

Université de Grenoble
École Doctorale Ingénierie pour la Santé, la Cognition
et l'Environnement (EDISCE)

UNIVERSITÉ DE
GRENOBLE

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université de Grenoble
Spécialité : Modèles, méthodes et algorithmes en biologie

Biodiversité potentielle dans les forêts du Vercors : une approche hiérarchique pour la conservation des espaces forestiers

Présentée le 26/ 01/ 2012 par

Mathilde REDON

Devant le jury composé de :

- Sandra LUQUE (directrice de thèse), Irstea Grenoble
- Thomas CORDONNIER (encadrant), Irstea Grenoble
- Jean-Luc PEYRON (président du jury), ECOFOR, Paris
- Andrew GONZALEZ (rapporteur), Centre for Biodiversity Science, Montréal, Canada
- Christine FÜRST (rapporteur), Institute for Soil Science and Site Ecology, Tharandt, Allemagne
- Julien TOUROULT (examineur), Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
- Marc DECONCHAT (examineur), INRA Toulouse Midi-Pyrénées

Thèse réalisée au sein de l'Unité de Recherche Ecosystèmes Montagnards
Irstea (ex. Cemagref) de Grenoble, 2 rue de la papeterie 38402 Saint-Martin d'Hères





REMERCIEMENTS

Je tiens à saluer ici toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de cette thèse de doctorat.

Je tiens d'abord à remercier Eric, mon mari, qui a accepté de quitter son boulot et le sud de la France pour m'accompagner dans cette aventure grenobloise. Merci de m'avoir soutenue pendant cette longue épreuve aux humeurs changeantes qu'est une thèse et de m'avoir facilité la tâche en développant de nombreuses applications et outils informatiques bien pratiques et qui m'auront fait gagner un temps précieux.

Je remercie ensuite Sandra Luque, ma directrice de thèse, pour la confiance qu'elle m'a accordée pour mener à bien ce travail, pour sa disponibilité et la relecture des articles et de la thèse. Je la remercie également pour ses conseils et son soutien dans les moments difficiles. Elle m'aura appris beaucoup sur les subtilités du monde de la Recherche et du métier de chercheur.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à Thomas Cordonnier, encadrant de la thèse, sans qui ce travail aurait sans doute pris une toute autre direction. Je le remercie notamment pour ses conseils, son aide précieuse dans les étapes mathématiques de la thèse et son pragmatisme à toutes épreuves qui ont fortement contribué à baliser et à faire avancer ce travail. Je tiens à le remercier aussi pour m'avoir poussée à approfondir mes réflexions et pour avoir attentivement relu mon mémoire de thèse et contribué de façon constructive à l'ensemble des articles de la thèse. C'est aussi devenu un ami avec qui nous avons passé de bons moments sur le terrain, au boulot ou sur le chemin du retour à partager de nombreuses discussions et réflexions sur le boulot, la musique et bien d'autres sujets.

Je remercie également Marc Fuhr pour avoir suivi de près ce travail de thèse avec bonne humeur permanente, pour son aide sur le terrain, pour sa contribution aux réflexions à différentes étapes de la thèse et pour son aide pour la rédaction de l'article décrivant la méthodologie de la thèse.

Je souhaite également remercier toutes les autres personnes du Cemagref de Grenoble, récemment devenu Irstea, qui ont contribué au bon déroulement de cette thèse, en particulier :

Philippe Cozic puis François Véron qui m'ont accueillie au sein de l'unité Ecosystèmes Montagnards et permis de mener à bien ce travail dans des conditions idéales.

Ce travail n'aurait pas pu être réalisé sans l'aide de stagiaires et de plusieurs collègues d'Irstea qui m'ont accompagnée sur le terrain pour la réalisation de placettes dendrométriques aux quatre coins du Vercors. Merci à Eric Mermin, Sophie Labonne, Pascal Tardif, Vincent Breton, Marc Fuhr, Thomas Cordonnier et Gilles Favier.

Les personnes qui m'ont apporté un appui technique en informatique et SIG (Gilles Favier, Julien Renaud, Vincent Breton, Eric Mermin, Vincent Thierion, Samuel Decout), aux personnels administratifs, Catherine Lukie et Denise Varet, pour avoir géré des demandes diverses et variées tout au long de ces trois ans, à Sébastien de Danieli pour m'avoir permis d'utiliser quelques unes de ses photos magnifiques et pour sa participation, avec Nathan Daumergue, à la réalisation de points d'observation complémentaires des petites chouettes de montagne sur le secteur des Quatre Montagnes.

Toutes les autres personnes avec qui j'ai eu l'occasion d'échanger autour d'une table du CTP, de la machine à café ou au détour d'un couloir et qui ont souvent nourri les réflexions autour de ce travail de thèse.

Je tiens également à remercier tous les collègues Irstea d'autres centres et les personnes d'autres organismes qui ont contribué à l'aboutissement de ce travail :

Frédéric Gosselin et Laurent Bergès pour leurs conseils et leur contribution importante dans deux des articles de cette thèse.

Christophe Bouget, Yoan Paillet et Jean-Luc Dupouey pour leur implication dans le comité de thèse, leurs conseils et les discussions intéressantes que nous avons échangées et qui ont contribué à mûrir ce travail.

Joël Chadoeuf pour ses conseils en géostatistiques qui ont été déterminants dans l'orientation de la méthodologie développée.

David Loose de la LPO Isère, qui, au-delà de ses interventions dans le comité de pilotage technique de la thèse et des données et documents transmis pour l'étude de la Chevêchette d'Europe, a nourri les réflexions sur les originalités et les limites de la méthodologie développée ainsi que sur la prudence nécessaire pour l'interprétation des résultats et a permis d'ouvrir plusieurs perspectives d'amélioration de la méthode.

Bernard Perrin de l'ONF Isère ainsi que Jean-Louis Traversier et Eric Rousset de l'ONF Drôme pour les nombreux échanges enrichissants que nous avons eu à différents moments de ce travail, pour les données qu'ils m'ont transmises et pour avoir suivi ces travaux avec bienveillance.

Les aménagistes Gilles Demoulin et Claude François pour les discussions intéressantes que nous avons partagées et pour m'avoir donné accès à l'ensemble des documents d'aménagement des forêts publiques du Vercors.

Merci également à toutes les autres personnes de l'ONF avec qui j'ai pu échanger et qui ont permis de donner une dimension plus pratique et concrète à ce travail.

Benoît Betton du PNRV, pour sa participation au comité de pilotage technique de la thèse et pour avoir représenté l'intérêt du PNR Vercors pour ces travaux sur la biodiversité.

Fabienne Benest de l'IFN pour sa participation au comité de pilotage technique de cette thèse et pour ses conseils.

Merci enfin à toutes les autres personnes que j'ai contactées à un moment ou un autre de ce travail pour des données ou de la documentation, au sein notamment du Conservatoire National Botanique Alpin, de l'association Gentiana et du CORA Faune Sauvage.

AVANT PROPOS

Cette thèse a été financée dans son intégralité par une allocation de recherche du Ministère de l'Écologie, du Développement Durable, des Transports et du Logement (MEDDTL), par l'intermédiaire d'une bourse Présidence de l'Université de Grenoble.

Elle a contribué à deux projets de recherche menés en parallèle au sein de l'unité Ecosystèmes Montagnards : 1/ le projet HABRIS (DEB) coordonné par Marc Fuhr. La contribution portait sur le recensement des données naturalistes et des données SIG existantes sur le massif du Vercors ainsi que sur la modélisation de la biodiversité potentielle dans les massifs forestiers avec une approche multi-échelles ; 2/ le projet FORGECO (ANR-09-STRA-02-01), coordonné par Thomas Cordonnier. Un des livrables du projet correspondait à la méthodologie développée dans la thèse. Une grande partie de la valorisation des travaux de la thèse (notamment la participation à plusieurs conférences et colloques) a été financée par ces deux projets.

VALORISATION DES TRAVAUX DE LA THÈSE

Liste des articles intégrés dans la thèse :

- **Redon M., Gosselin F., Luque S. & Cordonnier T.** Structural attributes beneficial to biodiversity within a forest landscape mosaic: what are the relative contributions of different stand types? *Submitted* May 2011, European Journal of Forest Research.
- **Redon M., Fuhr M., Luque S. & Cordonnier T.** A multi-scale approach to forest landscape spatial heterogeneity evaluation: Towards a rapid assessment method for species biodiversity monitoring. *In prep*
- **Redon M., Cordonnier T. & Luque S.** Species distribution modelling approaches as multifunctional tools for forest biodiversity conservation and monitoring. *In prep*
- **Redon M., Bergès L., Luque S. & Cordonnier T.** Effects of increasing landscape heterogeneity on local plant species richness: how much is enough? *In prep*

Valorisations du travail de thèse :

Conference proceedings

- **Redon M. & Luque S., 2010.** Tengmalm owl (*Aegolius funereus*) and Pygmy owl (*Glaucidium passerinum*) as a surrogate for biodiversity value in the French Alps. Proceedings Papers Forests Landscape Ecology International Conference IUFRO 2010, Bragança, Portugal. ISBN: 978-972-745-111-1
- **Redon M. & Luque S., 2010.** Presence-only modelling for species distribution: Biodiversity monitoring in the French Alps. Proceedings Papers Geomatics and Spatial Analysis International Conference (SAGEO). TOULOUSE Nov. 17-19

Présentations

- **Redon M. & Luque S., 2009.** Modelling forest habitats quality in the French Alps. ISPRS Summer School, Warsaw, Poland.
- **Redon M. & Luque S., 2010.** Tengmalm owl (*Aegolius funereus*) and Pygmy owl (*Glaucidium passerinum*) as a surrogate for biodiversity value in the French Alps Forests. Poster, Forest landscapes and global change International Conference, IUFRO, Bragança, Portugal.
- **Redon M. & Luque S., 2010.** Presence-only modelling for species distribution: Biodiversity monitoring in the French Alps", Geomatics and Spatial Analysis International Conference (SAGEO), Toulouse, France.
- **Redon M. & Luque S., 2011.** Multi-scale species-habitats relationships in forest ecosystems: a holistic management approach for the Eurasian Pygmy owl (*Glaucidium passerinum*) in the French Alps. Spatial Ecology and Conservation International Conference, Birmingham, UK.

Valorisation auprès des acteurs et contributions à d'autres projets

- Réunions d'échanges avec des gestionnaires (Office National des Forêts, Ligue de Protection des Oiseaux, Parcs Naturel Régional du Vercors, Conservatoire Botanique National Alpin...)

- Réalisation de dépliants à destination du grand public sur les indicateurs de biodiversité forestière et sur les relations entre la gestion forestière et la biodiversité (financement CG 38)
- Adaptation de la méthode pour la réalisation d'un diagnostic de la biodiversité forestière potentielle dans les espaces protégés du Vercors isérois (financement CG38)
- Fiche méthodologique : « Modélisation de la biodiversité potentielle en forêts de montagne avec une approche multi-échelles », projet HABRIS-DEB, novembre 2011
- Cartographie de la biodiversité forestière potentielle et de différents indicateurs d'hétérogénéité spatiale, projet HABRIS-DEB, novembre 2011
- Analyse de la biodiversité forestière potentielle dans les forêts publiques du secteur des Quatre-Montagnes, projet FORGECO, 2011
- Fiches thématiques sur les espaces protégés et l'hétérogénéité des habitats forestiers dans le secteur des Quatre-Montagnes, projet FORGECO, novembre 2011

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	3
AVANT PROPOS	5
VALORISATION DES TRAVAUX DE LA THÈSE	6
TABLE DES MATIÈRES.....	8
INTRODUCTION	13
1 Contexte : un besoin d'outils d'évaluation et de suivi de la biodiversité à l'échelle des territoires.....	13
1.1 Enjeux autour de la préservation de la biodiversité forestière.....	13
1.2 Des efforts constatés pour la préservation et le suivi de la biodiversité forestière	14
1.3 Une biodiversité forestière toujours menacée	16
1.4 Quels outils privilégier pour l'évaluation et le suivi de la biodiversité dans le cadre de la gestion forestière ?	17
1.4.1 Des indicateurs de biodiversité.....	17
1.4.2 Exemples d'outils d'évaluation de la biodiversité forestière basés sur des indicateurs	19
1.4.3 Des approches à l'échelle des territoires.....	20
2 Objectif général de la thèse	20
3 Cadre conceptuel : hétérogénéité, échelle spatiale et biodiversité	21
3.1 Mosaïque paysagère dynamique et hétérogénéité spatiale des patches.....	21
3.2 Appréhender la dimension multi-échelles de l'hétérogénéité : apports de la théorie de la hiérarchie	22
3.3 Hétérogénéité et biodiversité	25
3.3.1 La théorie de la niche pour aborder le lien entre hétérogénéité et biodiversité	25
3.3.2 Hétérogénéité spatiale des patches et biodiversité	26
3.3.3 Hétérogénéité des peuplements forestiers et biodiversité.....	28
3.3.4 Effet de l'échelle sur les relations hétérogénéité - biodiversité.....	30
4 Mesurer l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère en lien avec la biodiversité à différentes échelles	32
4.1 Décrire l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque forestière.....	32
4.2 Décrire l'hétérogénéité locale des peuplements forestiers.....	34
5 Hypothèse de travail, objectif détaillé et organisation de la thèse.....	35
PARTIE I CONSTRUCTION D'UN INDICE HIÉRARCHIQUE DE BIODIVERSITÉ POTENTIELLE	39
1 Article I - Structural attributes beneficial to biodiversity within a forest landscape mosaic: what are the relative contributions of different stand types?	39
1.1 Introduction.....	42
1.2 Method	44
1.2.1 Study area	44

1.2.2	<i>Sampling design</i>	45
1.2.3	<i>Structural indices</i>	46
1.2.4	<i>Stand type comparison</i>	47
1.3	Results	48
1.4	Discussion	49
1.5	Conclusion	52
1.6	Acknowledgments	53
1.7	Tables.....	54
1.8	Figures	55

2 Article II - A multi-scale approach to forest landscape spatial heterogeneity evaluation: Towards a rapid assessment method for species biodiversity monitoring .. 57

2.1	Introduction.....	59
2.2	Method	61
2.2.1	<i>Case study area</i>	61
2.2.2	<i>At the local scale: stands structural complexity</i>	62
2.2.3	<i>At intermediate and large scales: forest spatial heterogeneity</i>	62
2.3	Results	65
2.3.1	<i>PSB distribution and variation between scales</i>	65
2.3.2	<i>PSB distribution in protected areas</i>	66
2.4	Discussion	67
2.4.1	<i>On the relationships between spatial heterogeneity and species biodiversity</i>	67
2.4.2	<i>Applications for long-term biodiversity conservation and monitoring</i>	68
2.4.3	<i>An application of the method: distribution of the PSB index in the protected area network</i> 70	
2.5	Conclusion	71
2.6	Acknowledgements	72
2.7	Tables.....	72
2.8	Figures	75
2.9	Appendix 1- Methodology implemented in order to rank the seven stand types according to their respective structural complexity	80

PARTIE II ÉVALUATION DE LA PERTINENCE DES CRITÈRES ET DES INDICES D'HÉTÉROGÉNÉITÉ SPATIALE COMME INDICATEURS DE BIODIVERSITÉ POTENTIELLE.....83

1 Préambule

2 Article III - Species distribution modelling approaches as multifunctional tools for forest biodiversity conservation and monitoring..... 85

2.1	Introduction.....	87
2.2	Material and methods	89
2.2.1	<i>Case study area</i>	89
2.2.2	<i>Eurasian Pygmy owl ecological traits</i>	89
2.2.3	<i>Point occurrence data</i>	90
2.2.4	<i>Modelling approach</i>	90
2.2.5	<i>GIS environmental data</i>	91
2.2.6	<i>Model implementation</i>	92
2.2.7	<i>Models evaluation and analysis of variables contributions</i>	93
2.2.8	<i>Analysis of Eurasian Pygmy owl distribution in protected areas</i>	94
2.3	Results	94

