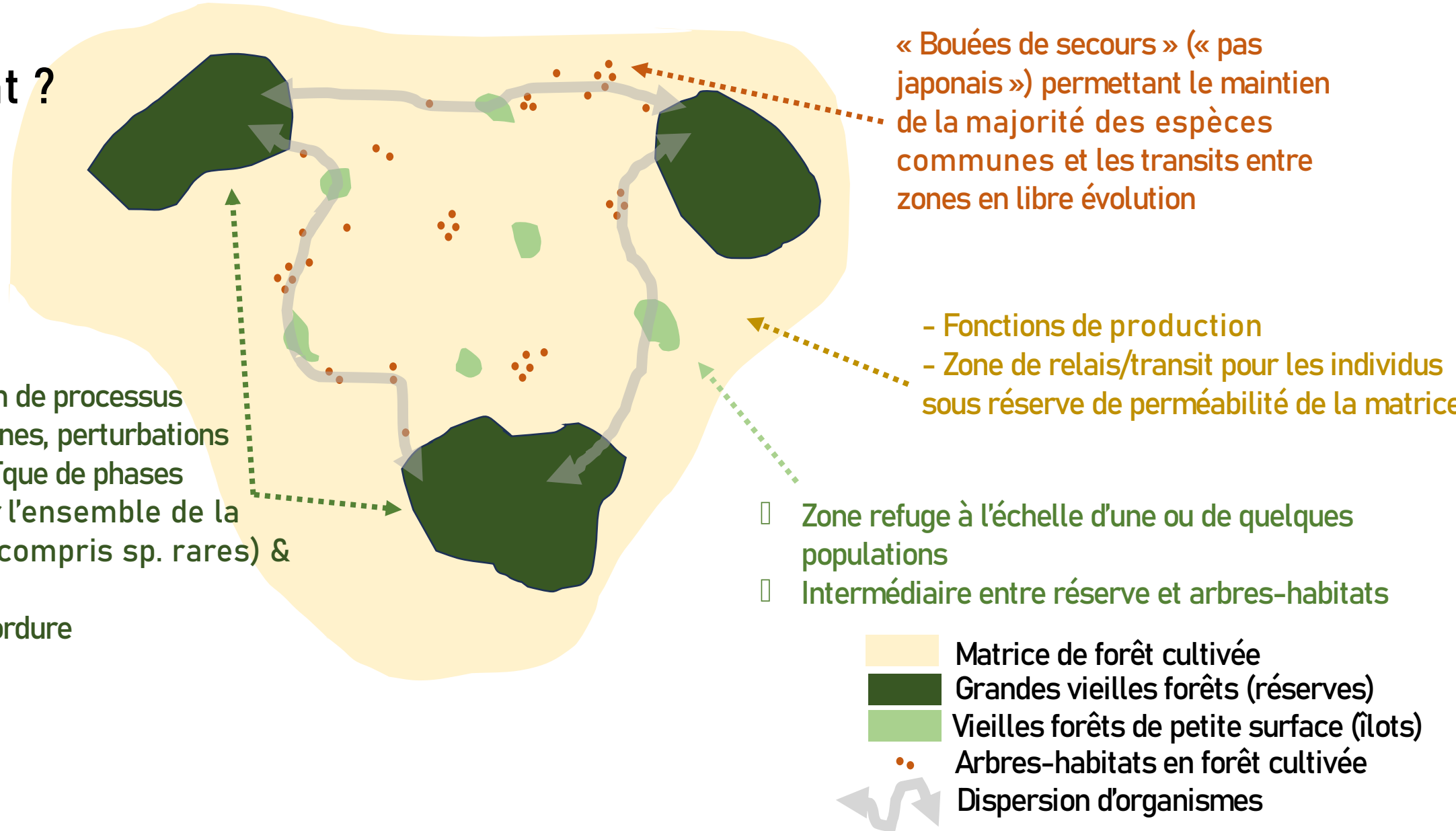
- Fonctions de production
- Zone de relais/transit pour les individus sous réserve de perméabilité de la matrice

- Zone refuge à l'échelle d'une ou de quelques populations
- Intermédiaire entre réserve et arbres-habitats

- Matrice de forêt cultivée
- Grandes vieilles forêts (réserves)
- Vieilles forêts de petite surface (îlots)

# Une connectivité (spatiale) de ressources indispensable

## Comment ?





# Une connectivité (spatiale) de ressources indispensable

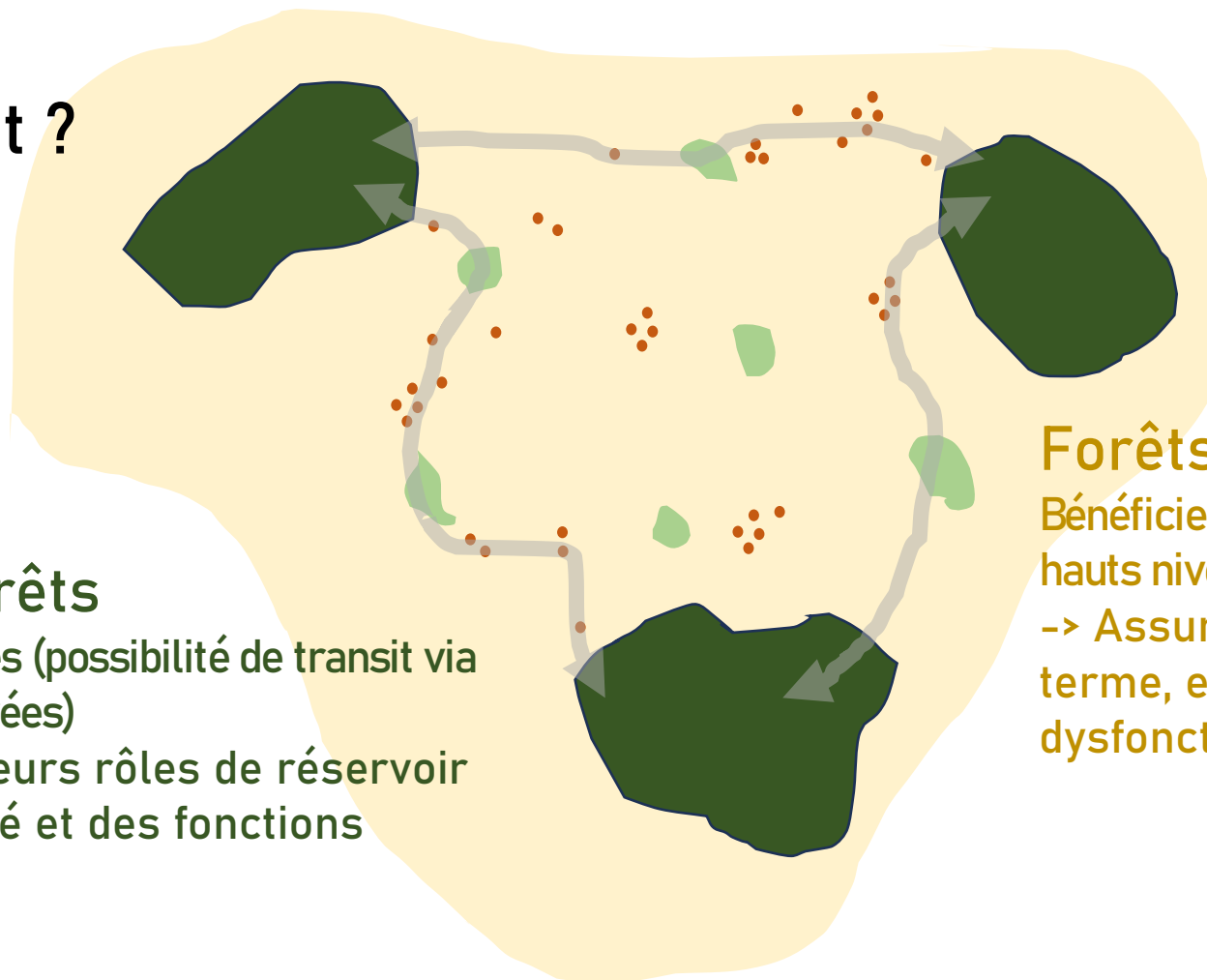
Comment ?

## Vieilles forêts

Non insularisées (possibilité de transit via les forêts cultivées)  
→ Assurent leurs rôles de réservoir de biodiversité et des fonctions associées

## Forêts de production

Bénéficient de la fonctionnalité amenée par les hauts niveaux de biodiversité des vieilles forêts  
→ Assurent leurs fonctions sur du long terme, en minimisant les pertes liées à des dysfonctionnements écologiques