2.3.1	LEV model.....	94
2.3.2	LLEV model.....	95
2.3.3	Comparison of LEV and LLEV models	96
2.3.4	Owl predicted distribution in protected areas.....	96
2.4	Discussion	96
2.4.1	Habitat suitability models validation	96
2.4.2	Multi-scale suitable habitat characteristics for Eurasian Pygmy owl and management recommendations	97
2.4.3	Effects of including landscape variables in the model.....	98
2.4.4	Owl predicted distribution in protected areas.....	99
2.5	Conclusion	99
2.6	Acknowledgements	100
2.7	Tables.....	101
2.8	Figures	103
3	Article IV - Effects of increasing landscape heterogeneity on local plant species richness: how much is enough?	106
3.1	Introduction.....	108
3.2	Method	110
3.2.1	Study area	110
3.2.2	Data.....	110
3.2.3	Analysis of landscape heterogeneity.....	111
3.2.4	Data analysis.....	114
3.3	Results	115
3.4	Discussion	116
3.5	Conclusion	119
3.6	Acknowledgements	119
3.7	Tables.....	120
3.8	Figures	123
3.9	Appendix 1.....	126
3.10	Complément d'analyse : relation entre l'indice de biodiversité spécifique potentielle (IBSP) et la richesse spécifique forestière	127
3.10.1	Préambule et méthode.....	127
3.10.2	Résultats et discussion	127
4	Synthèse des résultats et conclusion sur la pertinence des critères et des indices d'hétérogénéité spatiale comme indicateurs de biodiversité.....	129
4.1	Synthèse des résultats.....	129
4.2	Autres perspectives pour la validation de la pertinence des critères d'hétérogénéité	131
4.2.1	Avec les groupes taxonomique étudiés	131
4.2.2	Avec d'autres groupes taxonomiques envisagés.....	132
PARTIE III	EXEMPLE D'APPLICATION DE LA MÉTHODE COMME OUTIL D'ANALYSE DE LA BIODIVERSITÉ POTENTIELLE DANS LES ESPACES PROTÉGÉS DU VERCORS	135
1	Contexte	135
2	Répartition de la biodiversité potentielle dans les espaces protégés du Vercors	136
2.1	Vue d'ensemble des espaces protégés dans le site d'étude	136

2.2	Distribution de la biodiversité potentielle dans les espaces protégés.....	139
2.2.1	<i>Rappel de la méthode</i>	139
2.2.2	<i>Résultats</i>	139
2.3	Caractérisation de la mosaïque forestière dans les différents statuts de protection.	142
2.3.1	<i>Méthode</i>	142
2.3.2	<i>Ensemble du réseau de protection</i>	142
2.3.3	<i>Réserves Biologiques Intégrales (RBIs)</i>	142
2.3.4	<i>Réserve Naturelle des Hauts Plateaux du Vercors</i>	145
2.3.5	<i>Réseau Natura 2000</i>	148
3	Synthèse des résultats et discussion	150
3.1	Synthèse des résultats et éléments de discussion	150
3.2	Discussion	151
3.3	Conclusion sur l'application de la méthode comme outil d'analyse de la biodiversité forestière potentielle dans les espaces protégés.....	155
 PARTIE IV DISCUSSION GÉNÉRALE : PARTICULARITÉS ET AMÉLIORATIONS POSSIBLES DE L'INDICE DE BIODIVERSITÉ SPÉCIFIQUE POTENTIELLE POUR LE DIAGNOSTIC DE L'ÉTAT DE LA BIODIVERSITÉ DANS LES FORÊTS DE MONTAGNE		
		157
1	Caractéristiques et originalités de la méthode	157
2	Atouts de la méthode et perspectives d'amélioration	158
2.1	Importance de la diversification des critères et des échelles d'analyse pour le diagnostic de la biodiversité	158
2.2	Pondération des critères : un besoin d'améliorer les connaissances sur la magnitude des relations hétérogénéité - biodiversité	161
 PARTIE V AUTRES PERSPECTIVES POUR L'APPLICATION DE LA MÉTHODE DANS LE CADRE DE LA CONSERVATION ET DE LA GESTION FORESTIÈRE		
		165
1	Synthèse des perspectives d'application de la méthode dans le cadre de la conservation de la biodiversité	165
2	L'indice de biodiversité spécifique potentielle comme support d'étude des effets de la gestion forestière sur les caractéristiques de la mosaïque forestière en lien avec la biodiversité	166
2.1	Contexte	166
2.2	Perspectives pour l'utilisation de l'indice de biodiversité spécifique potentielle comme outil d'étude de la biodiversité en forêts aménagées.....	168
3	Conclusion générale	170
 TABLE DES ILLUSTRATIONS		172

INTRODUCTION

1 Contexte : un besoin d'outils d'évaluation et de suivi de la biodiversité à l'échelle des territoires

1.1 Enjeux autour de la préservation de la biodiversité forestière

L'accroissement des pressions sur les ressources naturelles au cours des dernières décennies conduit aujourd'hui à un déclin de la biodiversité à un rythme sans précédent (Chapin *et al.* 2000; Butchart *et al.* 2010). Les changements d'occupation du sol, la dégradation des habitats naturels, la propagation des espèces envahissantes, la surexploitation des ressources et les pollutions diverses semblent être les principaux phénomènes à l'origine de ce déclin (CBD 2002; Levrel 2007; EEA 2010). Plusieurs institutions européennes et internationales¹ ont déterminé l'importance des enjeux de cette perte de biodiversité pour la préservation des ressources naturelles et pour la pérennité du bien-être des sociétés humaines, et la lutte contre la disparition de la biodiversité est devenue un objectif international prioritaire (Scholes & Biggs 2004; Hanski 2005).

Les écosystèmes forestiers comptent parmi les plus affectés par les changements actuels de l'occupation des sols (Hanski 2000; EEA 2010). Que ce soit par leur fragmentation ou l'intensification de leur gestion, les actions de l'Homme ont fortement impacté leur physionomie, avec des conséquences encore mal connues mais certainement délétères pour une partie de la biodiversité inféodée à ces écosystèmes (Ripple *et al.* 1991; Spies *et al.* 1994; Martikainen *et al.* 2000; Penttilä *et al.* 2004). En Europe, les forêts majoritairement exploitées pour la production de bois représentent 52 % de la superficie forestière (FAO 2011). Contrairement à d'autres régions dans le monde où la principale problématique est la déforestation (e.g. forêts équatoriales d'Amérique du Sud, Inde), la surface des forêts européennes a régulièrement augmenté au cours des dernières années (+ 2.0 % entre 2000 et 2010 en Europe ; (EU 2011; FAO 2011)). Les impacts de l'exploitation sur les écosystèmes forestiers et leur biodiversité s'y traduisent essentiellement par une importante modification de la structure des peuplements forestiers, héritée de centaines d'années d'interventions humaines (Puumalainen *et al.* 2003; Spiecker 2003; MCPFE 2007). De nombreuses études ont montré que ces modifications de la structure et de la composition des peuplements pouvaient avoir des effets négatifs sur la biodiversité, notamment lorsqu'elles se traduisaient par la

¹ e.g. Conférence des Parties de la Convention sur la Diversité Biologique (2002), Sommet mondial sur le développement durable (Johannesburg, 2002) ; Stratégie européenne de développement durable adoptée par le Conseil Européen en 2001.

régularisation des âges et des diamètres, la diminution de la richesse en essences et la disparition du bois mort et des arbres sénescents, nécessaires à la survie de nombreuses espèces forestières (Christensen & Emborg 1996; Siitonen 2001; Økland *et al.* 2003; Rouvinen & Kuuluvainen 2005; Debeljak 2006).

Les écosystèmes forestiers fournissent pourtant de nombreux services indispensables à la survie, au bien-être et au bon fonctionnement des sociétés humaines, tels que la production d'oxygène, le stockage du carbone, la fertilisation des sols, l'épuration de l'eau, la production de ressources alimentaires variées (baies, champignons...) et de matériaux de construction (bois), des zones de récréation ainsi qu'une atténuation des risques naturels (ex. chutes de blocs rocheux) (TEEB 2010; EU 2011). Or, le fonctionnement des écosystèmes forestiers et les services associés sont étroitement liés à la biodiversité qu'ils abritent : des décomposeurs aux prédateurs, des myriades d'espèces souterraines et aériennes contribuent au recyclage de la matière organique, à l'absorption des nutriments par les arbres, à la dispersion des graines, à la régulation des populations, à la lutte contre les parasites et maladies... autant de fonctions indispensables à la réalisation des services écosystémiques et des cycles sylvigénétiques ainsi qu'à la résistance et à la résilience des écosystèmes forestiers au cours du temps (Bengtsson *et al.* 2000; André 2005; Dajoz 2007). Maintenir la biodiversité forestière représente alors un enjeu important pour le fonctionnement des écosystèmes forestiers à long terme, condition indispensable pour assurer la pérennité des services marchands et non marchands qui en dépendent (TEEB 2010).

1.2 Des efforts constatés pour la préservation et le suivi de la biodiversité forestière

La conférence de Rio sur la Conservation de la Diversité Biologique (CBD), en 1992, a marqué un premier pas vers l'institutionnalisation du concept de biodiversité², contribuant à l'accélération du développement d'outils d'évaluation, de suivi et de protection de la biodiversité au niveau international (Levrel 2007; Butchart *et al.* 2010). En Europe, cela s'est traduit par le lancement de plusieurs stratégies successives en faveur du développement durable et de la préservation de la biodiversité à différents niveaux de décision. Le processus paneuropéen de la Conférence Ministérielle pour la Protection des Forêts en Europe (CMPFE)³, dit processus d'Helsinki, a pris le relais de la CBD au niveau européen. Ce processus a contribué au développement du concept de gestion forestière durable et initié des réflexions sur la définition de critères et d'indicateurs de gestion forestière durable permettant de suivre indirectement l'évolution de l'état de conservation des

² La biodiversité peut être définie comme la diversité des organismes vivants quelle que soit leur origine, ainsi que des processus et des fonctions qui permettent leur survie. Elle inclut la diversité des gènes, des espèces et des écosystèmes (adapté de CBD (2002)).

³ Aujourd'hui Forest Europe

forêts et de leur biodiversité (Puumalainen *et al.* 2003). Ces critères et indicateurs s'intéressent à la fois au cadre politique et institutionnel de la gestion durable des forêts, à la préservation des ressources forestières ainsi qu'à la viabilité, au fonctionnement et à la productivité des forêts (MCPFE 2007). Ils ont été déclinés et adaptés dans le cadre des inventaires forestiers nationaux de plusieurs pays européens et ont largement inspiré le développement d'outils de gestion durable des forêts (Puumalainen *et al.* 2003; Humphrey & Watts 2004; Levrel 2007). D'autres indicateurs génériques relatifs aux surfaces forestières protégées, à l'intensité de l'exploitation, au niveau de perturbation des écosystèmes ou à leur fragmentation avaient également été proposés pour identifier les tendances en termes de biodiversité forestière à l'horizon 2010 (EEA 2008). Ces indicateurs montrent qu'entre 1990 et 2010, un pourcentage croissant de forêts européennes a été affecté à la conservation de la biodiversité (de + 3 % à + 10 % selon les sources) (EEA 2010; FAO 2011). A l'échelle européenne, 25 % des forêts sont actuellement exclues de tout processus de production, 12 % des forêts sont incluses dans des réseaux de protection officiels et les outils de certification et de gestion durable sont de plus en plus répandus (EEA 2010; FAO 2011).

Simultanément à la définition de critères et d'indicateurs d'évaluation et de suivi pour le développement de la gestion forestière durable, plusieurs Directives européennes ciblant plus directement la conservation des espèces et des habitats naturels, incluant les espèces et habitats forestiers, ont été successivement mises en œuvre. Les Directives dites « Habitats-Faune-Flore » (92/43/CEE, du 21 mai 1992) et « Oiseaux » (79/409/CEE, du 2 avril 1979) (Cantarello & Newton 2008), en particulier, sont à l'origine de la création du réseau paneuropéen Natura 2000, dont l'objet est d'assurer la préservation cohérente des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvage à l'échelle de l'Europe. Les annexes de ces deux directives comprennent des listes d'habitats et d'espèces menacés selon des critères définis au niveau européen (e.g. Directive Habitats (annexe I pour les habitats patrimoniaux et annexe II, IV et V pour les espèces ; Directive Oiseaux : surtout annexe II). Ces listes d'espèces complètent et précisent la liste rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN 2011)⁴ au niveau européen. Ces listes ont été déclinées au niveau national, régional et/ou local et permettent de suivre l'évolution du statut de conservation des espèces et de l'état de la biodiversité de l'échelle locale à l'échelle internationale.

Par ailleurs, la perception et l'usage des forêts sont passés d'une source de ressources économiques à des écosystèmes multifonctionnels, combinant des valeurs marchandes et non marchandes (Kangas & Kuusipalo 1993; Borgesa & Hoganson 2000; Spiecker 2003; Laforteza *et al.* 2008a; EU 2011). Production de bois d'œuvre et de bois-énergie mais aussi conservation des milieux

⁴ La liste rouge de l'UICN recense les espèces dont la protection doit être privilégiée par rapport à leur statut de vulnérabilité évalué à l'échelle mondiale. Il s'agit d'un des principaux indicateurs pour suivre l'évolution de l'état de la biodiversité dans le monde.

et des espèces, maintien de l'intégrité des paysages, activités récréatives, préservation des services écosystémiques... autant d'éléments qui sont aujourd'hui de mieux en mieux intégrés lors de l'aménagement des forêts et dans les sylvicultures. Cela s'est traduit en Europe comme dans le reste de l'Hémisphère Nord, par deux phénomènes : d'une part par l'évolution des pratiques sylvicoles vers des systèmes favorisant le maintien d'un couvert forestier continu éventuellement accompagné d'une diversification de la structure des peuplements (Kangas & Kuusipalo 1993; Lähde *et al.* 1999a; Mielikäinen & Hynynen 2003; Zenner 2005; Lexerød & Eid 2006) et d'autre part par la prise en compte de la distribution spatiale des contraintes et des opportunités présentes sur un territoire forestier donné, incluant parfois des aspects de continuité écologique ou de diversification des paysages, favorables à la biodiversité (Franklin & Forman 1987; Öhman & Eriksson 1998; Kurttila 2001; North & Keeton 2008).

1.3 Une biodiversité forestière toujours menacée

Malgré ces efforts, la biodiversité forestière continue d'être menacée en Europe, où plus de la moitié des espèces et près des deux tiers des habitats forestiers ont des statuts de conservation défavorables (EEA 2010). Par exemple, les premiers résultats du bilan du statut de conservation des espèces et habitats concernés par les Directives Habitats et Oiseaux montrent que près de la moitié des oiseaux européens ont un statut de protection défavorable (Birdlife 2004) et soulignent un besoin urgent d'intensifier les efforts de conservation (EEA 2010)(Figure 1). Différents facteurs peuvent être à l'origine de cette situation, parmi lesquels : i) un manque de représentativité et d'efficacité des réseaux d'espaces protégés (Gaston *et al.* 2006; Virkkala & Rajasärkkä 2007; Luque & Vainikainen 2008; Thomaes *et al.* 2008; Wiersma & Nudds 2009), qui restent le principal outil de préservation des habitats naturels et des habitats d'espèces⁵, ii) la difficulté de l'adaptation au niveau national des directives européennes et de la mise en œuvre dans la gestion locale des outils de conservation (Prendergast *et al.* 1999; Branquart *et al.* 2008; Gaston *et al.* 2008), et iii) un manque de connaissances sur la répartition des espèces menacées et des enjeux de biodiversité dans leur globalité (Fleishman *et al.* 2001; Hanski & Walsh 2004; Fangliang & Condit 2007; Kumar *et al.* 2009; Hu & Jiang 2010). De plus, parmi les nombreux indicateurs de gestion forestière durable développés au niveau européen, peu se sont avérés réellement utilisables par les gestionnaires forestiers dans le cadre de la planification et de la mise en œuvre de la gestion (Ferris & Humphrey 1999; McElhinny *et al.* 2005; Gough *et al.* 2008). Les objectifs européens qui étaient fixés pour 2010 et notamment l'arrêt

⁵ Un habitat naturel peut être défini comme un ensemble non dissociable constitué d'un compartiment stationnel (climat local et régional, conditions édaphiques, géomorphologie), d'une végétation et d'une faune associée (MEDDTL 2011), tandis qu'un habitat d'espèce représente l'ensemble des conditions biotiques, abiotiques et des ressources qui sont nécessaires à la vie d'une espèce (Grinnell 1917; Hutchinson 1957) ; cet habitat d'espèce peut constituer une sous-partie d'un habitat naturel ou englober plusieurs habitats naturels différents.

de l'érosion de la biodiversité sont bien loin d'avoir été atteints (EEA 2010). En conscience de cet échec, la conférence de Nagoya (29 octobre 2010) promet la poursuite des efforts avec des accords similaires à la CBD 1992, approuvés pour la période 2011 – 2020.