D'après Lachat et Büttler, 2007, modifié

→ besoin de connectivité entre différentes forêts aux fonctions complémentaires

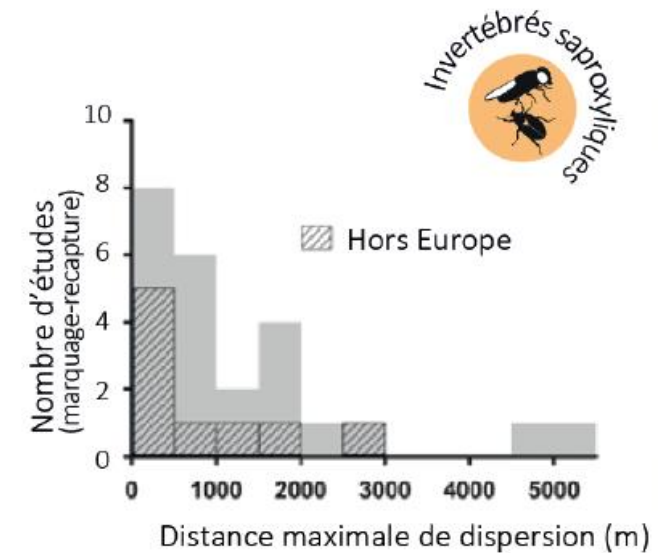
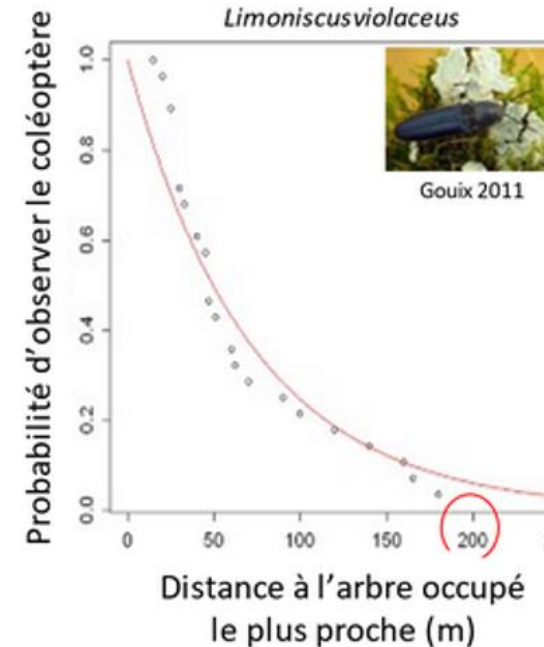
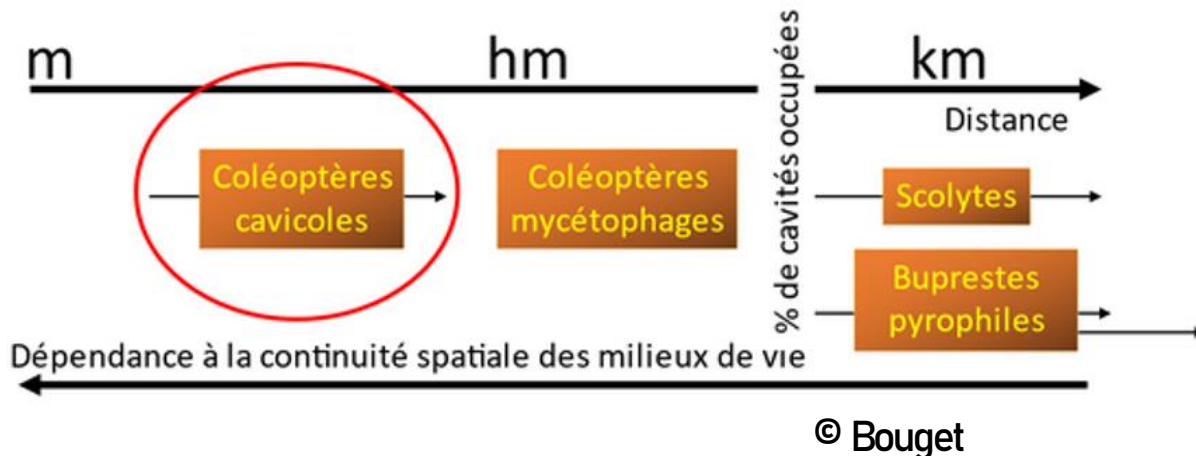
# Une connectivité (spatiale) de ressources indispensable

A quelle échelle ?

La capacité des espèces à se déplacer dépend de :

Leurs capacités de dispersion

Large gradient de capacité de dispersion chez les Coléoptères saproxyliques



Komonen et Müller, 2018

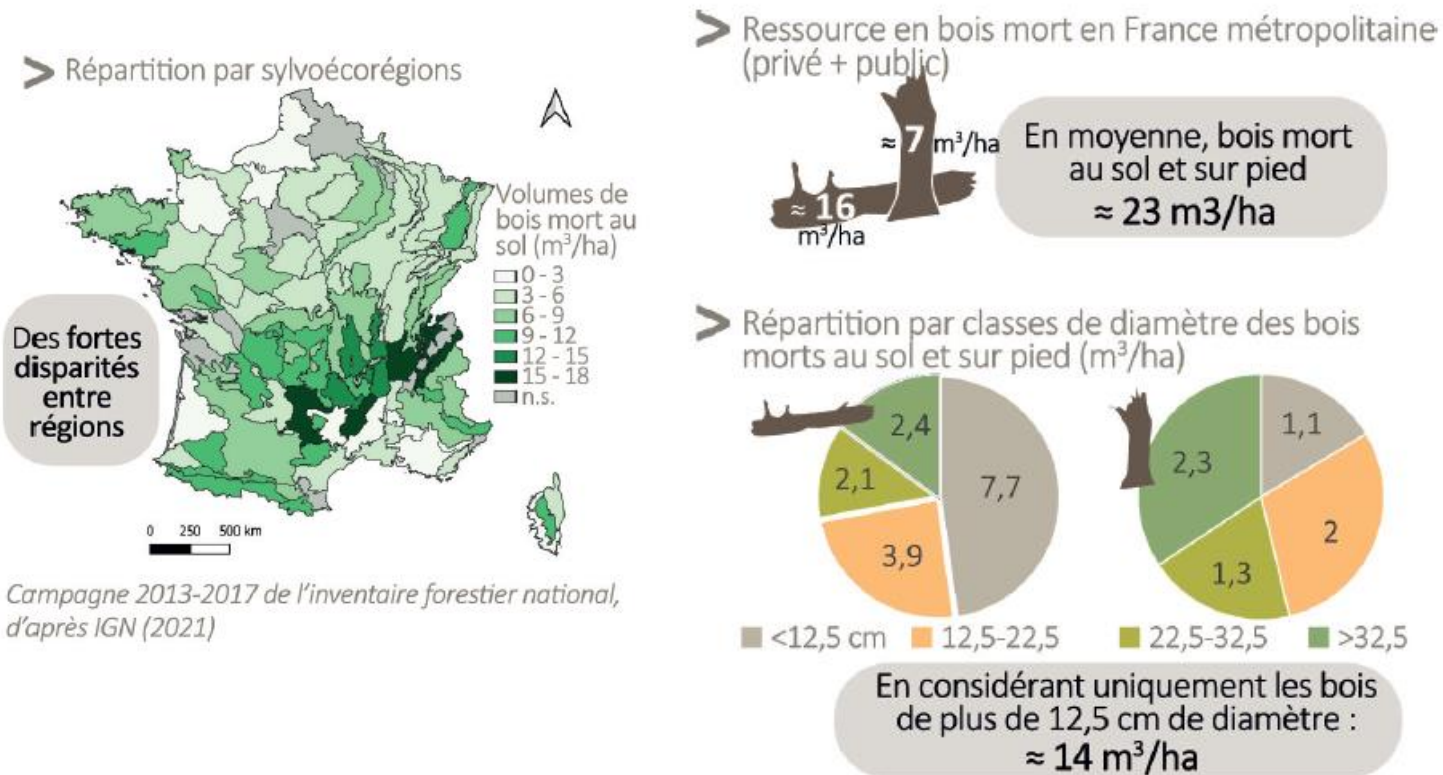


# Une connectivité (spatiale) de ressources indispensable

A quelle échelle ?

La capacité des espèces à se déplacer depend de :

## Les qualités des matrices



**Fort déficit** de ressources liées à la maturité dans les forêts françaises

# Gestion intégrative : concilier sylviculture et maintien de la maturité à différentes échelles

Gestion forestière intégrative = combinaison des approches ségrégative et multifonctionnelle.

Objectif : intégrer à la gestion forestière la conservation de la biodiversité et l'adaptation aux changements globaux, afin de garantir la durabilité de services écosystémiques.

S'inspire des forêts subnaturelles pour garantir fonctionnalité, résistance, résilience des écosystèmes.

Considère différentes échelles de gestion : arbre, peuplement, paysage et la nécessité de différentes intensités de sylviculture, dont la libre évolution volontaire. Protection permanente d'arbres isolés et de zones forestières entières (trame de vieux bois) = un des leviers clés.

Déf. Issue du projet TRANSFORMIT







**Maintien d'arbres-habitats  
et mise en place d'îlots de  
sénescence : en pratique !**





Maintien d'arbres-habitats et mise en place d'îlots de sénescence : en pratique !

## 3.1. Arbres-habitats et bois mort au sol



# Maintien d'arbres-habitats

- Définition

- bois morts sur pied, entiers ou de type « chandelle », porteur de dmh
- arbres vivants porteurs d'au moins un dendromicrohabitat

Vocation à être conservé pour la biodiversité et les fonctionnalités associées, de manière pérenne, jusqu'à la dégradation totale de son bois.





# Maintien d'arbres-habitats

## Quand et dans quel contexte ?

- Devraient être présents dans tous les peuplements, quelle que soit la phase (cf. forêts subnaturelles)
- Concerne tous les propriétaires, y compris de peuplements jeunes



Du bois mort et des DMH à toutes les phases dans les forêts subnaturelles



# Maintien d'arbres-habitats

- Quand et dans quels contextes ?
- En amont d'une éclaircie
- En amont d'une coupe définitive ou coupe rase -> arbres de rétention

Nécessité d'un flux pour maintenir un stock constant de ressources

Les « arbres de rétention » = maintenus au sein des coupes rases et définitivement conservés au titre de la biodiversité.