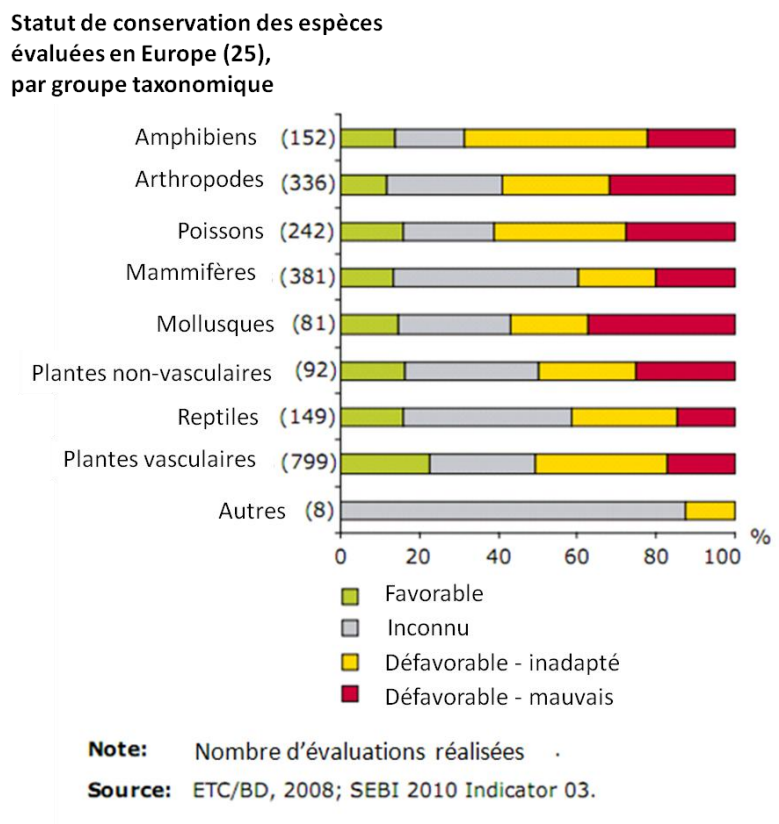


Figure 1. Illustration des tendances en termes d'état de conservation de la biodiversité en Europe des 25, par groupe taxonomique (adapté de EEA (2010)).

1.4 Quels outils privilégier pour l'évaluation et le suivi de la biodiversité dans le cadre de la gestion forestière ?

1.4.1 Des indicateurs de biodiversité

En forêts, comme dans les autres écosystèmes, la réalisation d'inventaires exhaustifs de la biodiversité sur l'ensemble d'un territoire n'est pas envisageable, et leur structure tridimensionnelle complexe rend d'autant plus ardue l'évaluation de leur état de conservation (Lindenmayer *et al.* 2000; Deconchat & Balent 2004; Gosselin & Laroussinie 2004). Pour surmonter cette difficulté, la biodiversité forestière est souvent appréhendée au travers d'*indicateurs* de biodiversité (Ferris & Humphrey 1999; Puumalainen *et al.* 2003; Michel & Winter 2009; Poirazidis *et al.* 2011). Un indicateur est un substitut qui permet de quantifier une tendance (e.g. évolution des effectifs d'une population) ou de caractériser un état (e.g. état de conservation d'un site ou niveau de menace d'une espèce) qui serait trop complexe à appréhender directement (Noss 1990; Humphrey & Watts

2004). Ces indicateurs sont des outils essentiels pour évaluer l'état de la biodiversité forestière, pour faciliter l'intégration d'objectifs de conservation de la biodiversité dans la planification de la gestion forestière et pour établir un suivi dans le temps de l'efficacité des actions engagées pour la préservation de la biodiversité (Noss 1999; Lindenmayer *et al.* 2000; Failing & Gregory 2003; Vierikko *et al.* 2010).

En forêt, les indicateurs de biodiversité peuvent refléter la présence ou l'état de conservation d'espèces ou d'habitats présentant un intérêt particulier pour la préservation de la biodiversité (e.g. espèces indicatrices, menacées ou patrimoniales ; habitats rares) (Noss 1999; Lindenmayer *et al.* 2000; Humphrey & Watts 2004; Aubin *et al.* 2007; Poirazidis *et al.* 2011). Ces indicateurs basés sur le suivi de taxons ou d'habitats ciblés peuvent être utilisés pour détecter la présence d'espèces d'intérêt, pour évaluer l'état de conservation d'habitats patrimoniaux ou menacés, ou pour estimer un état de « santé » général des écosystèmes (Levrel 2007). Cependant, ils sont fortement soumis aux aléas des inventaires de biodiversité, qui sont souvent temporellement et financièrement coûteux à mettre en œuvre et sont dépendants de la qualité et de l'intensité des prospections, qui peuvent être contraintes par l'accessibilité du terrain, les conditions météorologiques, la sensibilité et l'intérêt de l'observateur pour certaines espèces ou par le comportement des espèces qui peuvent être difficiles à observer (discrètes, nocturnes, cryptiques, etc.) (Polasky *et al.* 2000; Fleishman *et al.* 2006; Grand *et al.* 2007). De plus, au-delà des espèces remarquables ou patrimoniales, les espèces « ordinaires » et la diversité globale des espèces et de leurs fonctions sont tout aussi importantes pour le maintien du fonctionnement des écosystèmes (Devictor *et al.* 2007; MNHN 2011).

De ce fait, les indicateurs de biodiversité forestière sont essentiellement basés sur la caractérisation de la structure des peuplements forestiers et sur l'analyse quantitative de l'hétérogénéité spatiale du paysage forestier (Noss 1990; Buongiorno *et al.* 1994; Ferris & Humphrey 1999; Lindenmayer *et al.* 2000; Stokland *et al.* 2003; McElhinny *et al.* 2005; Schindler *et al.* 2010). L'utilisation de ces indicateurs « indirects » de biodiversité est fondée sur l'hypothèse que l'analyse de l'hétérogénéité de la structure, de la composition et de l'organisation spatiale des peuplements dans un paysage forestier (e.g. abondance et diversité d'éléments de la structure des peuplements tels que le bois mort ou les gros arbres ainsi que la diversité et la continuité des peuplements dans l'espace) permet de renseigner sur la diversité des espèces présentes dans ce paysage (Noss 1999). L'inconvénient majeur de cette approche est qu'elle suppose de bien connaître les relations entre les caractéristiques du paysage forestier et la biodiversité (Humphrey & Watts 2004). Toutefois, ces indicateurs ont l'avantage d'être relativement rapides à mettre en œuvre, ils ne nécessitent pas de compétences naturalistes spécialisées (i.e. pas d'identification d'espèces) et ils s'affranchissent en grande partie des contraintes d'échantillonnage.

1.4.2 Exemples d'outils d'évaluation de la biodiversité forestière basés sur des indicateurs

En France, ces indicateurs indirects sont à l'origine du développement de plusieurs outils opérationnels pour l'évaluation et le suivi de l'état de la biodiversité dans les écosystèmes forestiers. On peut citer à titre d'exemple l'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP) développé par Larrieu & Gonin (2009) dans le cadre des forêts gérées et le protocole de suivi des espaces naturels forestiers protégés (dit protocole MEDD) mis au point par Bruciamacchie (2005). L'IBP a pour objectif de donner aux gestionnaires une méthode d'évaluation simple et rapide à mettre en œuvre pour évaluer la biodiversité potentielle à l'échelle du peuplement forestier⁶. La biodiversité potentielle est définie comme « la diversité maximale du peuplement en lien avec ses caractéristiques actuelles, sans préjuger de sa biodiversité réelle ». Elle est évaluée sur la base d'un système de notation intégrant plusieurs indicateurs qui reflètent différents facteurs reconnus comme les plus favorables à la biodiversité dans les peuplements forestiers. Le protocole MEDD a pour objet d'établir un suivi dans le temps de l'évolution des caractéristiques des peuplements forestiers favorables à la biodiversité au sein des réserves forestières. Il est basé sur la mesure de caractéristiques dendrométriques des arbres vivants et morts et sur l'inventaire des micro-habitats d'espèces présents sur des placettes de surfaces variables. L'intérêt de ces deux exemples d'outils est qu'ils permettent aux gestionnaires forestiers ou d'espaces protégés d'évaluer directement l'effet de leurs choix de gestion sur la biodiversité, et constituent des outils pédagogiques qui peuvent faciliter la définition d'objectifs de conservation adaptés aux enjeux locaux.

Cependant, ces méthodes sont adaptées à une application locale (e.g. point d'échantillonnage, peuplement, petite réserve forestière) et les résultats correspondants sont difficilement extrapolables à plus grande échelle. Or, l'amélioration de l'efficacité des actions de conservation de la biodiversité dans les territoires dépend surtout de la disponibilité d'informations spatialisées sur la répartition des espèces et de la biodiversité spécifique globale, à une échelle adaptée à la mise en œuvre de ces actions (Polasky *et al.* 2000; Ewers *et al.* 2005; Wilson *et al.* 2005; Gaston *et al.* 2008). D'autres outils sont alors nécessaires pour adopter une vision holistique de la biodiversité afin de localiser des secteurs à enjeux à une échelle adaptée à leur intégration dans la planification de la gestion. De telles approches permettraient par exemple de localiser des secteurs prioritaires en termes de conservation, d'orienter les prospections naturalistes dans le but d'améliorer les connaissances sur les relations entre les espèces et leur environnement, d'identifier des menaces éventuelles sur la biodiversité ou encore de faciliter le développement de la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière (Debinski *et al.* 1999; Fleishman *et al.* 2001; Franklin 2009).

⁶ Un peuplement forestier est une surface forestière qui se distingue de la forêt environnante par sa structure (répartition en classes d'âge ou de diamètres, stratification de la canopée, proportion d'arbres vivants et morts) et par sa composition en essences. Un paysage forestier est souvent constitué d'une mosaïque de peuplements différents.

1.4.3 Des approches à l'échelle des territoires

Dans ce contexte, ces dernières années ont été marquées par un intérêt croissant pour les méthodes d'évaluation de la biodiversité reproductibles, rapides à mettre en œuvre, peu coûteuses et utilisables à l'échelle des territoires (e.g. emprise d'une charte forestière, communauté de communes...). L'essor des outils informatiques, et en particulier des techniques de télédétection, de photo-interprétation et de modélisation de la distribution des espèces, s'est avéré déterminant pour le développement de ces nouvelles approches. Celles-ci sont généralement basées sur l'hypothèse qu'il existe des relations entre les espèces et leur environnement ; en particulier, des relations positives entre la diversité des habitats dans un paysage et la diversité des espèces à différentes échelles (Burnett *et al.* 1998; Debinski *et al.* 1999; Ewers *et al.* 2005). Cette relation positive a été démontrée dans de nombreuses études (Tews *et al.* 2004; Storch *et al.* 2007; Tamme *et al.* 2010), encourageant l'utilisation d'indices reflétant la composition et la structure des paysages comme outils de diagnostic de la biodiversité locale et régionale (Nøhr & Jørgensen 1997; Debinski *et al.* 1999; Luoto *et al.* 2002; Schindler *et al.* 2009). Cependant, les méthodes existantes basées sur ce principe reposent souvent sur de très grandes échelles d'interprétation (par exemple, mailles de plusieurs kilomètres de côté) ou ne prennent en compte qu'une seule échelle spatiale d'analyse, quand elles ne sont pas dédiées à l'évaluation d'un groupe taxonomique en particulier (Kerr *et al.* 2001; Luoto *et al.* 2002; Ewers *et al.* 2005). Par ailleurs, on observe une surreprésentation des études en milieux agricoles, et les méthodes développées semblent avoir été rarement adaptées à d'autres écosystèmes qui peuvent pourtant représenter des enjeux considérables en termes de conservation de la biodiversité, comme les forêts.

2 Objectif général de la thèse

Dans ce contexte, l'objectif général de la thèse est de développer une méthode de diagnostic de l'état de la biodiversité forestière, basée sur le principe qu'il existe des relations positives entre l'hétérogénéité spatiale du paysage forestier (diversité de composition et configuration) et la diversité des espèces présentes dans ce paysage à différentes échelles. Cette approche se place dans une démarche holistique afin de réaliser un diagnostic objectif de l'état de la biodiversité locale et régionale potentiellement présente dans un territoire donné, en englobant différentes échelles d'analyse et différents critères d'hétérogénéité. La *biodiversité potentielle* est appréhendée de la même manière que dans le cas de l'IBP de Larrieu & Gonin (2009) : elle désigne la diversité maximale en espèces qui peut être présente dans un écosystème forestier à différentes échelles en fonction de ses caractéristiques actuelles, sans préjuger de sa biodiversité réelle.

Il s'agit ensuite de traduire cette approche en outil d'évaluation opérationnel et spatialisé pour déterminer les enjeux de biodiversité dans un territoire forestier, en prenant l'exemple du massif du Vercors. Cette méthode indirecte de diagnostic de l'état de la biodiversité se veut complémentaire d'autres approches qualitatives basées sur le suivi d'espèces indicatrices ou d'habitats ciblés. L'analyse s'appuie sur des indicateurs et des critères capables de refléter le niveau de biodiversité potentiellement présente dans une zone géographique donnée, et permet d'aborder les relations entre la structure et la composition forestière, des gradients environnementaux et la richesse en espèces. L'approche développée peut présenter de nombreuses applications dans les domaines de la conservation et de la gestion : elle peut notamment être utilisée comme un support d'aide à la décision pour les gestionnaires forestiers ou de sites protégés dans différents contextes tels que le diagnostic et le suivi de l'état de conservation des forêts, l'évaluation du rôle des espaces protégés pour la conservation de la biodiversité, la sélection de nouveaux espaces de protection, ou encore pour la planification d'actions de gestion forestière respectueuses de la biodiversité.

La démarche envisagée est basée sur un ensemble de notions issues de différents domaines en écologie. Avant de rentrer au cœur du sujet, nous allons passer en revue les concepts théoriques et les mécanismes mobilisés dans ce travail de thèse. Ces éléments permettront de mieux appréhender l'originalité de la méthode de diagnostic de la biodiversité potentielle que nous allons développer.