3 fonctions principales (Rosenvald et Lohmus, 2008) :

- « bouées de secours » - > relai avec les arbres de la génération suivante.
- maintien d'une complexité structurale
- maintien d'une certaine connectivité des habitats dans le paysage

-> permet la liaison entre les cycles sylvicoles

Pensez à la mention dans le contrat de vente des bois et un marquage spécifique sur le terrain



S. Gaudin © Photothèque CNPF

# Maintien d'arbres-habitats

- Quand et dans quels contextes ?
  - Dans les accrus, les parcelles en régénération, les plantations
    - Lors des travaux dans jeunes peuplements, préservation d'essences autochtones, souvent pionnières, post-pionnières, en plus des essences-objectifs
    - = arbres-habitats précoces, entrant peu en conflit avec les objectifs de production
    - Spontanées, à défaut plantées en enrichissement
  - Au moment de la rédaction d'un document de gestion durable
    - Objectif de constitution d'une TVB à inscrire
    - Mention des densités objectifs fonctionnelles



S. Gaudin © Photothèque CNPF



# Maintien d'arbres-habitats

- Comment les sélectionner ?
  - Double objectif (dans les peuplements cultivés)
    - Efficacité écologique
    - Compatibilité autres objectifs de gestion, dont production de bois, accueil du public...

Possibilité de concentrer le potentiel d'accueil du peuplement sur un faible nombre d'arbres



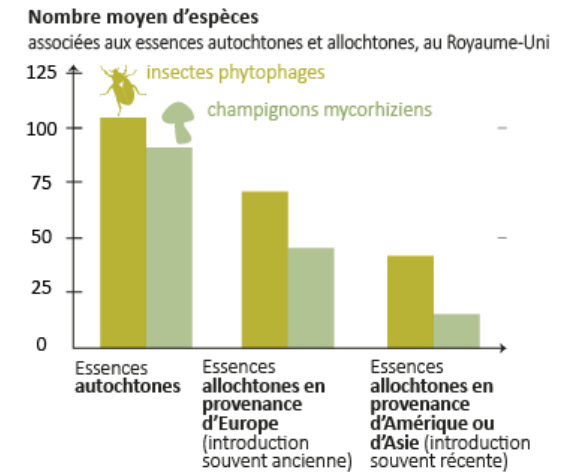
S. Gaudin © Photothèque CNPF

# Maintien d'arbres-habitats

- Comment les sélectionner, à l'échelle de l'arbre ?

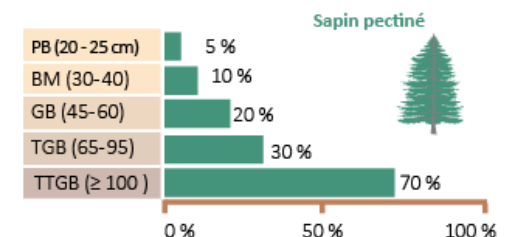
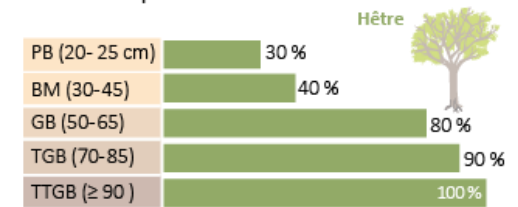
## *Toutes choses égales par ailleurs*

- Essences autochtones
  - Attention aux essences pionnières et post-pionnières
- Les plus gros et les plus vieux arbres
- Les arbres porteurs de plusieurs types de DMH différents ou de DMH rares ou de DMH de grande dimension
- Les arbres de plus faible valeur économique
- A distance raisonnable des zones sensibles en termes de fréquentation



D'après Kennedy et Southwood (1984) et Newton et Haigh (1998) in Branquart et Liégeois (2005)

% d'arbres porteurs d'au moins un dendromicrohabitat, en hêtraie-sapinière subnaturelle :



PB = petit bois ; BM = bois moyen ; GB = gros bois ;  
TGB = très gros bois ; TTGB = très très gros bois.

61



# Maintien d'arbres-habitats

- Comment les sélectionner, à l'échelle de l'arbre ?
  - En l'absence d'arbres-habitats ?

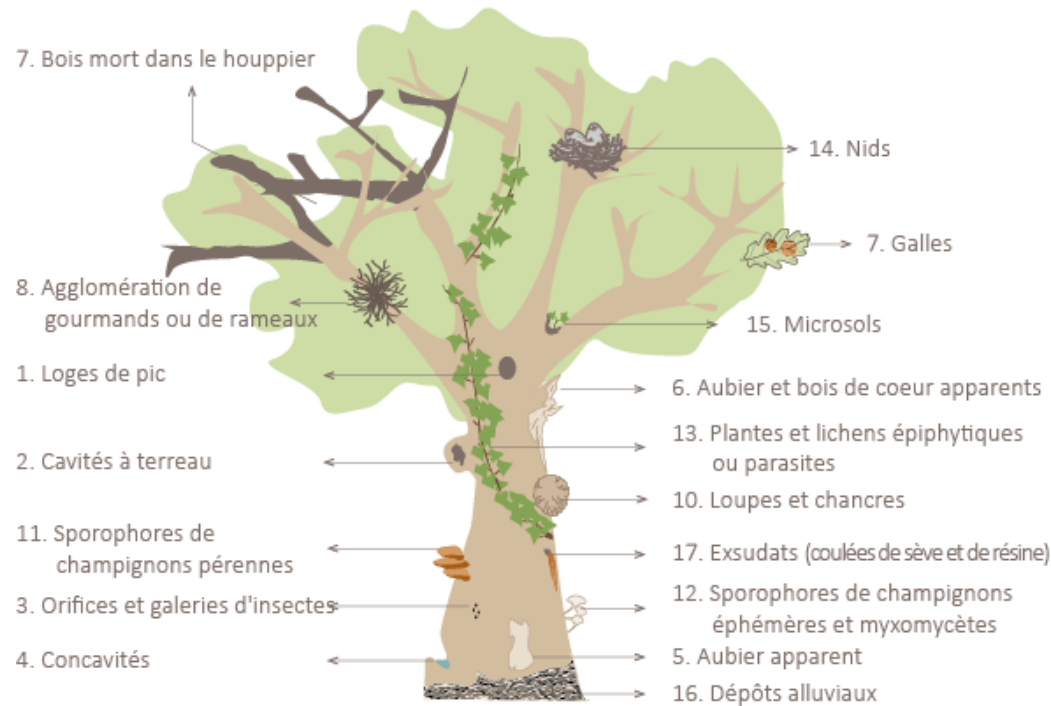
## Sélectionner des « arbres-habitats potentiels »

- Essences autochtones, notamment pionnières
- Les plus gros, même si encore petits ou présentant des houppiers avec des fortes branches (les « loups »), fourches, etc.



# Maintien d'arbres-habitats

- Comment les sélectionner, à l'échelle de l'arbre ?
  - Se former à la reconnaissance des dendromicrohabitats



Chaque groupe rassemble plusieurs types de dendromicrohabitat distincts. Sur ce dessin, seul un type par groupe est représenté. Typologie d'après Büttler et al. (2024).

Groupe de dendromicrohabitats	Forêt subnaturelle	Forêt cultivée
Loges de pic	Très Rare	Très Rare
Cavités à terreau	Rare	Très Rare
Orifices et galeries d'insectes	Rare	Très Rare
Concavités	Très Fréquent	Peu Fréquent
Aubier apparent	Très Fréquent	Fréquent
Aubier et bois de cœur apparents	Rare	Très Rare
Bois mort dans le houppier	Très Fréquent	Peu Fréquent
Agglomérations de gourmands ou de rameaux	Très Rare	Très rare
Loupes et chancres	Rare	Très Rare
Sporophores de champignons pérennes	Rare	Très Rare
Sporophores de champignons éphémères	Très Rare	Très Rare
Plantes et lichens épiphytiques ou parasites	Très Fréquent	Fréquent
Nids	Rare	Très Rare
Microsols	Rare	Très Rare
Coulées de sève et de résine	Fréquent sur conifères et Très Rare sur feuillus	Très Rare

Extrait de Emberger et al. (2023)



# Maintien d'arbres-habitats

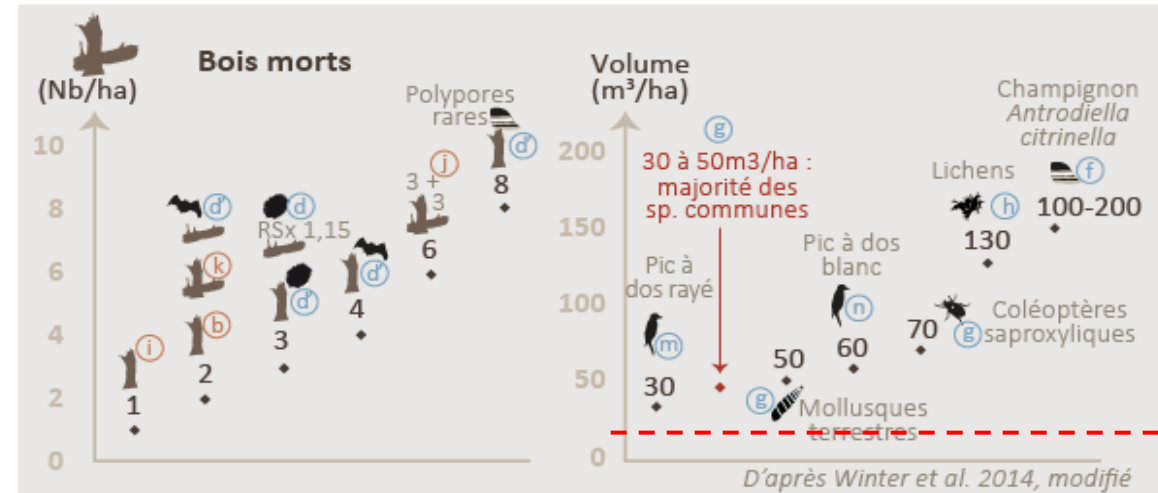
- Comment les sélectionner, à l'échelle du peuplement ?
  - Quelle densité ?