3 Cadre conceptuel : hétérogénéité, échelle spatiale et biodiversité

3.1 *Mosaïque paysagère dynamique et hétérogénéité spatiale des patches*

Une *mosaïque paysagère* est définie comme un ensemble d'unités spatiales contigües distinctes ou *patches* (Pickett & Cadenasso 1995; Alard & Poudevigne 2002). Ces patches se distinguent de leurs voisins par leur nature ou leur apparence, en particulier par leur forme, leur taille, leur composition ou leur persistance dans le temps. Une mosaïque paysagère donnée peut alors être caractérisée par sa composition et par l'agencement spatial de ses patches (ou configuration) dans l'espace (Pickett & Cadenasso 1995; Alard & Poudevigne 2002; Turner 2005). La nature des patches et de la mosaïque associée dépend du point de vue adopté pour visualiser le paysage et du phénomène étudié (ressources, occupation du sol...). Par exemple, un même environnement ne sera pas perçu de la même manière par une espèce de petite taille que par une espèce de grande taille : l'échelle de perception sera différente et les patches n'auront pas la même fonction, ni les mêmes contours et le même contenu. D'un point de vue anthropique, les patches sont souvent définis selon de grands types d'occupation du sol (e.g. forêts, zones urbanisées, champs) avec différents niveaux de précision typologique selon l'usage qu'il en est fait (ex : classification CORINE Land Cover ou CORINE Biotopes).

Quel que soit le mode de représentation, la structuration spatiale des patchs est liée à l'action simultanée de différents phénomènes dans le temps et dans l'espace, comme par exemple les perturbations naturelles ou anthropiques (e.g. fragmentation d'un type d'occupation du sol, pratiques sylvicoles, découpage du territoire en unités de propriétés, pâturage sélectif ou compétition entre espèces) (Turner 1989; Pickett & Cadenasso 1995; Laforzezza *et al.* 2008b). Ces processus sont dynamiques et contribuent à l'évolution constante de la physionomie de la mosaïque paysagère et des interactions entre patchs. Ils influencent la mosaïque avec différentes intensités à différentes échelles spatiales et temporelles (Wu & Loucks 1995). Il y a donc une interaction dynamique étroite entre la physionomie d'une mosaïque paysagère (ensemble des patrons⁷ qui peuvent y être détectés) et les processus de différentes natures (naturels, anthropiques...) qui s'y déroulent : les processus créent, modifient et maintiennent les patrons tandis que ceux-ci contraignent, déclenchent ou neutralisent les processus (Gustafson & Parker 1992; Wu & Loucks 1995; Gustafson 1998; Li & Wu 2004; Turner 2005). Lorsqu'on observe un patron, celui-ci représente alors une synthèse des phénomènes opérant à un instant donné dans l'espace (Baudry & Burel 1999; Fortin & Dale 2005). La dynamique constante du système crée et entretient une variabilité des patrons observés dans la mosaïque paysagère à différentes échelles, on parle d'*hétérogénéité spatiale* (Baudry & Burel 1999; Turner 2005). Il existe alors une relation entre l'hétérogénéité spatiale et les processus écologiques, qui implique qu'une variation de l'hétérogénéité reflète un changement dans les fonctions et les processus écologiques en action dans la mosaïque paysagère considérée (Li & Reynolds 1994; Pickett & Cadenasso 1995; Schindler *et al.* 2009). Par exemple, à une échelle spatiale donnée, un changement dans la composition et dans l'agencement spatial des patchs peut refléter une modification de la quantité et de l'accessibilité des ressources disponibles pour les espèces et en affecter les mécanismes de coexistence.

3.2 *Appréhender la dimension multi-échelles de l'hétérogénéité : apports de la théorie de la hiérarchie*

Dans une mosaïque paysagère donnée, l'hétérogénéité qui est perçue dépend de nombreux paramètres et notamment de l'étendue (emprise totale) et du grain (résolution), ainsi que des critères utilisés pour distinguer les patchs (Wiens 1989; Li & Reynolds 1994; Li & Wu 2004; Turner 2005). Généralement, l'hétérogénéité a tendance à diminuer lorsqu'on augmente la taille du grain, tandis qu'elle augmente avec l'étendue (Wiens 1989; Storch *et al.* 2007) (Figure 2). De la même manière, plus les patchs sont caractérisés de façon précise, plus l'hétérogénéité perçue sera élevée. De plus, les processus impactant la physionomie de la mosaïque paysagère agissent à des pas de

⁷ Un patron peut être défini selon Fortin (2005) comme une forme distincte non aléatoire qui peut être détectée et décrite ; par exemple, la répartition du hêtre sur un versant de montagne.

temps et des échelles spatiales variables, conduisant à des dynamiques de patchs différentes d'une échelle à une autre. La composition et la configuration de la mosaïque paysagère (et donc son hétérogénéité) dépendent alors des échelles spatiale et temporelle considérées (Levin 1992; Li & Reynolds 1994; Pickett & Cadenasso 1995; Purtauf *et al.* 2005; Diaz-Varela *et al.* 2009).

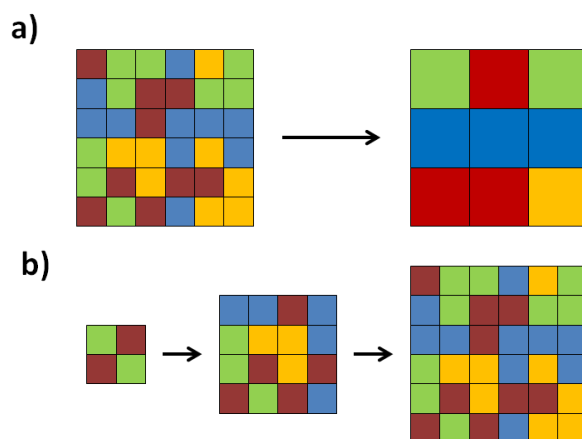


Figure 2. Illustration de la variation de l'hétérogénéité perçue dans la mosaïque paysagère : a) diminution de l'hétérogénéité avec l'augmentation de la taille du grain (diminution de la résolution) ; b) augmentation de l'hétérogénéité avec l'augmentation de l'étendue (adapté de Turner *et al.* (1989)).

Cette dimension multi-échelle se situe au cœur de la *théorie de la hiérarchie* qui repose sur l'idée fondamentale que les écosystèmes peuvent être organisés de façon hiérarchique sur la base de la fréquence de leurs processus écologiques (O'Neill *et al.* 1986). Le nombre de composantes agissant à chaque échelle (ex. nombre d'espèces), le nombre d'interactions entre ces composantes au sein de chacune des échelles et entre échelles, ainsi que leurs interactions avec l'environnement abiotique font que les écosystèmes sont considérés comme *des entités hiérarchiques complexes*. Un écosystème peut alors être défini comme un système à complexité organisée, où les relations entre composantes sont structurées verticalement en niveaux et horizontalement en unités fonctionnelles (O'Neill *et al.* 1986; Wu 1999; Alard & Poudevigne 2002) (Figure 3). Dans ces systèmes hiérarchiques, les niveaux supérieurs sont caractérisés par des phénomènes lents et à grande échelle spatiale, tandis que les niveaux inférieurs sont caractérisés par des phénomènes rapides agissant à petite échelle (O'Neill *et al.* 1986; Baudry & Burel 1999). Par exemple, dans les écosystèmes forestiers, les niveaux supérieurs de la hiérarchie peuvent être dominés par des processus climatiques, géomorphologiques ou biogéographiques, qui agissent sur la physionomie des forêts à l'échelle de centaines de kilomètres carrés et de millénaires. A un niveau intermédiaire (dizaines de mètres à des kilomètres ; une année à des décennies), la dynamique des patchs est plutôt modulée par des perturbations telles que les invasions de ravageurs, les incendies ou par la dispersion des graines; tandis qu'à un niveau inférieur, c'est plutôt l'effet de la microtopographie ou de la compétition interspécifique qui domine (Noss 1987; Holling 1992; Wu & Loucks 1995; Peterson *et al.* 1998).

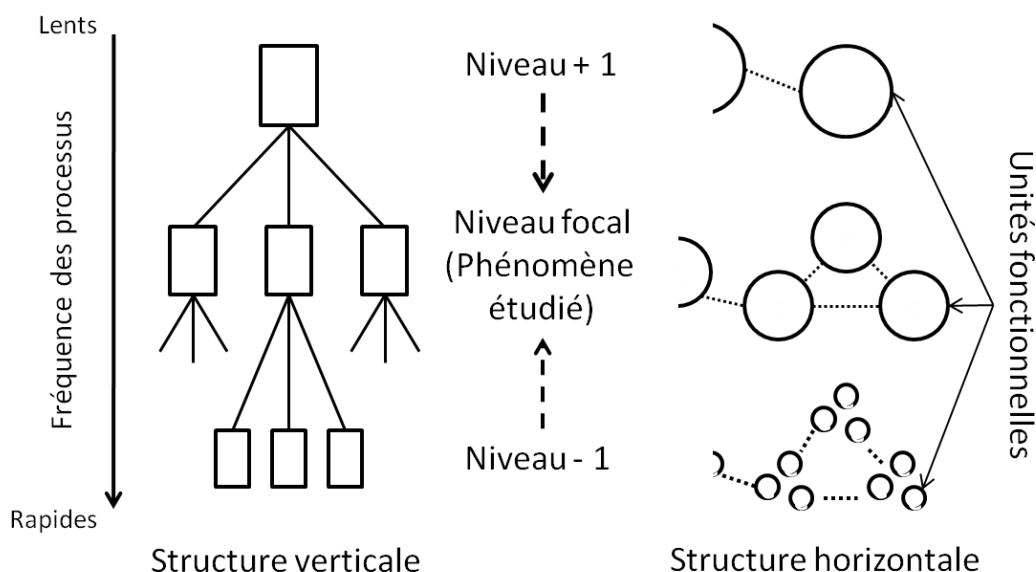


Figure 3. Représentation du principe général de la théorie de la hiérarchie (d'après Wu (1999)).

Au sein d'un même niveau, les unités fonctionnelles se différencient surtout par la nature de leur composition (i.e. populations d'espèces, formations végétales, etc.) ou par des limites nettes comme des discontinuités spatiales (limites de patchs par exemple). Les relations entre deux *niveaux* adjacents sont asymétriques (les processus au sein des deux niveaux opèrent à des pas de temps différents), le niveau supérieur exerçant des contraintes sur le niveau inférieur (définit les contraintes du système) tandis que le niveau inférieur fournit les conditions initiales pour le fonctionnement du niveau supérieur (Holling 1992; Wu 1999). Par contre, à un niveau donné, les relations entre unités fonctionnelles sont considérées comme symétriques (pas de temps des processus proches), et les unités sont relativement indépendantes les unes des autres (Simon 1962; O'Neill *et al.* 1986). Cette décomposition hiérarchique du fonctionnement des écosystèmes est couramment utilisée en écologie car elle permet de mieux appréhender les processus en action à différentes échelles et de mieux comprendre les mécanismes d'interactions entre composantes au sein des échelles et entre échelles.

Les propriétés des systèmes hiérarchiques impliquent que l'étude de phénomènes écologiques complexes devrait s'appuyer sur plusieurs échelles spatiales d'analyse, chaque échelle permettant d'aborder une part de l'explication du phénomène étudié (Wiens 1989; Noss 1990; Wu 1999; Purtauf *et al.* 2005). Il est généralement admis qu'au moins trois niveaux ou échelles⁸ d'analyse devraient être considérés : le niveau « focal » qui correspond à l'échelle du phénomène étudié, et les niveaux

⁸ On considérera ici qu'un niveau au sens de la théorie de la hiérarchie correspond à une échelle donnée, bien que ce ne soit pas toujours le cas en fonction des écosystèmes et des processus écologiques structurant les niveaux au sein de ces écosystèmes (O'Neill *et al.* 1986).

immédiatement inférieur (compréhension mécanique) et supérieur (signification du phénomène) dans la hiérarchie (O'Neill *et al.* 1986; Wu 1999).

La théorie de la hiérarchie permet donc d'expliciter les propriétés multi-échelles des patrons et la dynamique des processus écologiques à différentes échelles et fournit alors un support fondamental pour l'intégration des relations entre l'échelle, la dynamique des patches et l'hétérogénéité spatiale associée. Dans ce contexte, l'étude de l'hétérogénéité à une échelle spatiale donnée permet d'appréhender les processus écologiques en action à cette échelle, tandis que son analyse à différentes échelles permet d'avoir un aperçu plus global des processus agissant dans l'écosystème.

3.3 Hétérogénéité et biodiversité

A une échelle spatiale donnée, la physionomie, l'agencement et la continuité spatiale des habitats naturels sont reconnus comme étant des facteurs déterminants pour la survie de nombreuses espèces et la composition faunistique ou floristique locale dépend souvent des caractéristiques de la mosaïque paysagère environnante (Baskent & Jordan 1995; Hinsley *et al.* 1995; Holt 1997; Hirao *et al.* 2008; Costanza *et al.* 2011). Les relations entre l'hétérogénéité spatiale et la biodiversité (le plus souvent représentée par la richesse en espèces) ont fait l'objet d'importants développements théoriques et empiriques en écologie, qui suggèrent un effet positif de la diversification des éléments dans une mosaïque paysagère sur le nombre d'espèces pouvant y coexister (Harner & Harper 1976; Duelli 1997; Fraser 1998; Beese & Bryant 1999; Tamme *et al.* 2010). Cette hypothèse est liée à la *théorie de la niche* qui est fondée sur l'idée que chaque espèce utilise différemment les ressources et réalise des fonctions spécifiques au sein des écosystèmes, permettant ainsi à plusieurs espèces de cohabiter dans un même environnement hétérogène (Grinnell 1917; Hutchinson 1957).

3.3.1 La théorie de la niche pour aborder le lien entre hétérogénéité et biodiversité

Le concept de *niche écologique* est fondamental en écologie car il contribue à expliquer les mécanismes de coexistence des espèces dans le temps et dans l'espace. Le concept de *niche* a été originellement décrit par Grinnell (1917) comme l'ensemble des conditions abiotiques qui permettent la survie d'une espèce. En 1957, Hutchinson a repris ce concept et y a intégré l'effet des relations interspécifiques comme contrainte supplémentaire sur la niche d'une espèce. La *niche écologique* d'une espèce représente alors la synthèse de ses interactions avec son environnement biotique et abiotique ; elle correspond à l'ensemble des exigences environnementales de l'espèce pour survivre sans avoir à se disperser ainsi que ses fonctions au sein de l'écosystème qui reflètent ses relations avec les autres espèces (Polechová & Storch 2008; Franklin 2009). Les relations entre

une espèce donnée et son environnement sont dynamiques et réciproques : l'environnement détermine l'étendue de la niche de l'espèce qui peut elle-même modifier son environnement et de fait influencer la niche des autres espèces qui y sont présentes.

Hutchinson (1957) distingue la niche « fondamentale » d'une espèce de sa niche « réalisée ». La *niche fondamentale* correspond à l'ensemble des conditions abiotiques favorables à la survie de l'espèce tandis que la *niche réalisée* représente un sous-ensemble de la niche fondamentale qui inclut les relations interspécifiques et correspond aux localités réellement occupées par l'espèce. En effet, l'espèce peut ne pas avoir colonisé un site théoriquement favorable, pour diverses raisons : i) l'espèce subit une compétition interspécifique à son désavantage sur le territoire considéré, ou la présence d'un prédateur majeur, ii) l'espèce est absente pour des raisons historiques (e.g. une barrière géographique empêche la colonisation de la zone), iii) la capacité de dispersion de l'espèce rend la zone considérée inaccessible directement, iv) l'espèce peut être éteinte dans la zone considérée (dans ce cas, il y a eu une présence ancienne) (Hirzel *et al.* 2002; Anderson *et al.* 2003; Hirzel & Le Lay 2008). En théorie, la niche réalisée d'une espèce est exclusive : deux espèces ne peuvent pas occuper la même niche dans un écosystème stable (Hutchinson 1957). Si elles présentent un recouvrement de niche en regard de certains facteurs biotiques ou abiotiques (e.g. ressources ou mode d'utilisation des ressources communs), c'est que leurs niches diffèrent sur d'autres critères (Polechová & Storch 2008). Ce phénomène de divergence de niche constitue un agent prépondérant dans les mécanismes de coexistence des espèces (Lundholm 2009); le nombre d'espèces qui peuvent cohabiter dans un environnement donné dépend de la quantité de niches potentiellement disponibles du fait de la variabilité des conditions biotiques et abiotiques en présence mais aussi de la manière dont les espèces utilisent et sont en compétition pour les ressources (Fraser 1998; Polechová & Storch 2008). Ceci implique que la diversité des espèces présente dans un environnement donné dépend de la quantité et de la diversité des ressources disponibles localement ainsi que dans la zone géographique environnante (hétérogénéité spatiale locale et régionale) (Harner & Harper 1976; Costanza *et al.* 2011). Ainsi, de nombreuses études ont déjà mis en évidence des relations quantitatives entre la richesse et l'abondance de certains taxons et des patrons paysagers à différentes échelles.

3.3.2 Hétérogénéité spatiale des patches et biodiversité

Des relations positives ont été montrées entre la diversité des patrons d'une mosaïque paysagère à différentes échelles et la diversité locale et régionale de la flore (Harner & Harper 1976; Rescia *et al.* 1994; Skov 1997; Burnett *et al.* 1998; Pausas *et al.* 2003; Steiner & Köhler 2003; Dufour *et al.* 2006), des mammifères (Kerr & Packer 1997; Fraser 1998), des oiseaux (Freemark & Merriam 1986;

Thompson 1993; Bélisle & Desrochers 2002; Hagan & Meehan 2002; Mac Faden & Capen 2002; Ewers *et al.* 2005), des invertébrés (Werner & Raffa 2000; Holland *et al.* 2004; Yaacobi *et al.* 2007; Barbaro & Van Halder 2009) et avec la biodiversité dans son ensemble (Schindler *et al.* 2009; Kati *et al.* 2010). La présence d'une diversité d'habitats dans une mosaïque paysagère donnée permet notamment le maintien simultané d'espèces spécialistes de chacun des habitats présents et d'espèces généralistes qui nécessitent plusieurs types d'habitats (Holt 1997; Holt *et al.* 1999; Fahrig *et al.* 2011)(Figure 4). Par exemple, plusieurs auteurs ont montré que dans une mosaïque intra-forestière, la diversification des peuplements caractérisés par leur composition, leur structure et leur stade de développement permettait à davantage d'espèces forestières de coexister (Beese & Bryant 1999; Haveri & Carey 2000; Werner & Raffa 2000; Carey 2001b). De plus, de nombreuses espèces, comme des insectes, des amphibiens et d'autres vertébrés occupent différents types d'habitats au cours de leur cycle de vie et sont dépendants de leur proximité dans l'espace, en lien avec la composition et l'agencement spatial de la mosaïque paysagère (Noss 1987; Fahrig 2003). Par ailleurs, la richesse en espèces mesurée en un point donné est plus élevée si l'organisation spatiale et la quantité d'habitats présents dans la mosaïque paysagère environnante permet aux populations locales d'espèces de se maintenir au cours du temps par des flux d'individus ou de graines en provenance d'autres patchs d'habitats riches en espèces (Holt *et al.* 1999; Lundholm 2009; Costanza *et al.* 2011). En forêts, il existe également des relations positives entre l'hétérogénéité de la structure locale des peuplements forestiers et l'abondance ou la richesse des espèces forestières. Des relations quantitatives ont été démontrées notamment pour les espèces saproxyliques⁹ (Martikainen *et al.* 2000; Bütler *et al.* 2004; Penttilä *et al.* 2004; Paillet *et al.* 2009), les oiseaux (MacArthur & MacArthur 1961; Willson 1974; Kati *et al.* 2009), les espèces cavernicoles (Ranius 2002; Humphrey *et al.* 2004; Branquart & Liégeois 2005) et la végétation de sous-bois (Brosofske *et al.* 2001; Bagnaresi *et al.* 2002; Macdonald & Fenniak 2007; Ares *et al.* 2009).

⁹ Liées pendant tout ou une partie de leur cycle de vie à du bois mort ou mourant (Good & Speight 1996).

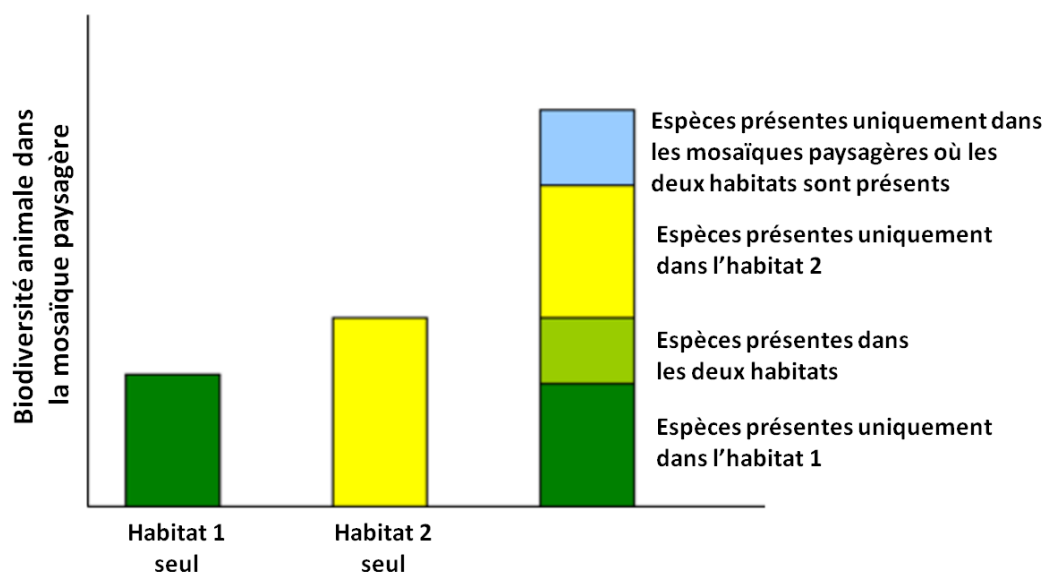


Figure 4. Illustration de l'effet de la diversification des types d'habitats dans la mosaïque paysagère sur la biodiversité animale (adapté de Fahrig *et al.* (2011)). Une diversité d'habitats permet la cohabitation d'espèces inféodées à chacun des habitats présents, ainsi que d'espèces pouvant utiliser les différents habitats et d'autres espèces nécessitant absolument la présence simultanée des deux types d'habitats. Les espèces liées à la présence de plusieurs habitats dans la mosaïque représentent la « plus-value » de biodiversité liée à la diversification des habitats.

Tandis que l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque paysagère a été abordée essentiellement dans le domaine de l'écologie du paysage, l'hétérogénéité de la structure des peuplements relève plutôt du domaine de l'écologie forestière où elle permet notamment de décrire les peuplements forestiers en lien avec la gestion. Ces deux approches du concept d'hétérogénéité ont été appréhendées dans des contextes différents et avec des objectifs différents mais contribuent toutes les deux à la caractérisation de la mosaïque intra-forestière : l'analyse de l'hétérogénéité structurale des peuplements au sein de patches différents permet de caractériser les patches et de quantifier la diversité des habitats et des ressources disponibles localement pour les espèces tandis que l'analyse de l'hétérogénéité spatiale des patches permet ensuite d'étudier la variation dans l'espace de ces caractéristiques ou la continuité spatiale d'un peuplement donné dans le paysage (Laforteza *et al.* 2008b). L'hétérogénéité locale de la *structure des peuplements* constitue donc une composante à part entière de l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque intra-forestière.

3.3.3 Hétérogénéité des peuplements forestiers et biodiversité

La structure d'un peuplement forestier peut être définie comme la distribution des individus (vivants et morts) en classes de diamètres et d'âges, en strates de canopée et par leur agencement dans l'espace (Buongiorno *et al.* 1995; Zenner & Hibbs 2000; McRoberts *et al.* 2008). La structure est de plus en plus mise en avant lorsqu'il s'agit de comprendre et de gérer l'écosystème forestier,

notamment parce que : i) c'est un attribut directement influencé par les actions de gestion, ii) c'est un bon substitut de fonctions difficilement mesurables directement (e.g. productivité des peuplements, disponibilité des ressources pour les espèces) et iii) elle est directement liée à la valeur économique (e.g. bois) et aux services fournis par la forêt (puits de carbone, rétention d'eau, etc.) (Bouchon 1979; Buongiorno *et al.* 1994; Zenner & Hibbs 2000; Franklin *et al.* 2002). La structure des peuplements forestiers est façonnée au cours du temps par les perturbations naturelles à différentes échelles (ex : mort d'un arbre isolé ou tempête provoquant un chablis de grande ampleur), par les conditions écologiques du milieu, et par la succession des pratiques de gestion qui peuvent profondément modifier la physionomie de l'écosystème initial (Mladenoff *et al.* 1993; Spies *et al.* 1994; Coates & Burton 1997; Beese & Bryant 1999; Elkie & Rempel 2001; Franklin *et al.* 2002; North & Keeton 2008). Lorsqu'un peuplement est caractérisé par une forte diversification de ses caractéristiques structurales (i.e. diversité en classes de diamètres ou d'âges, en pièces de bois morts, de composition en essences, etc.) et par l'abondance d'éléments particuliers de la structure (densité de gros arbres vivants et morts, volume de bois mort, etc.), on dit que le peuplement présente une structure hétérogène (Lähde *et al.* 1999b; Lexerød & Eid 2006; McRoberts *et al.* 2008).

Cette hétérogénéité structurale joue un rôle écologique et fonctionnel crucial (Buongiorno *et al.* 1995; Coates & Burton 1997; Zenner & Hibbs 2000 ; Peña *et al.* 2011). Elle est notamment liée à une grande disponibilité en ressources et en habitats pour la biodiversité forestière, permettant à davantage d'espèces de cohabiter (MacArthur & MacArthur 1961; Kirk & Hobson 2001; Siitonen 2001; Gilg 2004; McKenny *et al.* 2006; Winter & Möller 2008; Michel & Winter 2009; McMullin *et al.* 2010). Chaque espèce est dépendante d'un ou plusieurs éléments de la structure d'un peuplement, et chaque élément de la structure joue un rôle fonctionnel particulier pour un ensemble d'espèces donné ainsi que pour le développement et le maintien du peuplement (Figure 5). La diversité des oiseaux forestiers, par exemple, est généralement liée à la diversification des strates de canopée et à la hauteur dominante d'un peuplement forestier (MacArthur & MacArthur 1961; Willson 1974; Kati *et al.* 2009). Les espèces cavernicoles (oiseaux, petits mammifères, chauve-souris...) dépendent de la présence de gros arbres à cavités pour nicher et parfois de la présence de zones ouvertes dans les peuplements pour chasser (Ferris & Humphrey 1999; Fan *et al.* 2003; Branquart & Liégeois 2005; Vallauri *et al.* 2009). D'autre part, la diversité des pièces de bois morts, en termes de dimensions, de stades de décomposition et de positions différentes dans l'espace fournit des ressources et des abris pour de nombreuses espèces forestières (e.g. oiseaux, petits mammifères, chauve-souris et espèces saproxyliques) (Franklin *et al.* 1981; Siitonen 2001; Humphrey *et al.* 2004; Marage & Lemperière 2005; Juutinen *et al.* 2006; Romero-Calcerrada & Luque 2006; Dajoz 2007).

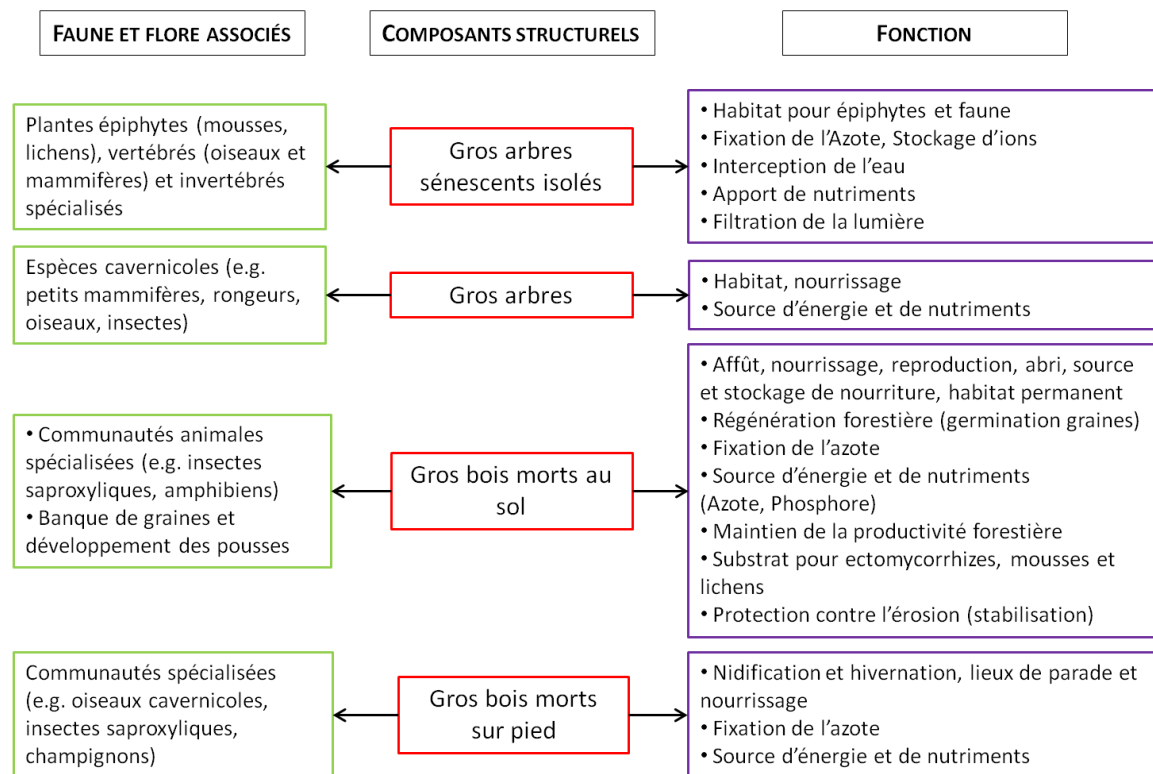


Figure 5. Rôle écologique et fonctionnel de quelques éléments de la structure d'un peuplement forestier (adapté de Franklin *et al.* (1981)).

3.3.4 Effet de l'échelle sur les relations hétérogénéité - biodiversité

Il existe donc bien un lien fonctionnel entre la structure et la composition de la mosaïque intra-forestière mesurées à différentes échelles et de nombreux groupes taxonomiques. Or, comme nous l'avons vu plus haut, l'hétérogénéité spatiale mesurée dépend des échelles spatiale et temporelle considérées. La configuration et la composition de la mosaïque paysagère seront donc différentes d'une échelle à une autre, avec des conséquences sur les communautés végétales et animales. De plus, la nature des relations entre la biodiversité et la diversité des habitats et des ressources (hétérogénéité) dépend également de l'échelle spatiale à laquelle la mosaïque paysagère est perçue par différents groupes taxonomiques (Wiens 1989; Holling 1992; Mac Nally *et al.* 2004). En effet, chaque espèce animale possède sa propre vision de la mosaïque paysagère à une échelle spatiale donnée, et des espèces différentes répondent généralement à des facteurs différents en action à différentes échelles (Hinsley *et al.* 1995; Grand & Cushman 2003; Holland *et al.* 2004; Sallabanks *et al.* 2006; Kadoya *et al.* 2008; Boscolo & Metzger 2009). Par exemple, les grandes espèces à forte capacité de dispersion (e.g. cervidés) utiliseront des ressources plutôt agrégées dans l'espace (utilisation de ressources très dispersées sous forme de tout petits patchs peu optimale) tandis que de petites espèces aux domaines vitaux plus restreints (e.g. carabiques) seront plutôt dépendantes de ressources dispersées mais dont chaque patch constitue un réservoir important de ressource par

rapport à la taille de l'espèce (Peterson *et al.* 1998). De plus, de nombreuses espèces, comme les oiseaux forestiers, peuvent utiliser plusieurs types de ressources accessibles à des échelles différentes (Mac Faden & Capen 2002; Coreau & Martin 2007; Fearer *et al.* 2007; Thogmartin & Knutson 2007). Généralement, au moins deux échelles sont déterminantes : la structure de leur habitat et la mosaïque paysagère autour de cet habitat (Hagan & Meehan 2002; Store & Jokimäki 2003).