Min. 6 à 10 arbres-habitats/ha  
(vivants et morts sur pied)  
= consensus opérationnel dans la majorité des forêts cultivées

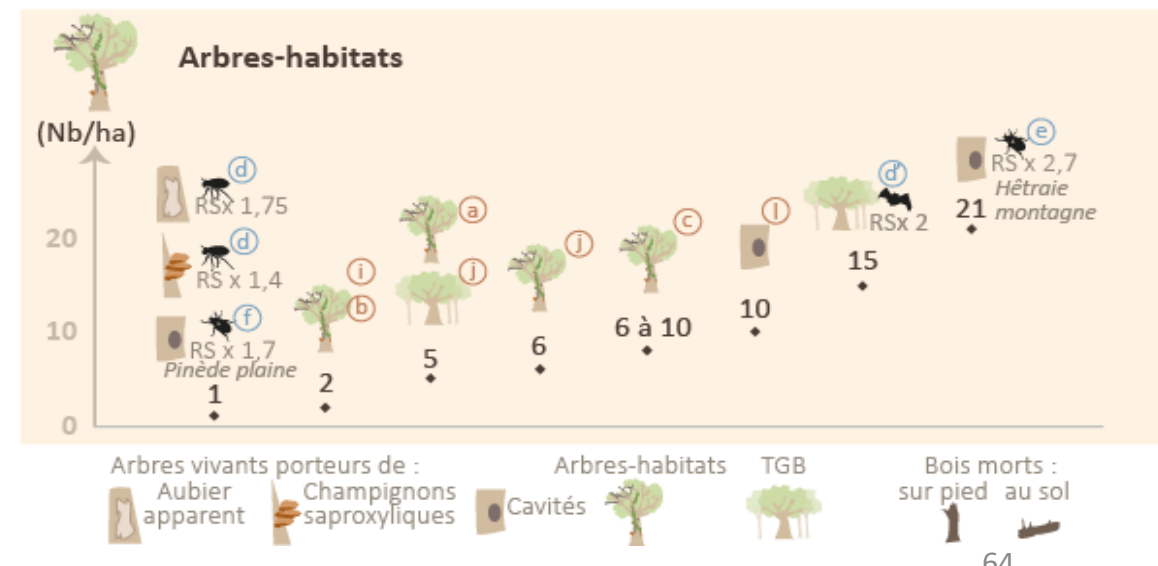
○ Préconisations de densité ou volumes d'arbres-habitat et de bois mort issues de différents référentiels.  
○ Etudes scientifiques faisant ressortir des effets de seuils pour certains taxons\*.

a FSC, 2024      d' Larrieu et al., non publié      h Moning et al., 2009      l Vallauri et al. 2005  
b PEFC, 2023      e Bouget et al., 2014      i ONF, 2009      m Bütler et al. 2004  
c Bütler et al., 2020      f Bässler et Müller, 2010      j Larrieu et Gonin, 2008      n Frank, 2002  
d Larrieu et al., 2019      g Müller et Bütler, 2010      k Branquart et Liégeois, 2005

\* Chauve-souris    Coléoptères saproxyliques et carabiques    Mousses    Champignons saproxyliques



14 m³ dans les forêts françaises (>12,5 cm)

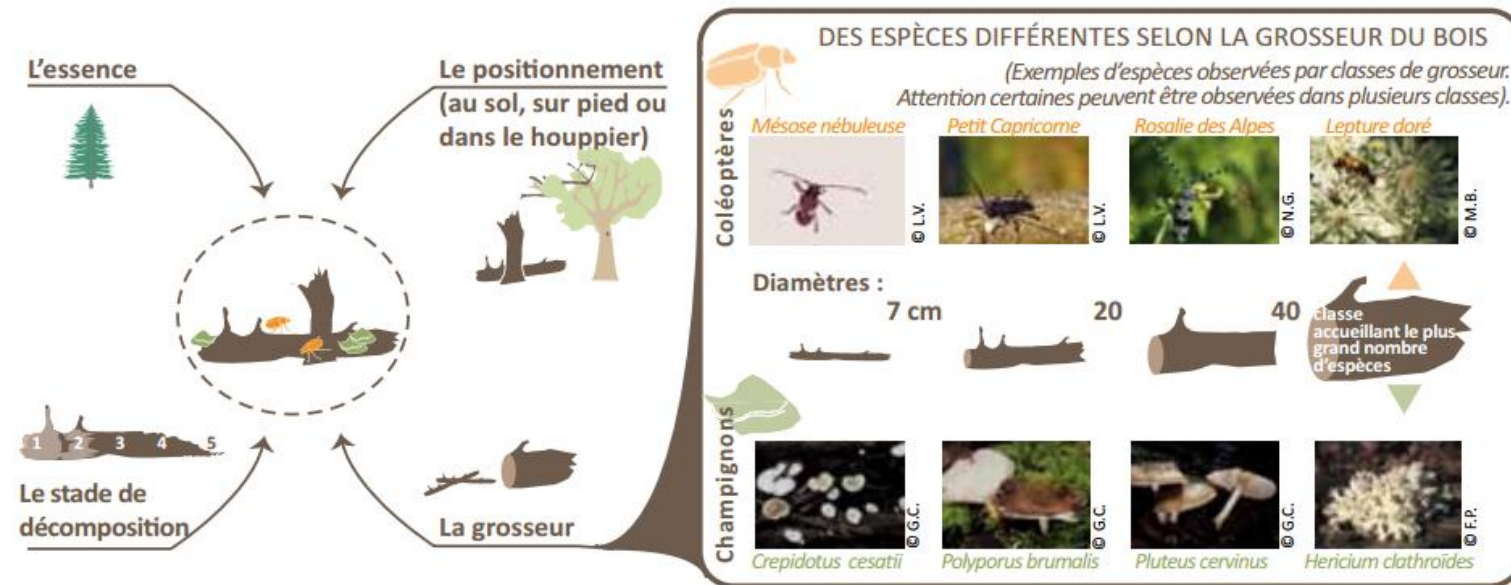


# Maintien d'arbres-habitats et de bois mort

- Comment les sélectionner, à l'échelle du peuplement ?

Maintenir une diversité :

- de types d'arbres-habitats : morts sur pieds et vivants porteurs de DMH
- De types de dendromicrohabitats : DMH variés
- D'essences – en particulier feuillus et conifères dans peuplements mixtes
- De bois morts : stades de saproxylation, grosseur, éclairciment, essences...





# Maintien d'arbres-habitats

- Comment les sélectionner, à l'échelle du peuplement ?

## Répartition spatiale :

- Disséminés
- En bouquets (effets d'aggrégation intéressant pour certaines espèces + praticité gestion/stabilité)




© L. Larrieu

# Maintien d'arbres-habitats

- Comment les sélectionner, à l'échelle du peuplement ?

## Répartition spatiale :


- Disséminés
- En bouquets (effets d'agrégation intéressant pour certaines espèces + praticité gestion/stabilité)



Contents lists available at [ScienceDirect](#)

Biological Conservation

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/biocon](http://www.elsevier.com/locate/biocon)

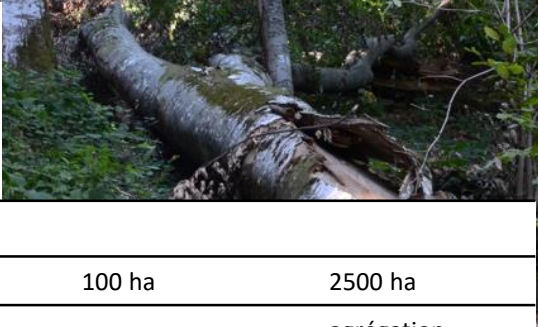


Spatial distribution of tree-related microhabitats in European beech-dominated forests

Laurent Larrieu<sup>a,b,\*</sup>, Christophe Bouget<sup>c</sup>, Benoit Courbaud<sup>d</sup>, Inken Doerfler<sup>e</sup>, Nicolas Goux<sup>f,g</sup>, Michel Goulard<sup>a</sup>, Sylvie Ladet<sup>a</sup>, Fabien Laroche<sup>a</sup>, Amandine Acloque<sup>a</sup>, Rita Bütler<sup>h,i</sup>, Daniel Kozák<sup>j</sup>, Daniel Kraus<sup>k</sup>, Frank Krumm<sup>l</sup>, Thibault Lachat<sup>l,m</sup>, Maxence Martin<sup>n</sup>, Jörg Müller<sup>o,p</sup>, Yoan Paillet<sup>d</sup>, Andreas Schuck<sup>q</sup>, Jonas Stillhard<sup>k</sup>, Miroslav Svoboda<sup>j</sup>, María Trinidad Torres García<sup>r,s</sup>, Kris Vandekerkhove<sup>t</sup>, Sergey Zudin<sup>u</sup>

### Plan d'échantillonnage

- Hêtraies
- Vieilles forêts vs forêts cultivées
- 300 placettes, 20 000 arbres



	Echelles spatiales			
Dendromicrohabitats	< 1 ha	1 à quelques ha	100 ha	2500 ha
<i>Exposed heartwood</i>	Agrégation dans 10 % des placettes			agrégation
<i>Bois mort dans le houppier</i>	Agrégation dans 10 % des placettes		agrégation	
<i>Loge de pic</i>	agrégation			
<i>Cavités à terreau</i>	Agrégation dans 15 % des placettes	agrégation		
<i>Bois sans écorce</i>				agrégation
<i>Coulées de sève</i>				agrégation
<i>Polypores</i>				agrégation
<i>Fentes</i>	Agrégation dans 10 % des placettes			
<i>Dendrotelmes</i>	Agrégation dans 20 % des placettes			
<i>Concavités racinaires</i>	Agrégation dans 15 % des placettes			
<i>Loupes &amp; chancres</i>	Agrégation dans 10 % des placettes			