Les espèces végétales sont également dépendantes de facteurs à différentes échelles. L'étude de Peña *et al.* (2011) montre par exemple que la richesse et la composition de différents groupes d'espèces sont liées à des caractéristiques environnementales à différentes échelles (par exemple, les buissons répondent essentiellement à la proportion des habitats dans le paysage environnant tandis que la végétation herbacée dépend plutôt du pH mesuré localement). Plusieurs études sur la végétation ont également mis en évidence des effets généralement positifs mais variables de l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère mesurée à différentes échelles (locale à régionale) sur la richesse spécifique locale, avec différents facteurs agissant sur la richesse locale selon l'échelle de mesure de l'hétérogénéité (Pausas *et al.* 2003; Steiner & Köhler 2003; Dufour *et al.* 2006; Costanza *et al.* 2011).

Les espèces occupent ou utilisent donc les habitats à une échelle qui leur est propre. Une des conséquences est que la diminution et/ou l'isolation de ces habitats à cette échelle particulière peut avoir des effets néfastes sur les espèces associées (Ripple *et al.* 1991; Öhman & Eriksson 1998; Hanski & Walsh 2004). C'est par exemple le cas pour les espèces inféodées au cœur des forêts, dont l'habitat est peu à peu isolé au sein d'une matrice inhospitalière et qui n'ont pas une capacité de dispersion suffisante ou qui sont trop spécialisées pour pouvoir coloniser d'autres habitats (Peterken & Game 1984; Brunet 1993; Drolet *et al.* 1999; Warren *et al.* 2005; Penttilä *et al.* 2006).

Ainsi, la nature des relations entre les espèces et leur environnement dépend de l'échelle spatiale et de la manière dont celui-ci est perçu, avec des implications sur la dispersion et la coexistence des espèces. Dans un écosystème donné, il existe alors un lien étroit entre l'échelle, l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque paysagère et la biodiversité : l'hétérogénéité mesurée à chaque échelle reflète une certaine dynamique des patches liée à une certaine disponibilité en ressources, permettant la cohabitation d'un certain nombre d'espèces, qui peuvent elles-mêmes influencer la physionomie de la mosaïque paysagère. Par conséquent, il n'y a pas une seule échelle optimale pour caractériser les patrons paysagers et étudier leurs relations avec la biodiversité mais plusieurs échelles sub-optimales permettant chacune d'aborder une part de ces interrelations (Wiens *et al.* 1987; Purtauf *et al.* 2005; Smith *et al.* 2008). Les relations entre l'hétérogénéité et la

biodiversité sont donc complexes et impliquent qu'il est nécessaire de prendre en compte plusieurs échelles spatiales d'analyse pour appréhender la biodiversité d'un écosystème dans sa globalité.

4 Mesurer l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère en lien avec la biodiversité à différentes échelles

4.1 Décrire l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque forestière

L'étude des relations entre la biodiversité et l'hétérogénéité spatiale, et de manière plus générale entre les patrons paysagers et les processus écologiques, dépend de notre capacité à caractériser et à quantifier l'hétérogénéité du paysage à différentes échelles spatiales (Li & Reynolds 1994; Baskent & Keles 2005; Turner 2005). Cette étape est nécessaire pour distinguer les différents patrons composant un paysage, comparer des écosystèmes entre eux et suivre leur évolution au cours du temps ou étudier les dynamiques de fragmentation et d'artificialisation des peuplements forestiers. Elle peut aussi permettre de définir des relations quantitatives entre un patron et un processus donné pour déterminer la magnitude de l'effet d'un changement du patron sur le processus qu'il reflète (Turner *et al.* 1991; Gustafson 1998). Au cours des 30 dernières années, de très nombreuses mesures ont été développées pour quantifier l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère, en lien notamment avec l'essor des outils informatiques et de géomatique qui a facilité l'utilisation et le traitement de nouvelles sources de données (images satellites, photographies aériennes infrarouges...) et permis l'automatisation des procédures de calcul.

Ces mesures sont généralement basées sur l'analyse de la taille, de la forme, du degré d'isolation, de la dispersion et des interactions entre les patchs au sein d'une mosaïque paysagère. Elles peuvent être classées en deux grandes catégories : celles qui reflètent la *composition* de la mosaïque paysagère et celles qui représentent l'*agencement spatial* (configuration) des patchs (Li & Reynolds 1994; McGarical & Marks 1994). Ces deux composantes peuvent être liées aux processus écologiques sous-jacents de façon indépendante ou en combinaison. La composition du paysage correspond à la diversité, à la variabilité et à l'abondance des types de patchs présents dans le paysage, indépendamment de leur localisation dans l'espace. L'agencement spatial des patchs reflète la distribution des patchs dans l'espace et leur position relative les uns par rapport aux autres (McGarical & Marks 1994; Gustafson 1998).

Au sein de ces deux grandes catégories, il est possible de distinguer plusieurs groupes d'indices permettant d'aborder l'étude d'une mosaïque paysagère sous différents angles selon les objectifs poursuivis et le contexte de l'étude. Parmi les indices décrivant la composition du paysage, on peut notamment distinguer ceux en relation avec la taille des patchs, le nombre de types de patchs et la

proportion de chaque type dans l'espace. Ces différentes caractéristiques peuvent toutes être liées plus ou moins directement à la biodiversité présente dans la mosaïque paysagère. Par exemple, la proportion des différents types de patchs ou la taille des patchs peuvent refléter la quantité d'habitats favorables disponibles pour les espèces (Ribe *et al.* 1998; Lichstein *et al.* 2002; Barbaro *et al.* 2007; Hakkarainen *et al.* 2008). La taille des patchs est également déterminante pour la disponibilité en ressources qui a un impact direct sur la productivité (reproduction, taille des nichées) des espèces et sur la capacité d'un patch d'habitat donné à abriter une population d'espèces (Forman 1995; Oja *et al.* 2005; Warren *et al.* 2005). Cette variable est particulièrement déterminante pour l'abondance et la richesse en oiseaux forestiers (Moore & Hooper 1975; Robbins *et al.* 1989), un patch de grande taille abritant plus d'espèces que la même surface subdivisée en patchs plus petits (Forman 1995). C'est également une variable fondamentale à prendre en compte pour les espèces spécialisées dans l'utilisation d'une ressource donnée et qui peuvent être négativement affectées par la diminution de la disponibilité en continu de la ressource à l'échelle à laquelle elle est utilisée (Ripple *et al.* 1991; Bender *et al.* 1998; Drolet *et al.* 1999; Fahrig 2001; Warren *et al.* 2005; Penttilä *et al.* 2006).

Les indices reflétant l'agencement spatial des patchs concernent principalement la forme des patchs, le contraste de part et d'autre des lisières entre patchs et la distance entre les patchs (isolation, contagion). Ces caractéristiques peuvent s'avérer fondamentales pour les espèces occupant différents habitats à proximité les uns des autres au cours de l'année ou de leur cycle de vie. La continuité spatiale des patchs d'un habitat donné dans un paysage est également un facteur déterminant pour la dispersion des espèces et de nombreuses études ont montré des effets négatifs de l'isolation des patchs pour de nombreuses espèces, en relation avec des processus de fragmentation (Enoksson *et al.* 1995; Öhman & Eriksson 1998; Fahrig 2003). La forme des patchs est liée à la longueur et à la forme des lisières, qui influencent également les processus écologiques (Turner 1989; Honnay *et al.* 2005). Par exemple, une lisière de forme concave n'a pas la même dynamique qu'une lisière de forme convexe pour la colonisation des espèces végétales (Hardt & Forman 1989). Certaines espèces sont majoritairement présentes dans les zones de lisières, tandis que d'autres ne peuvent survivre que dans les zones « cœur », éloignées de toute lisière (Jokimaeki & Huhta 1996; Helzer & Jelinski 1999; Battin & Sisk 2011).

Les différents indices appartenant aux deux catégories représentent donc des caractéristiques complémentaires de la mosaïque paysagère. L'utilisation de plusieurs indices est alors nécessaire pour obtenir une bonne représentation des caractéristiques de la mosaïque paysagère en lien avec la biodiversité. Par ailleurs, les mêmes indices peuvent être calculés à différentes échelles spatiales pour effectuer une analyse multi-échelles. Les valeurs de tous les indices dépendent de l'échelle à

laquelle ils sont calculés et en particulier de la résolution et de l'étendue de la mosaïque paysagère (Li & Reynolds 1994; Li & Wu 2004; Turner 2005; Schindler *et al.* 2011). Ils permettent donc d'appréhender une variation de l'hétérogénéité entre échelles. En termes d'interprétation, peu d'indices sont sensibles à l'échelle d'analyse et leurs valeurs peuvent être comparées entre échelles. Il s'agit notamment les indices de diversité, de taille, de forme et de contraste entre patchs (Diaz-Varela *et al.* 2009; Kati *et al.* 2010). Par contre, pour d'autres indices, l'interprétation d'une échelle à une autre peut s'avérer délicate. C'est par exemple le cas des indices relatifs à l'isolation et à la connectivité des patchs (Diaz-Varela *et al.* 2009). Le choix des indices à utiliser pour répondre à une problématique donnée est donc fondamental. McGarical *et al.* (2002) fournissent une synthèse assez complète des indices quantitatifs d'hétérogénéité du paysage qu'il est possible de calculer pour décrire différents aspects de l'hétérogénéité spatiale.

4.2 Décrire l'hétérogénéité locale des peuplements forestiers

En forêts de production, la caractérisation des peuplements est nécessaire pour les besoins de la gestion, par exemple pour déterminer la productivité potentielle des peuplements, pour calculer le volume de bois exploitable ou pour estimer la résistance des peuplements aux risques naturels (ex : tempêtes). De plus, l'évolution récente des objectifs de gestion vers un usage multifonctionnel des forêts intégrant notamment la préservation de la biodiversité forestière a conduit au développement de nouvelles mesures de diagnostic et de suivi pour renseigner sur la capacité des forêts à remplir ces objectifs. Ces mesures sont utilisées dans de nombreux pays pour caractériser l'état de la biodiversité dans les peuplements, pour comparer des forêts gérées et non-gérées ou encore pour comparer différents systèmes sylvicoles en regard de la biodiversité (Franklin *et al.* 1981; Hansen *et al.* 1995; Beese & Bryant 1999; Siitonen *et al.* 2000; Werner & Raffa 2000; Franklin *et al.* 2002; Rouvinen & Kuuluvainen 2005; Zingg *et al.* 2007). Elles peuvent décrire la composition ou la structure des peuplements et sont généralement basées sur l'analyse des caractéristiques dendrométriques des arbres dans le peuplement (e.g. diamètre, essence, hauteur, âge, stade de décomposition ou volume pour les bois morts). Les données correspondantes sont soit mesurées directement sur le terrain avec des protocoles de mesure adaptés (e.g. protocole de suivi des espaces naturels forestiers protégés (Bruciamacchie 2005)), soit issues des inventaires forestiers nationaux qui réalisent régulièrement des placettes d'inventaire afin de suivre l'évolution de la productivité et de la santé des forêts à l'échelle nationale (Lähde *et al.* 1999b; Loewenstein *et al.* 2000; McRoberts *et al.* 2008). Certains indices basés sur ces données reflètent directement des caractéristiques élémentaires du peuplement (hauteur dominante, stade de développement, richesse en essences, nombre de classes diamètres, etc.), tandis que d'autres sont basés sur des mesures de diversité « génériques » qui

peuvent s'appliquer à différentes variables (e.g. indices de diversité et d'équitabilité, écart-type, forme des distributions, coefficient d'inégalité de Gini, coefficient de variation) (Neumann & Starlinger 2001; Staudhammer & LeMay 2001; Lexerød & Eid 2006; Sterba 2008). La synthèse de McElhinny *et al.* (2005) donne un bon aperçu général des indices utilisés pour décrire la structure forestière avec la bibliographie associée. Le rapport de Stokland *et al.* (2003) fournit également une bonne synthèse pour les pays nordiques.

Il existe donc de nombreux indices quantitatifs permettant de mesurer l'hétérogénéité de la mosaïque intra-forestière à différentes échelles. Chacun de ces indices permet de représenter une caractéristique de l'écosystème forestier sous la forme d'une valeur unique qui peut être mise en relation avec une partie de la biodiversité. La combinaison de différents indices et en particulier d'indices décrivant la structure des peuplements et l'hétérogénéité de la mosaïque forestière peut alors aboutir à une caractérisation fine de l'hétérogénéité de la mosaïque à différentes échelles, qui reflète la quantité d'habitats potentiellement disponibles pour les espèces dans la mosaïque étudiée. En particulier, la caractérisation de chaque type de patch (peuplement) en termes de potentiel de biodiversité peut ensuite être utilisée pour construire des indicateurs originaux reflétant la variation spatiale de ce potentiel dans la mosaïque forestière.

5 Hypothèse de travail, objectif détaillé et organisation de la thèse

Dans ce travail de thèse, nous cherchons à développer une méthode pour réaliser un diagnostic objectif de l'état de la biodiversité locale et régionale potentiellement présente dans les écosystèmes forestiers. Nous partons de l'hypothèse qu'il existe des relations positives à différentes échelles entre l'hétérogénéité de la mosaïque intra-forestière et la diversité des espèces cohabitant dans cette mosaïque ; l'étude de l'hétérogénéité spatiale à différentes échelles pouvant alors être envisagée comme une méthode de diagnostic indirect de l'état de la biodiversité forestière dans une mosaïque paysagère donnée, à un moment donné.

La thèse comprend cinq parties articulées autour des principaux concepts développés dans l'introduction (Schémas 1 et 2).

Dans la première partie, l'objectif est de présenter la méthodologie d'élaboration d'un **Indice de Biodiversité Spécifique Potentielle**¹⁰ (**IBSP**) permettant d'estimer la biodiversité maximale potentiellement présente dans un territoire donné à partir de l'analyse quantitative de l'hétérogénéité de la mosaïque intra-forestière à différentes échelles. L'indice est calculé à titre d'exemple dans les forêts publiques du massif du Vercors. Deux supports thématiques sont utilisés

¹⁰ Nous nous intéresserons à la diversité des *espèces*, sans considérer de façon explicite les autres composantes de la biodiversité (gènes, populations, etc.).

pour représenter la mosaïque forestière, en lien avec deux facteurs qui influencent la physionomie des forêts : la première mosaïque représente les peuplements forestiers, résultant principalement des pratiques sylvicoles anciennes et actuelles ; la deuxième représente les habitats naturels et semi-naturels forestiers, en lien avec les gradients environnementaux. L'hétérogénéité de la mosaïque forestière est analysée à trois échelles différentes : 1° les composants « unitaires » de la mosaïque de peuplements, les patchs. Les différents types de patchs (correspondant aux peuplements forestiers) seront caractérisés puis classés en fonction de l'hétérogénéité de leur structure en relation avec la biodiversité. A ce niveau d'analyse, les patchs d'habitats, par contre, sont considérés comme ayant un intérêt équivalent en termes de biodiversité, chacun d'eux apportant un cortège d'espèces spécifiques, 2° le premier niveau de regroupement des patchs : les unités de gestion (parcelles), qui correspondent à l'échelle de mise en œuvre opérationnelle des objectifs de gestion et 3° le deuxième niveau de regroupement des patchs : les forêts publiques aménagées, qui représentent l'échelle de décision et de planification de la gestion forestière. Dans ces deux derniers cas, on utilisera principalement des mesures quantitatives d'hétérogénéité du paysage pour caractériser la diversité et l'agencement spatial des types de peuplements et d'habitats.