(Larrieu et al. 2025)



# Maintien d'arbres-habitats... et des bois morts au sol

## Bois morts au sol

- Ne pas récolter les chablis disséminés
- Laisser une partie des houppiers non démembrés
- Attention lors du débardage : ne pas fragmenter les bois morts à la décomposition avancée (stades 4 & 5)

## Bois mort sur pied

- Ne pas abattre les chandelles (BMS ≠ BMP)

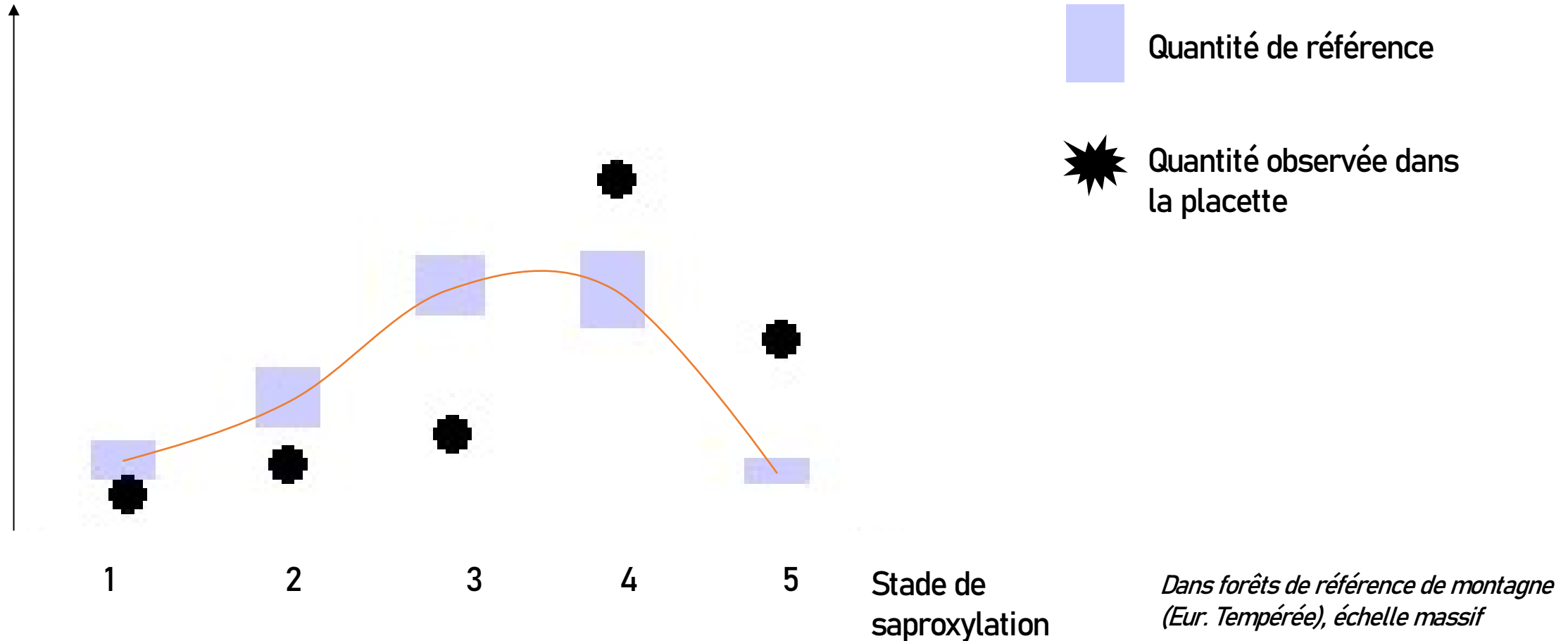


© P. Gaudry

# Maintien d'arbres-habitats... et des bois morts au sol

Les patrons de saproxylation doivent être cohérents avec la vitesse de décomposition du bois mort

Proportion relative en volume (/total BM)







Maintien d'arbres-habitats et mise en place d'îlots de sénescence : en pratique !

## 3.2. Îlots de sénescence



# Mise en place d'îlots de sénescence

- Définition

îlot de sénescence = petite portion de forêt laissée en libre évolution, sans intervention, de manière permanente. Recommandé : 2 à 20 ha.

Attention, différent d'un îlot de vieillissement = petit peuplement ayant dépassé les diamètres d'exploitabilité économique « classiques » et géré suivant un cycle sylvicole prolongé. Non maintenu en libre évolution permanente ; les bois seront à terme récoltés. -> Intérêt très limité, voire négatif, pour la biodiversité





# Mise en place d'îlots de sénescence

- Où implanter un îlot ?
  - **Echelle paysage, chercher à :**
    - Intégrer ensemble de la biodiversité : génétique, des espèces, des habitats, des fonctions
    - Connectivité : Maintenir des réplicats d'habitats similaires afin d'héberger des populations viables à long terme



© L. Larrieu

# Mise en place d'îlots de sénescence

## • Où implanter un îlot ?

### • Echelle de la propriété, chercher à :

- Englober une diversité d'habitats (si grande surface)
- Privilégier les peuplements spontanés, composés majoritairement d'essences autochtones (exceptions parfois pertinentes)
- Privilégier les secteurs de forêts anciennes
- Privilégier les zones les plus matures écologiquement

Tirer profit des opportunités « évidentes »  
et compléter les manques

« Surfaces qui se prêtent bien  
aux îlots de sénescence »  
(Mergner, 2024)

Zones ne se prêtant pas à la  
sylviculture/sur stations  
contraignantes : chaos de blocs,  
sommets de montagne, pentes  
fortes, vallons humides, ...

Zones comprenant des vieux  
arbres hérités de pratiques  
passées : bosquet champêtre,  
anciennes limites de parcelles,  
ancien TSF avec grosses réserves,  
« forêts oubliées », ...

Zones à particularisme  
écologique

bosquet feuillu dans un  
peuplement conifère, partie de  
peuplement avec nombreuses  
cavités de Pics...



# Mise en place d'îlots de sénescence

- Où implanter un îlot ?
- Quelles surfaces et forme ?
  - Souvent guidée par approche indirecte liées aux habitats saproxyliques
- Privilégier forme compacte, limitant effets de bordure et l'influence des événements extérieurs (ex. coupe forte)



**Quelle surface** permettant l'expression d'une diversité de bois morts et DMH, d'une manière continue et en quantité proches de forêts naturelles ?



**2-3 ha** (Jacoby et al. 2010)  
= surface minimale recommandée

-> PNA « Vieux bois et forêts subnaturelles »

# Mise en place d'îlots de sénescence

- Où implanter un îlot ?

Quelle répartition spatiale ?

Question complexe...



- Connaissances sur les capacités et modes de dispersion lacunaires
- Très dépendant des autres caractéristiques de la matrice entre les îlots
- S'appuyer sur l'état des connaissances actuel pour les taxons saproxyliques à faibles capacité de dispersion = solution pragmatique.