Cette première partie se présente sous la forme de deux articles. Le premier aborde l'analyse de l'hétérogénéité locale des peuplements et la complémentarité de ces peuplements dans le cadre d'une mosaïque forestière (échelle du massif). Les résultats permettent de caractériser puis de hiérarchiser les différents types de peuplements présents dans la zone d'étude en fonction de leur structure en lien avec la biodiversité. Cette approche repose sur l'hypothèse que les peuplements ayant des valeurs élevées pour l'ensemble des indicateurs retenus présentent une plus grande biodiversité. Cette hiérarchisation des peuplements et leur complémentarité alimentent des indicateurs d'hétérogénéité à l'échelle des parcelles et des forêts. Ces indicateurs sont développés dans le deuxième article où nous présentons la démarche générale adoptée pour la construction de l'IBSP et son application au cas du Vercors.

Dans la deuxième partie, nous proposons et discutons deux exemples de validation de la pertinence des critères d'hétérogénéité utilisés pour la construction de l'IBSP. Chaque exemple fait l'objet d'un article. Le premier permet d'étudier le rôle des critères comme facteurs explicatifs de la répartition géographique de la Chevêchette d'Europe (*Glaucidium passerinum*), une espèce emblématique des forêts de montagne. Le second porte sur l'analyse des relations quantitatives entre l'hétérogénéité spatiale mesurée à une échelle de 20 hectares et la richesse locale de la flore de sous-bois. Les résultats ouvrent une discussion intéressante sur l'effet de l'augmentation de l'hétérogénéité spatiale dans une mosaïque forestière donnée sur la diversité des espèces. Ils mettent également en évidence une grande variabilité de la forme (i.e. sens, magnitude et

significativité) des relations entre les deux groupes taxonomiques étudiés (respectivement leur répartition géographique et leur richesse spécifique) et l'hétérogénéité spatiale en fonction de différents facteurs ; d'autres pistes de validation des critères faisant appel à d'autres échelles spatiales d'analyse ou à d'autres groupes taxonomiques sont ainsi envisagées.

Dans la troisième partie, l'IBSP est spatialisé afin de tester son application dans le cadre du diagnostic de la biodiversité forestière potentielle dans les espaces protégés. Nous comparons les valeurs de l'indice et des critères d'hétérogénéité correspondants entre l'intérieur et l'extérieur du réseau de protection de la zone d'étude afin de dégager des tendances en termes d'efficacité de ce réseau pour la conservation de la biodiversité forestière.

La quatrième partie offre une discussion sur les atouts de la méthode développée dans ce travail et permet d'envisager des améliorations qui pourront être prises en compte lors de l'application de la méthode dans d'autres sites d'étude. Cette partie souligne notamment l'importance de travailler à différentes échelles et de diversifier les critères d'hétérogénéité dans le cadre de l'étude quantitative de l'hétérogénéité spatiale comme outil de diagnostic indirect de la biodiversité.

La cinquième et dernière partie reprend quelques exemples d'application vus tout au long du document de thèse et présente des perspectives plus détaillées pour l'application de l'IBSP dans le cadre de la gestion forestière.

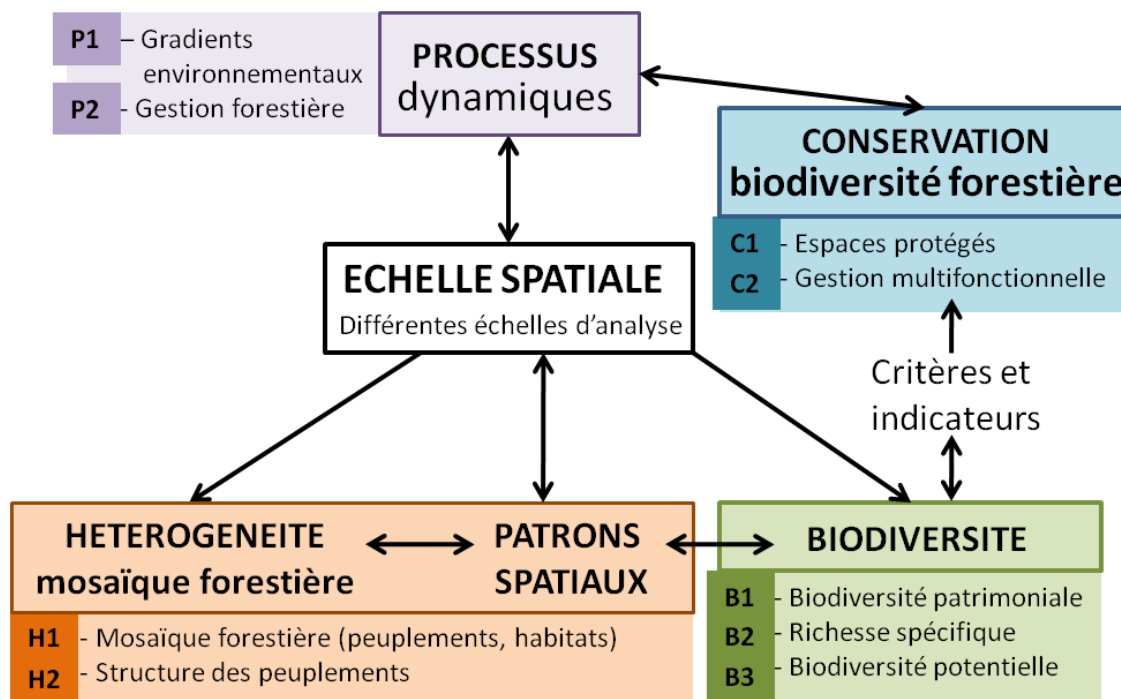


Schéma 1. Représentation des interactions entre les principaux concepts abordés dans la thèse.

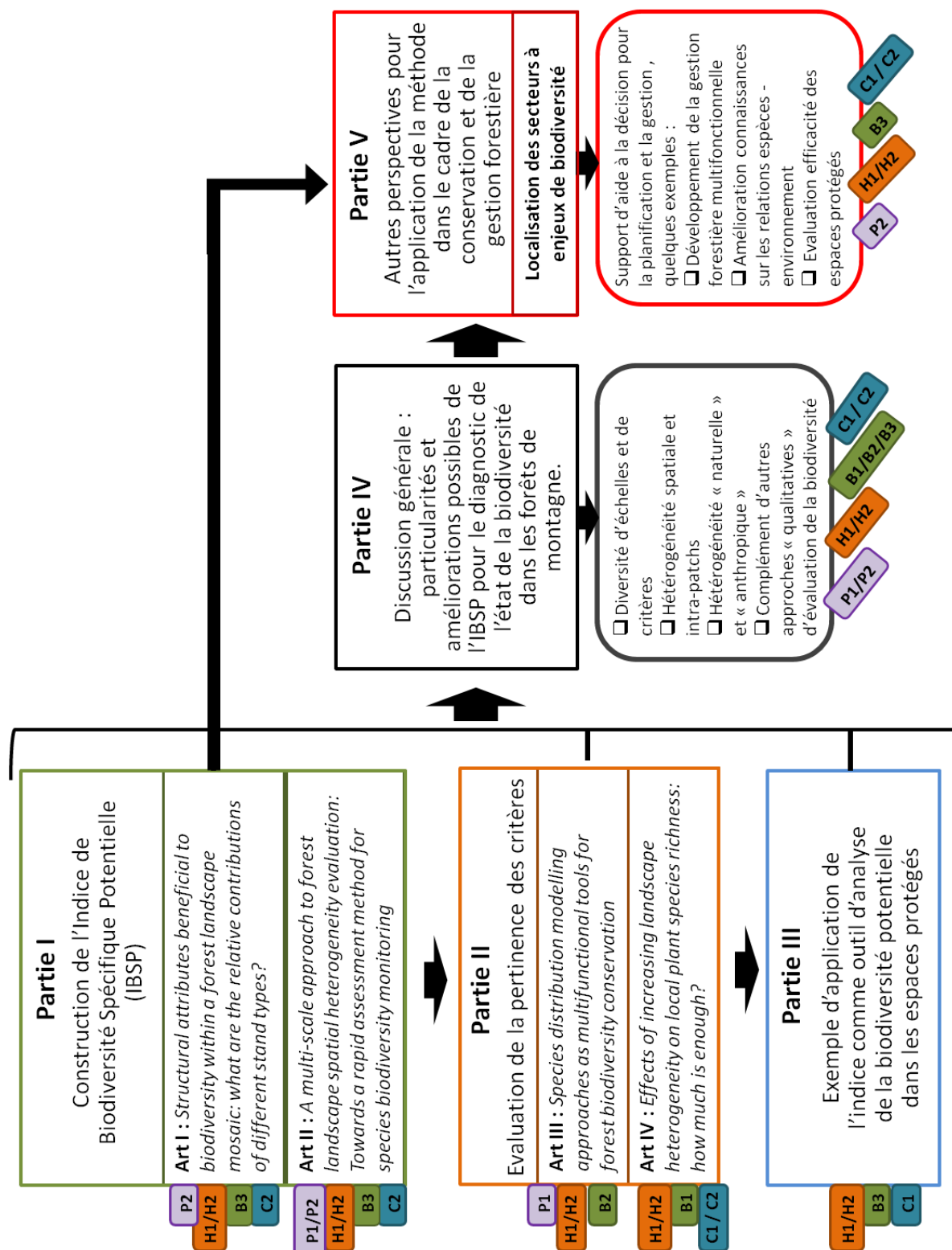


Schéma 2. Organisation des cinq parties de la thèse. Les onglets colorés représentent les principaux concepts abordés dans chaque partie, en lien avec le schéma précédent.

PARTIE I

CONSTRUCTION D'UN INDICE HIÉRARCHIQUE DE BIODIVERSITÉ

POTENTIELLE

1 Article I - Structural attributes beneficial to biodiversity within a forest landscape mosaic: what are the relative contributions of different stand types?

Mathilde REDON¹, Frédéric GOSSELIN², Sandra LUQUE¹ & Thomas CORDONNIER¹.

¹ Irstea, UR EMGR, 2 rue de la Papeterie, BP 76, 38402 Saint-Martin-d'Hères Cedex, France

² Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-Sur-Vernisson, France

Paper status

Submitted to European Journal of Forest Research

Short title

Stand mosaic for forest biodiversity conservation

Abstract

The need to develop new management methods which integrate economic efficiency and biodiversity as a forest value has now been recognised in international political processes. Within this context, selection or group-selection harvesting has recently become quite popular in the French Alps and is progressively replacing other silvicultural systems. These new management practices raise an issue regarding the potential effects of forest mosaic homogenisation on features that are important for forest biodiversity conservation. Yet, in the case of selective harvest systems, where forests are multi-staged and stands are often mixed, the possible consequences of such homogenisation have not yet been investigated. In order to address this issue, we analysed differences in structural diversity between five stand types (multi-staged forests, two-staged forests, high forests, simple coppices and mixed coppice and high forests) in the Vercors Mountain range in the French Alps. Our objective was twofold i) to classify stands depending on how their structural attributes affect biodiversity conservation and ii) to test if a combination of different stand types brings more biodiversity-friendly structural attributes than only one structurally diversified stand type. We used four indices to describe and compare stand structural diversity: tree diameter heterogeneity, tree species richness, dead wood volume and large trees basal area. Results showed

that structural diversity differed qualitatively and quantitatively among stand types. As generally expected, multi-staged forests had the most diversified structure. Overall, our results underlined complementarities between some stand attributes and pointed out the interest of diversifying silvicultural treatments at the forest landscape scale to conserve biodiversity. Finally, we suggest other directions for further investigation of the complex issue of multifunctional ecological forest management.

Keywords

Forest multifunctionality, Stand mosaic, Biodiversity indicators, Stand structural diversity, Mountain forests, Landscape homogenisation.

Résumé en français

Les processus politiques internationaux reconnaissent aujourd'hui la nécessité de développer de nouvelles méthodes de gestion forestière qui combinent efficacité économique et maintien de la biodiversité. Dans les Alpes françaises, ce contexte a favorisé le développement des traitements en futaies jardinées ou irrégulières qui remplacent peu à peu les autres systèmes sylvicoles. La généralisation de ces nouvelles pratiques de gestion pose la question de l'effet de l'homogénéisation des traitements sylvicoles sur les caractéristiques de la mosaïque forestière importantes pour la conservation de la biodiversité (e.g. présence de grandes trouées, hétérogénéité de la composition en essences, présence de peuplements juvéniles). Cependant, dans le cas de la gestion en futaie jardinée, qui conduit par définition à des peuplements à structure complexe, les conséquences potentielles d'une telle homogénéisation n'ont pas encore été étudiées. Afin d'apporter des éléments de réponse, nous avons comparé la diversité structurale de cinq types de peuplements forestiers différents (forêts multi-strates, à deux strates, mono-strates, taillis simples et mélange taillis-futaie) dans le massif du Vercors, situé dans les Alpes françaises. Nous avons deux objectifs : 1/ classer les peuplements en fonction de leurs caractéristiques structurales importantes pour la conservation de la biodiversité, 2/ tester si la combinaison dans l'espace de différents types de peuplements permettait d'obtenir une plus grande diversité d'éléments structuraux favorables à la biodiversité que dans le cas d'un seul peuplement très diversifié occupant tout l'espace considéré. Quatre indices ont été utilisés pour décrire et comparer la diversité structurale des peuplements : l'hétérogénéité des diamètres (coefficient de variation), le volume de bois mort (m^3/ha), la densité de gros bois et très gros bois ($\varnothing > 45\text{ cm}$; m^2/ha) et la richesse en essences. Les comparaisons ont été réalisées à l'aide d'une méthode de bootstrap non-paramétrique. Les résultats montrent que la diversité structurale diffère qualitativement et quantitativement entre types de peuplements. Comme souvent supposé, les forêts multi-strates possèdent la structure la plus diversifiée,

caractérisée notamment par une hétérogénéité des diamètres, une densité de gros bois et un volume de bois mort généralement plus élevés que dans les autres types de peuplements. Globalement, les résultats montrent des complémentarités dans les caractéristiques structurales des différents peuplements et soulignent l'intérêt de diversifier les traitements sylvicoles à l'échelle de la mosaïque forestière pour favoriser la conservation de la biodiversité en forêts. Pour finir, nous proposons d'autres pistes d'étude des relations entre la gestion forestière et la biodiversité dans le cadre de la gestion forestière multifonctionnelle.

Mots clés

Gestion multifonctionnelle, mosaïque de peuplements, indicateurs de biodiversité, diversité structurale des peuplements, forêts de montagne, homogénéisation du paysage.

1.1 Introduction

The importance of including biodiversity protection in forest management planning has now been recognised in international political processes in the framework of sustainable forest management (CBD 2002; MCPFE 2007). Traditionally, commercial forests have been managed to maximise timber output. But new management methods need to be developed to enhance economic efficiency while protecting forest biodiversity values. An integrated approach to forest conservation could provide considerable cost savings to environmental managers while increasing biodiversity protection. This is the case of multifunctional forest planning (Kurttila 2001; Öhman & Lämås 2003; Baskent & Keles 2005) which aims to sustain timber production while providing shelter and resources for forest-dwelling species and while favouring multi-purpose activities such as tourism, recreation, natural hazard protection and providing non-woody products. In an attempt to reach such a multifunctional objective, today there is a global trend to shift management strategies towards less intensive or continuous cover systems (Kangas & Kuusipalo 1993; Bengtsson *et al.* 2000; Lexerød & Eid 2006), on the assumption that more extensive interventions in space and time or the maintenance of permanent forest cover will better preserve the integrity of forest ecosystems.