=

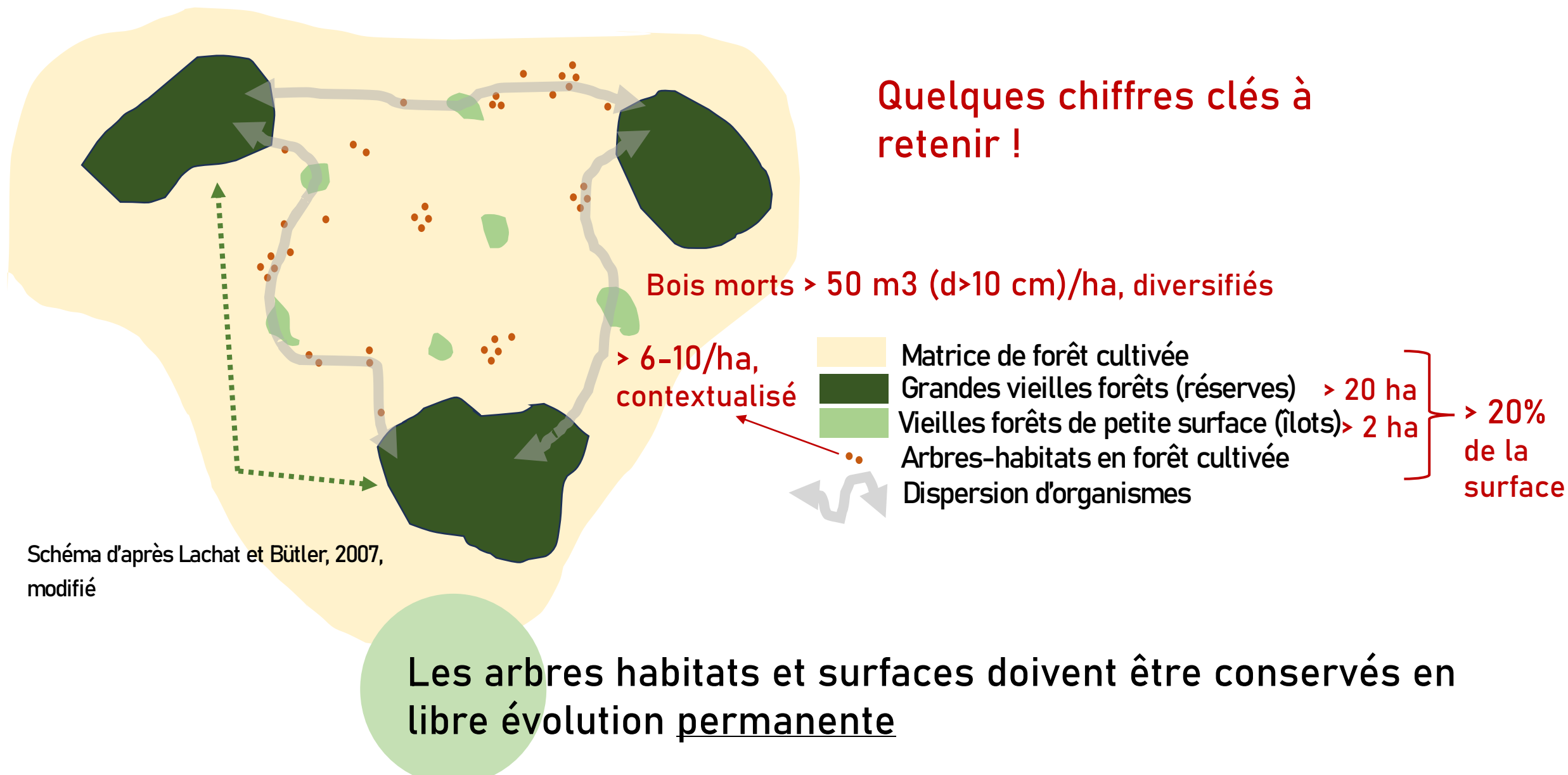


env. 1 km entre îlots

= ordre de grandeur d'une distance maximale souhaitable  
(en l'état des connaissances)

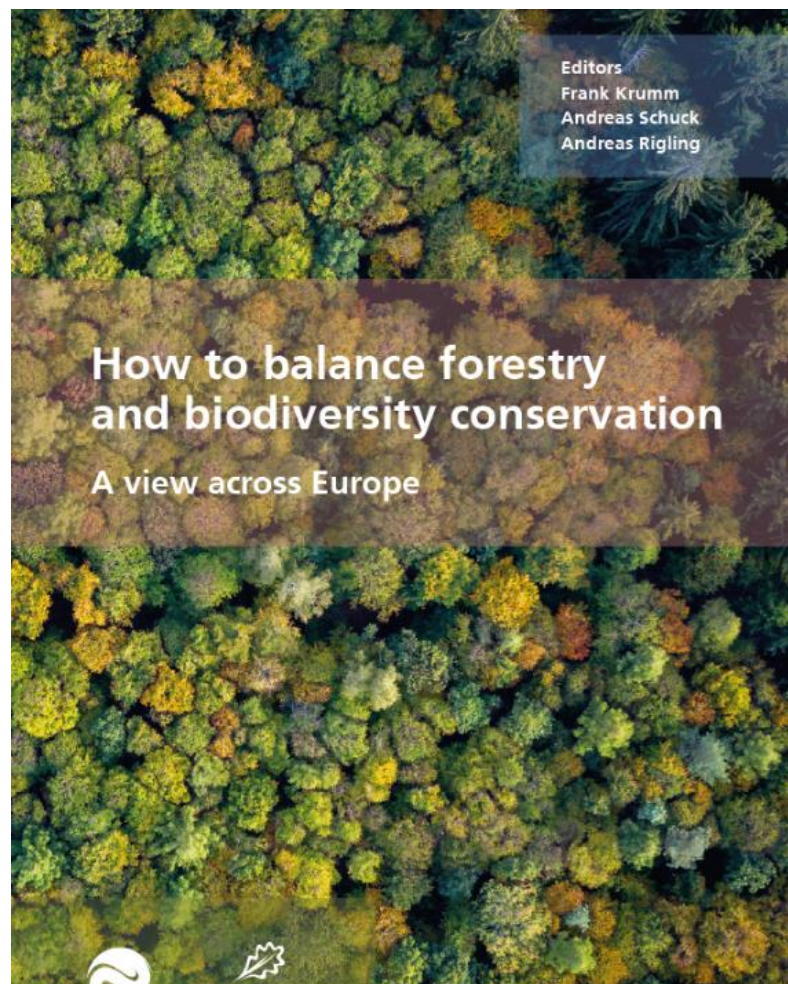


# Mise en place d'une gestion intégrative : trame de vieux bois



# Mise en place d'une gestion intégrative

Une gestion intégrative est possible et économiquement rentable dans de nombreux contextes



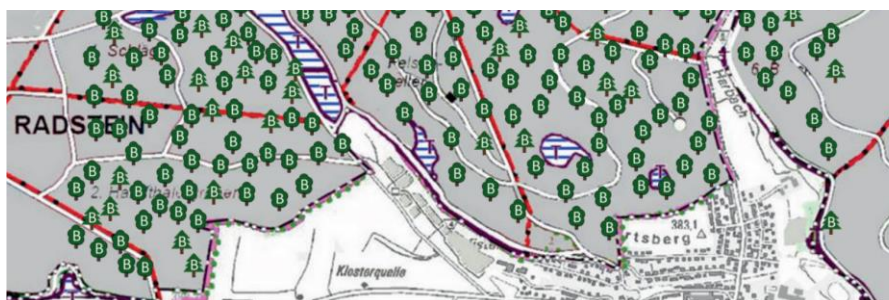
## -> 32 exemples concrets en Europe

<http://www.integrateplus.org/media-center/publications.html>

AMÉNAGEMENT ET GESTION

**GÉRER UNE FORÊT COMMERCIALE  
SELON UNE APPROCHE INTÉGRATIVE : RÊVE OU RÉALITÉ ?  
LE CAS DE LA FORÊT DE STEIGERWALD  
(BAVIÈRE, ALLEMAGNE)**

ULRICH MERGNER<sup>a</sup> – DANIEL KRAUS<sup>a</sup> – LAURENT LARRIEU<sup>b,c</sup>



Forêt domaniale d'Ebrach  
(Bavière)

16 500 ha dont 12% en libre  
évolution permanente

- 6 réserves intégrales  
(NR: 430 ha)
- 200 îlots de sénescence  
(T: 760 ha)
- 10 arbres-habitats/ha (B:  
780 ha)

-> Bénéfice net annuel :  
1 000 000 euros



# Mise en place d'une gestion intégrative



- Le coût du maintien 10 arbres-habitats ?

- Si bien choisis, de faible valeur

[0 à 750 € pour 10 arbres de 5m<sup>3</sup> à 15€/m<sup>3</sup>]

- Emprise qui pourrait être occupé par des arbres à plus forte valeur économique

[500 à 2000m<sup>2</sup> pour 10 arbres de 50 à 200m<sup>2</sup>]

- Bénéfices pour le propriétaire, mais pas uniquement concerne la société entière

- Faible proportion de la valeur d'un peuplement
- Bénéfices fonctionnels (et économiques) variés à long terme : maintien de la fertilité, réduction des dégâts liés à des pathogènes/déprédateurs...

- Emprise de l'ordre d'un réseau de desserte = 20% de la surface du peuplement, soustrait de surface de croissance des arbres. Investissement du même ordre !

- Développement des démarches de « Paiements pour services écosystémiques »



**Quelques outils existants  
pour aider le gestionnaire  
forestier à adopter une  
gestion intégrative**



# Un film de 25 mn pour comprendre les enjeux et l'approche intégrative



[https://www.integrateplus.eu/index\\_fr.html](https://www.integrateplus.eu/index_fr.html)

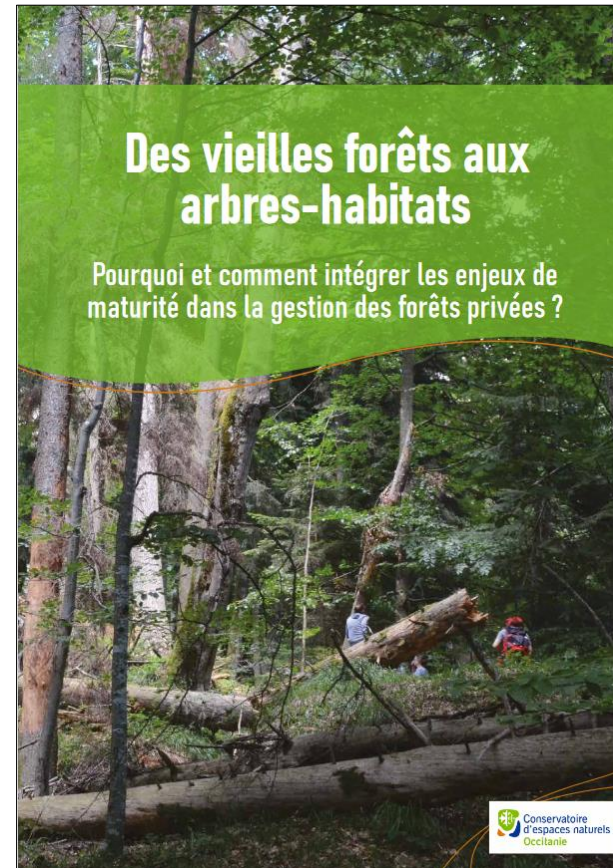
# Des ressources bibliographiques, exemples :

Un ouvrage de référence : synthèse des connaissances scientifiques

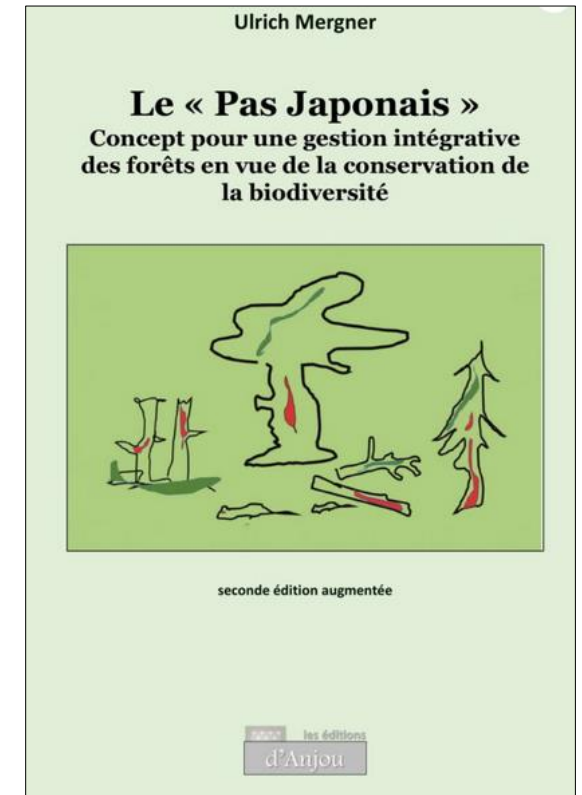


<http://www.integrateplus.org/media-center/publications.html>

Une synthèse des connaissances & recommandations opérationnelles pour la mise en place des TVB

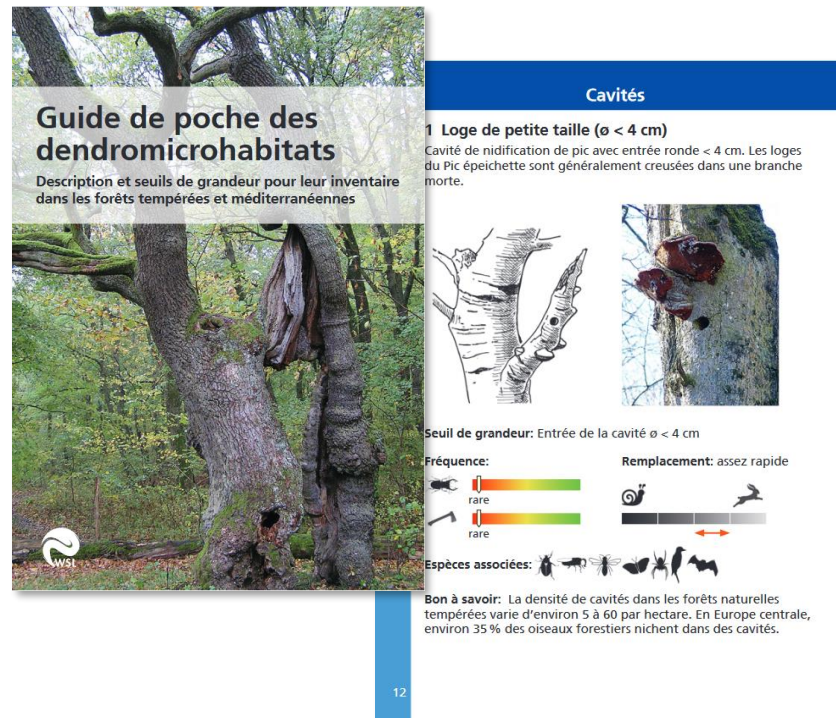


Une illustration de mise en pratique :





# Des documents de vulgarisation sur les dendromicrohabitats



Bütler, R.; Lachat, T.; Krumm, F.; Kraus, D.; Larrieu, L., 2024. **Guide de poche des dendromicrohabitats.** Description et seuils de grandeur pour leur inventaire dans les forêts tempérées et méditerranéennes. Birmensdorf, Institut fédéral de recherches WSL 2<sup>ème</sup> éd. Révisée, 64 p.



## Connaître, conserver et promouvoir les arbres-habitats

Rita Bütler, Thibault Lachat, Frank Krumm, Daniel Kraus et Laurent Larrieu



Fig. 1. Un arbre-habitat comme dans les lisières. Seuls les arbres les plus gros et les plus âgés abritent un grand nombre et une grande diversité de dendromicrohabitats.

Bütler, R.; Lachat, T.; Krumm, F.; Kraus, D.; Larrieu, L., 2020. **Connaître, conserver et promouvoir les arbres-habitats.** WSL Notice pour les praticiens 64, 12 p.



## Dendromicrohabitats - Baummikrohabitate - Tree-related microhabitats

25 vidéos • 5 271 vues • Mise à jour il y a 7 jours



Subtitles: German, French, English



WSL Workshops & Seminars

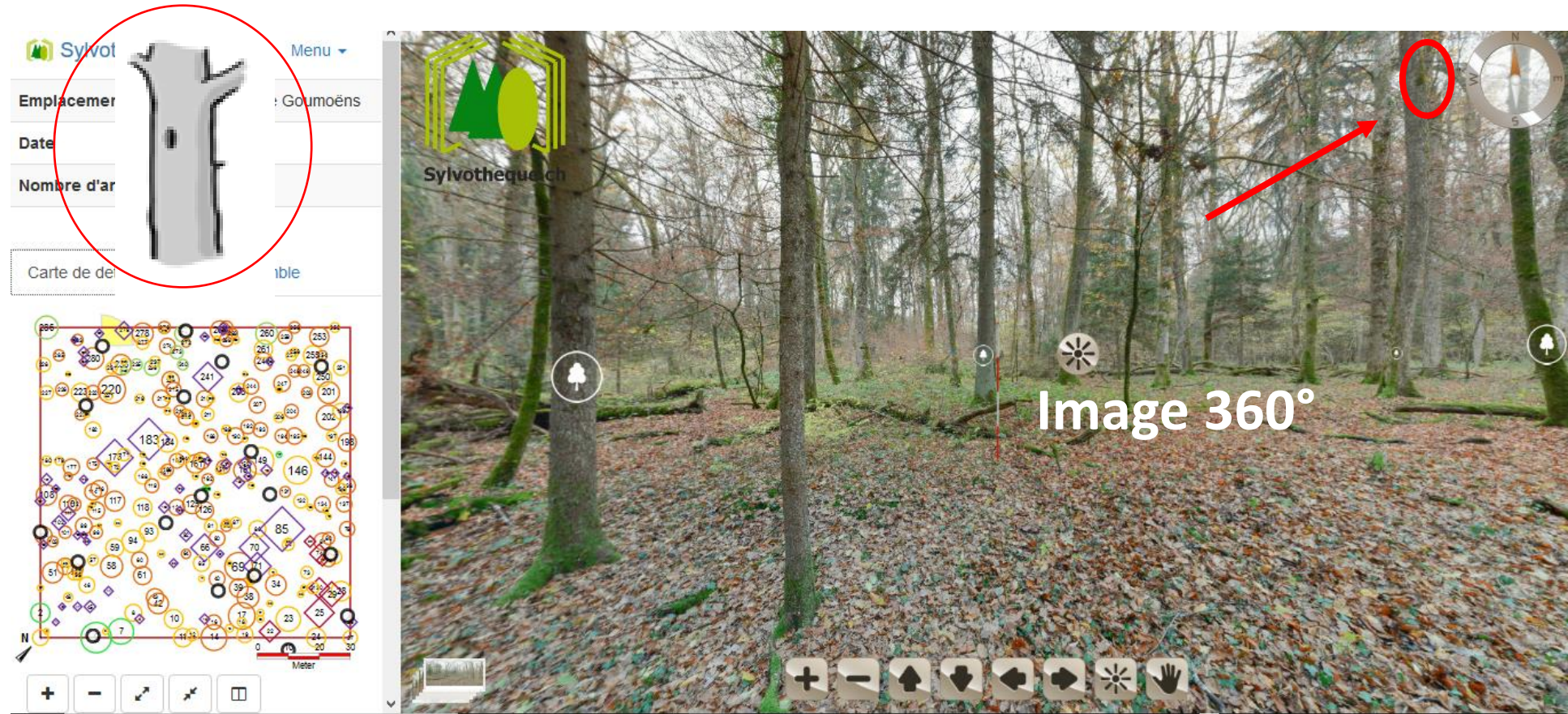
S'ABONNER

Bütler R. & Larrieu L. 2020. Présentations courtes de dendromicrohabitats. **51 vidéos.** YouTube.

<https://www.wsl.ch>



# Une plateforme interactive pour s'entraîner au martelage « intégratif »



4 niveaux de difficulté, des vidéos, des photos, des dessins, etc.

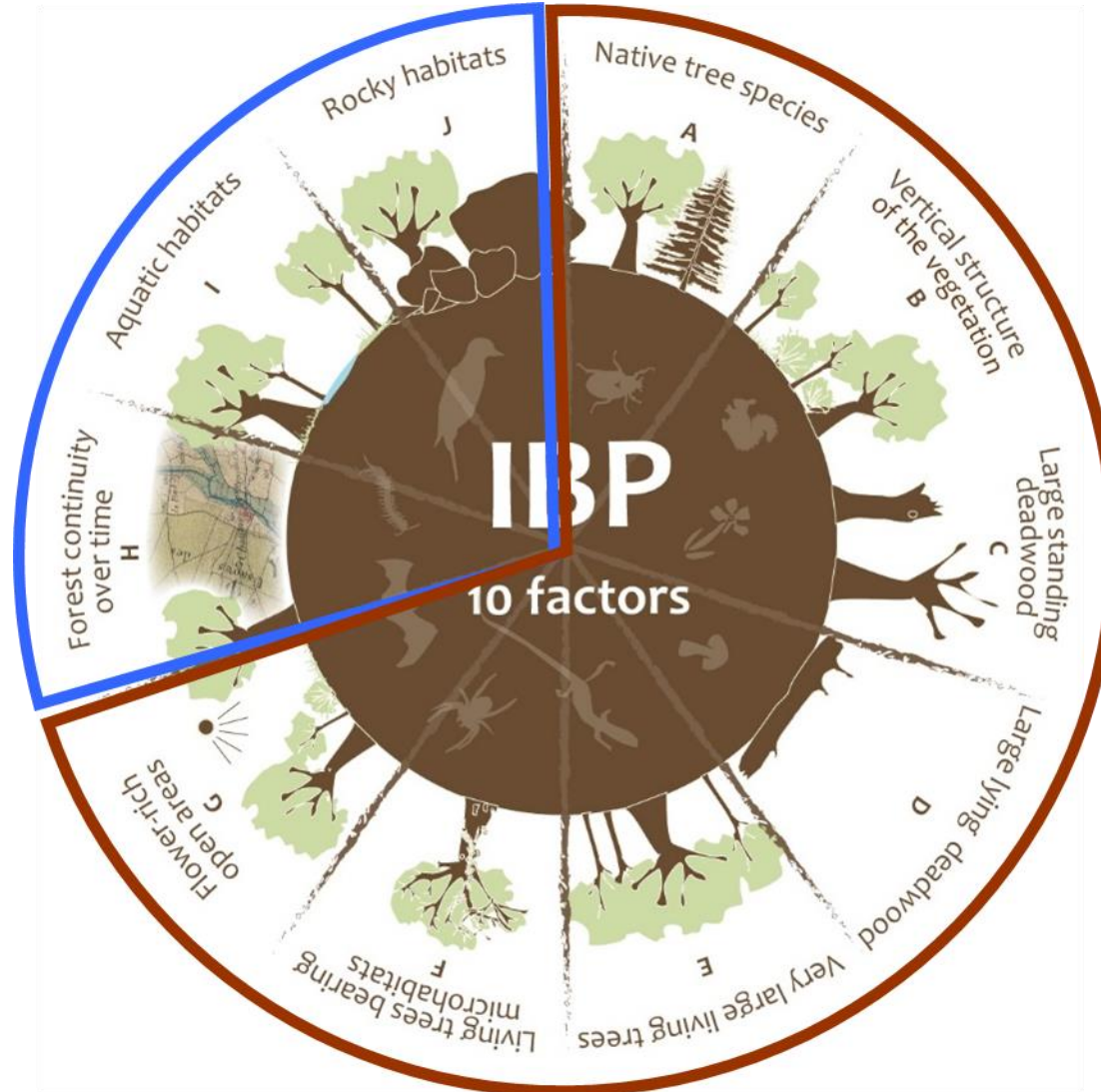
(Bütler, Rosset, Larrieu, 2021)

La plateforme: <https://habitat.sylvotheque.ch/>

Le tutoriel: <https://youtu.be/mbBE2VQy0jk>



# L'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP): Une méthode d'évaluation rapide du potentiel d'accueil pour la biodiversité et un outil d'aide à la décision



Larrieu & Gonin 2008

<https://www.cnpf.fr>

# En bref...

- La maturité est cruciale dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Elle est actuellement insuffisante dans les forêts françaises pour assurer son rôle de maintien de la biodiversité et des fonctions associées.
- Le sylviculteur a tout intérêt à chercher à augmenter la maturité dans les forêts qu'il gère. Il a aussi une responsabilité à préserver l'héritage de maturité (en particulier dans les VF) dont les enjeux dépassent son échelle individuelle.



# En bref...

- La maturité est cruciale dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Elle est actuellement insuffisante dans les forêts françaises pour assurer son rôle de maintien de la biodiversité et des fonctions associées.
- Le sylviculteur a tout intérêt à chercher à augmenter la maturité dans les forêts qu'il gère. Il a aussi une responsabilité à préserver l'héritage de maturité (en particulier dans les VF) dont les enjeux dépassent son échelle individuelle.
- Des connaissances augmentent progressivement et des recommandations/outils pratiques sont à la disposition des praticiens pour faciliter la mise en place de trames de vieux bois et plus globalement de la gestion intégrative.

A chacun de s'en saisir !

# En bref...

- La maturité est cruciale dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Elle est actuellement insuffisante dans les forêts françaises pour assurer son rôle de maintien de la biodiversité et des fonctions associées.
- Le sylviculteur a tout intérêt à chercher à augmenter la maturité dans les forêts qu'il gère. Il a aussi une responsabilité à préserver l'héritage de maturité (en particulier dans les VF) dont les enjeux dépassent son échelle individuelle.
- Des connaissances augmentent progressivement et des recommandations/outils pratiques sont à la disposition des praticiens pour faciliter la mise en place de trames de vieux bois et plus globalement de la gestion intégrative.

A chacun de s'en saisir !

- La gestion intégrative est pertinente dans tous les contextes. Pour autant, chaque situation est différente et des difficultés techniques à la mise en place d'une telle gestion peuvent exister,

c'est l'objet de cette journée de les discuter !



A misty forest scene with tall trees and a fallen log in the foreground. The text "Merci pour votre attention" is overlaid in the center.

Merci pour votre attention

# Références

Se référer à la liste de références du guide *Des vieilles forêts aux arbres-habitats, pourquoi et comment intégrer les enjeux de maturité dans la gestion des forêts privées* ? Emberger, Goux et Larrieu, 2025.

## + quelques références supplémentaires citées dans la présentation :

- de Chantal, M., & Granström, A. (2007). Aggregations of dead wood after wildfire act as browsing refugia for seedlings of *Populus tremula* and *Salix caprea*. *Forest Ecology and Management*, 250(1-2), 3-8.
- Friess Nicolas et al., 2019, « Arthropod communities in fungal fruitbodies are weakly structured by climate and biogeography across European beech forests », A. Traveset éd. *Diversity and Distributions*. Adresse : <http://doi.wiley.com/10.1111/ddi.12882> [Consulté le : 14 janvier 2019].
- Fukasawa, Y., Takahashi, K., Arikawa, T., Hattori, T. & Maekawa, N. (2015). Fungal wood decomposer activities influence community structures of myxomycetes and bryophytes on coarse woody debris. *Fungal Ecology* 14: 44-52.
- Goux, N. & Brustel, H. (2012). Emergence trap, a new method to survey *Limoniscus violaceus* (Coleoptera: Elateridae) from hollow trees. *Biodiversity and Conservation* 21(2): 421-436.
- Hagge, J., Abrego, N., Bässler, C., Bouget, C., Brin, A., Brustel, H., Christensen, M., Gossner, M. M., Heilmann-Clausen, J., Horák, J., Gruppe, A., Isacsson, G., Köhler, F., Lachat, T., Larrieu, L., Schlaghamersky, J., Thorn, S., Zapponi, L. & Müller, J. (2019). Congruent patterns of functional diversity in saproxylic beetles and fungi across European beech forests. *Journal of Biogeography* 46(5): 1054-1065.
- Kozák D., Svitok M., Mikoláš M., Bače R., Lachat T., Larrieu L., Paillet Y., Begovič K., Čada V., Dušátko M., Frankovič M., Gloor R., Hofmeister J., Janda P., Kameniar O., Kníř T., Majdanová L., Mejstřík M., Pavlin J., Ralhan D., Rodrigo R., Roibu CC., Synek M., Vostárek O., Zemlerová V., Svoboda M. (2023). Importance of conserving large and old trees to continuity of tree-related microhabitats. *Conservation Biology* e14066.
- Larrieu, L., Cabanettes, A., Lachat, T., Paillet, Y., Winter, S., Gonin, P., Bouget, C. & Deconchat, M. (2014). Deadwood and tree-microhabitat dynamics in unmanaged temperate mountain mixed forests: A life-cycle approach for biodiversity monitoring. *Forest Ecology and Management*, 334: 163-173.
- Larrieu Laurent, Cabanettes Alain et Sarthou Jean-Pierre, 2015, « Hoverfly (Diptera: Syrphidae) richness and abundance vary with forest stand heterogeneity: Preliminary evidence from a montane beech fir forest », *European Journal of Entomology*. Adresse : <http://www.eje.cz/doi/10.14411/eje.2015.083.html> [Consulté le : 15 novembre 2018].
- Lasota J., Błńska E., Piaszczyk W., Wiecheć M. (2018). How the deadwood of different tree species in various stages of decomposition affected nutrient dynamics? *J Soils Sediments* (2018) 18:2759-2769 ; <https://doi.org/10.1007/s11368-017-1858-2>
- Matuszkiewicz, J. M., Affek, A. N. & Kowalska, A. (2021). Current and potential carbon stock in the forest communities of the Białowieża Biosphere Reserve. *Forest Ecology and Management* 502: 119702.
- Mergner Ulrich, 2024, *Le « Pas Japonais », concept pour une gestion intégrative des forêts en vue de la conservation de la biodiversité - seconde édition augmentée*, les éditions d'Anjou.
- Orman O. & Szewczyk J. (2015). European beech, silver fir, and Norway spruce differ in establishment, height growth, and mortality rates on coarse woody debris and forest floor—a study from a mixed beech forest in the Western Carpathians. *Annals of Forest Science* (2015) 72:955-965 ; DOI 10.1007/s13595-015-0492-7
- Piaszczyk W., Lasota J., Błńska E. (2019). Effect of Organic Matter Released from Deadwood at Different Decomposition Stages on Physical Properties of Forest Soil. *Forests* 11, 24; doi:10.3390/f11010024
- Piaszczyk W., Błńska E., Lasota J. (2019). Soil biochemical properties and stabilisation of soil organic matter in relation to deadwood of different species. *FEMS Microbiology Ecology*, 95, 2019, fiz011 ; doi: 10.1093/femsec/fiz011
- Wermelinger, B. (2002). Development and distribution of predators and parasitoids during two consecutive years of an *Ips typographus* (Col., Scolytidae) infestation. *Journal of Applied Entomology*, 126(10), 521-527.