Multi-staged mixed forests, for example, are generally considered to be good supports for several forest functions (Buongiorno *et al.* 1995; Atlegrim & Sjöberg 2004). These forests are often characterised by high structural diversity, a feature that plays a key role in maintaining forest biodiversity (Lähde *et al.* 1999b; Rouvinen & Kuuluvainen 2005; Psyllakis & Gillingham 2009). Typically, multi-staged forests result from single-tree or group selection thinning which creates small canopy gaps that favour natural regeneration and in some cases tree species mixing (Buongiorno *et al.* 1994). In mountain areas, this silvicultural system also helps to maintain a constant canopy cover and thus improves protection from natural hazards (Cordonnier *et al.* 2008). Finally, these multi-staged forests enhance the visual amenity of the managed forests, making them more attractive for local tourism and related activities.

Within this context, selection or group-selection silvicultural system has recently become quite popular in the French Alps (Gauquelin & Courbaud 2006) and many forests have already been converted into multi-staged mixed forests. In this area, other factors reinforce this trend; for example, field constraints can limit accessibility or poor soils can mean that traditional even-aged stands are difficult to maintain.

Although the generalisation of multi-staged mixed stands may potentially help conserve local forest biodiversity, it can also lead to a strong homogenisation of stand structures in forest landscapes (Decocq *et al.* 2004). At the landscape scale, spatial heterogeneity of habitats and

structural characteristics is known to favour forest biodiversity (Freemark & Merriam 1986; Lindenmayer & Franklin 1997; Poirazidis *et al.* 2010; Schindler *et al.* 2011) and several authors have showed that a homogenisation of forest structural attributes over an entire landscape can produce negative effects on biodiversity (Hanski & Hammond 1995; Beese & Bryant 1999; Werner & Raffa 2000; Brososke *et al.* 2001). However, in the case of the generalisation of multi-staged mixed forests which already present a variety of tree species and tree age classes, the possible adverse consequences of large scale homogenisation on forest mosaic characteristics beneficial for biodiversity are not clear. It is nonetheless reasonable to assume that if all forests share the same composition in tree species and age classes and are all characterised by relatively closed canopy conditions, this would lead to a lack of some important forest landscape features such as large gaps, young stands and even-aged stands, which are also known to be beneficial for forest-dwelling species (Hansen *et al.* 1995; Chipman & Johnson 2002; Ares *et al.* 2009). The lack of studies that address this issue with substantial evidence inspired us to try to shed some light on the potential effects of a generalisation of the group selection-cutting system on the availability of structural features that are important for the maintenance of biodiversity.

We focused our analysis on the differences between stand type structural diversity within the Vercors Mountain range in the French Alps. In this area, the heterogeneous mountain topography, physical constraints and management history until recently sustained a high diversification of silvicultural systems, which has created a complex mosaic of stand types. Today, because of a simplification of forest management practices, the forest landscape as a whole is becoming more and more homogeneous. This geographic area therefore provides a good opportunity to analyse the potential effects of a transition from a complex mosaic of stand types to the generalisation of a single silvicultural treatment and the possible subsequent impact on forest features important for biodiversity. The objective of this study was twofold. First, we classified stand types depending on their structural attributes that have direct links to biodiversity conservation. We used four indices to describe stand structure from a biodiversity point of view: tree species richness, heterogeneity in diameter classes, dead wood volume and basal area of large trees. Second, we carried out tests to see if a combination of different stand types brings more structural attributes beneficial for forest biodiversity than only one structurally-diversified stand type. Our results help determine the potential role of a mosaic of different forest stand structures in reaching multifunctional management goals, especially those which include biodiversity conservation in forest management planning.

1.2 Method

1.2.1 Study area

The Vercors Mountain range public forests cover nearly 70 000 hectares in the south of the Alpine Arch (Figure 1). In this area, forests have a relatively simple species composition as they are composed of only three timber tree species: European beech (*Fagus sylvatica*), Norway spruce (*Picea abies*) and silver fir (*Abies alba*), accompanied by several secondary broadleaved species such as sycamore (*Acer pseudoplatanus*) and Italian maple (*Acer opalus*), common whitebeam (*Sorbus aria*), European mountain ash (*Sorbus aucuparia*) and mountain pine (*Pinus uncinata*) at high elevation. These forests have been mostly shaped by the heterogeneous mountain topography and a long history of human intervention. During the 19th century, almost all the forests were intensively exploited for firewood, which favoured beech coppices. Since the early 20th century, they have been progressively converted into mixed high forests, sometimes through conifer plantation but often by natural regeneration of local coniferous species. Nowadays, almost all the forests regenerate naturally and they have become more diversified due to cutting strategies and topography. A mosaic of stands types with different tree sizes and varying species richness are now present. At low elevations (500 – 1100m), the forests are dominated by simple coppices or mixed coppice and high forest and are generally composed of broadleaved species and silver fir standards. At intermediate elevations (1100 – 1600 m), the study area contains the most productive forests in the Isère county, which are mainly composed of multi-staged, two-staged or high forests dominated by coniferous species or with a mix of beech and silver fir, accompanied by most of the secondary species. At high elevations (> 1600 m), forest structure tends to be more even-aged, with pure spruce or pure mountain pine forests. All these forests are currently being managed for timber production. Five main stand types can be distinguished, based on the number of distinct canopy strata: multi-staged forests (MSF: at least three distinct strata), two-staged forests (TSF: two dominant strata), high forests (HF: one dominant stratum), mixed coppice and high forests (MCF: coppice and one or more strata for high forest) and simple coppices (COP) (Figure 2). These stand types are the legacy of a diversity of management practices: COP were clear-cut, HF and TSF were managed as shelterwood or seed-tree systems, single-tree or group selection cutting occurred in MSF and finally, MCF result from the progressive retention of standards inside coppices which have been either selective cut or clear-cut. Nowadays, harvesting in all of these stands types is mainly selective to favour a more uneven-aged structure.

1.2.2 Sampling design

In our study site, 580 plots were set up by the National Forest Office (NFO) between 1995 and 2010 to provide dendrometric data from living trees and data on standing and downed dead wood. However, the plots were mainly located in protected areas and the resulting distribution of plots in space did not allow us to compare plot number between different stand types. We therefore complemented the original dataset by additional sampling during spring and summer 2010 in order to obtain an even distribution of plots among stand types and to deal with managed forest areas. Stand types and the location of sampling points were determined with a recent map of the Vercors Mountain range forest structures. To limit the potential effects of abiotic conditions on stand structural attributes, we scattered the plots in a way to capture most of the stand types' intrinsic variability, especially physical heterogeneity due to elevation and soil characteristics. The overall strategy was to limit over-sampling coppice-like stands on poor soils at low elevations and high-forest-like stands on deep soils at intermediate elevations.

We measured the dimensions (see description below for details) of both living and dead trees in 64 plots using a method adapted from Bruciamacchie (2005) to monitor protected forest areas, which is based on trees dimensions, species composition and micro-habitat inventory. We simplified the method so that we could calculate our four indices of stand structural diversity (see structural indices section for details) and also combined our data with field data from the NFO. In all, we used 126 plots.

The sampling method consisted in setting up different nested plot types where living trees, standing dead trees, downed dead trees and stumps were measured depending on their size (Figure 3). In the field, we used a GPS to locate each plot and checked that we were in the expected stand type through stand structure observation. Living trees, standing dead trees and stumps with a diameter between 7.5 and 30 cm were measured in fixed-area plots with a 10-m radius. Coarse woody debris, large standing dead trees and stumps ($\varnothing \geq 30$ cm) were sampled within fixed-area plots with a 20-m radius. Living trees with a diameter ≥ 30 cm were sampled with a fixed-angle sampling method. We used an angle of $3/100$ which meant that a tree was measured if its distance to the plot centre in meters was equal to or lower than $1/3$ of its diameter in centimetres. Finally, a line-intersect sampling method was used for fine woody debris ($7.5 \leq \varnothing < 30$ cm) (Marshall *et al.* 2000). Three transects 20 m long radiating out from the plot centre were materialised on the ground. The direction of the first transect was random, and the two others were determined so that they formed an angle of 120 and 240 degrees from the first. For each piece of fine woody debris intersected by a transect we measured the diameter at transect intersection and the angle of the pieces from the ground. For all living trees and standing dead trees, we took two perpendicular

measurements of the diameter at breast height. We also recorded tree species for living trees and height for standing dead trees. For coarse woody debris, we measured the length of each piece, one median diameter when the piece was less than 5 m long and three diameters (median and at the two ends) for pieces more than 5 meters long. Finally, for stumps, we measured two perpendicular diameters and both uphill and downhill heights.

1.2.3 Structural indices

We used four indices to describe stand structure: tree diameter heterogeneity, tree species richness, dead wood volume and large trees basal area. These are all widely used descriptors of forest structure and they have proven to be effective indirect biodiversity indicators (McElhinny *et al.* 2005). What is more, they also represent features that are directly affected by forest managers' decisions. We tested the indices' correlations with a Spearman rank test on the entire dataset and on each stand type independently. All correlation coefficients were lower than 0.50, showing limited redundancy in our case study.

a) Tree size heterogeneity

Heterogeneity in tree size is known to enhance forest biodiversity (Franklin *et al.* 1981; Rouvinen & Kuuluvainen 2005). We quantified this index with the diameter coefficient of variation (CVD). The coefficient of variation was calculated as:

$$CVD = 100 \frac{SD_d}{\mu_d}$$

where SD_d was the standard deviation of the diameter distribution and μ_d the mean diameter.

This normalised measurement of diameter values dispersed around their mean has been widely used to quantify stand structural complexity (Latham *et al.* 1998; Zingg *et al.* 2007). It is null when only one tree is measured or when all trees have the same diameter and increases with the increasing dispersion of diameter values around their mean.

b) Tree species richness

Trees species richness (SR) was quantified as the number of tree species measured in a plot. Tree species composition is a well known indicator of forest biodiversity as it affects forest flora and fauna species composition (Branquart & Liégeois 2005). It also influences micro-climate and soil chemical composition (Beatty 1984; Augusto *et al.* 2003). Thus, diversity in tree species creates micro-spatial heterogeneity in the environmental conditions that influence understory composition and might therefore be linked with high undergrowth diversity (Berger & Puettmann 2000; Barbier *et al.* 2008).

c) Dead wood volume

Dead wood volume (DWV, $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$) reflected the quantity of dead wood material whatever its origin. It represents total volume of standing dead trees, coarse ($\varnothing \geq 30 \text{ cm}$) and fine ($\varnothing < 30 \text{ cm}$) woody debris and stumps. Dead wood provides resources for conifer germination (Vorčák *et al.* 2006) and shelters, breeding sites and food reservoirs for many fauna species, including a wide range of saproxylic species (Franklin *et al.* 1981; Humphrey *et al.* 2004) (Siitonen 2001; Marage & Lemperière 2005; Juutinen *et al.* 2006). Volume of dead wood pieces was estimated differently according to their geometry. Standing dead trees, coarse woody debris and stumps were respectively assimilated to cones, cylinders and truncated cylinders. For coarse woody debris, we used the Newton volume formula for pieces more than 5 meters long and the Hubert formula for pieces less than 5 meters long (Rondeux 1999). For fine woody debris, volume for one hectare was directly estimated without assimilating the pieces to a specific geometric figure (Marshall *et al.* 2000).

d) Large trees basal area

Large trees are essential for cavity-nesting species including many birds, bats and small mammals (Ferris & Humphrey 1999; Fan *et al.* 2003; Branquart & Liégeois 2005). These trees also provide numerous micro-habitats for fungi and hoverfly species (Speight & Good 2003). We used the total large trees ($\varnothing \geq 45 \text{ cm}$) basal area ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) (LTBA) as a surrogate for the abundance of large trees.

We assumed that stands with the best value for forest biodiversity were characterised by: i) a high number of tree species, ii) a high heterogeneity in diameter, iii) a high dead wood volume and iv) a high basal area of large trees ($\varnothing \geq 45 \text{ cm}$).

1.2.4 Stand type comparison

We used R free software (version 2.11.1) for all our analyses. We used a two-stage bootstrapping methodology, as implemented for example in Fox (2002). We preferred this method over parametric approaches because we had difficulties finding statistical methods with adequate probability distributions; furthermore, in order to keep a clear link with variations on the original scale (cf. e.g. (McArdle & Anderson 2004)), we did not want to transform the data. We also preferred the bootstrap method over purely non-parametric approaches because it allowed us to estimate effect magnitude and was *a priori* less sensitive to heteroscedasticity and distributional problems than classical non-parametric methods (Zimmerman 2006). First, we used an ordinary non-parametric bootstrap to estimate the ten two-by-two differences of the most robust linear model coefficients of each stand type's effect on the selected structural index. Second, the bootstrap confidence interval of each bootstrapped estimates' difference was calculated through a bias-corrected accelerated percentile intervals bootstrap procedure (Di Ciccio & Romano 1988); function `boot.ci` in R); this

calculation was done for each confidence level between 0.001 and 0.999 by increments of 0.001. Then, for each two-by-two difference, we kept the lowest confidence level for which the 0 value was not in the confidence interval. The significance of the resulting p-values ($\alpha=0.05$) was then established using the Holm-Bonferroni correction for multiple hypotheses (Holm 1979).

We then characterised each stand type depending on the four index values. For a given index, we categorised the stands according to their ordered statistical differences, represented by six combinations of letters: “a”, “ab”, “b”, “abc”, “bc” and “c”, where “a” corresponded to the highest index value and was significantly different from “b” and from “c”, in decreasing order (Figure 4). Then, in order to organise the stands into a global hierarchy of structural diversity, we defined five classes based on the statistical categories obtained for the four indices. We gave the highest structural diversity value to the stand type with the most descriptors in category “a” or “ab” and the lowest level to the stand type with the most descriptors in category “c” or “bc”. An “a” or “ab” value compensate for a “b” or “bc” value and the level “abc” was considered as intermediate, like the “b” one. Then, we classified other stand types depending on their relative index categories (Table 1).

1.3 Results

Structural diversity differed both qualitatively and quantitatively among stand types as each one was characterised by a unique combination of index values. Each of the four descriptors also allowed us to distinguish at least three significantly different groups of stand types (Figure 4 and Table 1). MSF and TSF were close to each other as they differed significantly only on dead wood volume (Figure 4). These two stand types also had higher mean values of diameter heterogeneity (52.5 for MSF and 53.85 for TSF) and basal area of large trees ($6.0 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ for MSF and $6.6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ for TSF) than the other stand types. MSF also showed the highest values for dead wood volume (mean value = $21.6 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$). However, both MSF and TSF presented only medium values for tree species richness (respectively 3.54 and 3.63 species per plot), compared to MCF and COP (respectively 4.86 and 5.1 species per plot), which are both characterised by past intensive harvesting. MCF did have quite high diameter heterogeneity and therefore, for this index, did not significantly differ from MSF and TSF. HF had the lowest values for diameter heterogeneity (mean value = 34.74) and tree species richness (2.55 species per plot) of all the stand types. It was nonetheless characterised by quite high dead wood volume and large trees basal area. MCF and COP were very similar to each other; we did not find any significant statistical difference between these stands for the four indices used (Figure 4).

Thus, no one stand type showed systematically high or low values for all four descriptors and the indices varied in different ways from one stand type to another. Table 1 summarises descriptor levels by stand types, which were also classified according to their global structural diversity. Based on the

four indices, MSF was the most diverse stand from a structural point of view. Next, we found TSF, MCF and finally, HF and COP as the least diverse types (Table 1).

1.4 Discussion

In this paper, we aimed to compare the structural attributes of five stand types in the Vercors Mountain range in order to classify them according to their overall structural diversity and then to test if a combination of different stand types contributes more to the number of structural attributes beneficial for biodiversity than only one structurally-diversified stand type.

As generally expected, multi-staged stands locally appeared to be the most structurally diversified. However, they were very close to two-staged stands and they did not maximise all four indices, especially tree species richness. Thus, as supported by other authors, it seems that only one stand type, even with high structural diversity, cannot provide all the attributes necessary for forest biodiversity (Hansen *et al.* 1995; Beese & Bryant 1999; Werner & Raffa 2000). In our study area, the multi-staged stands are mainly managed with single-tree or small group selection harvesting. This type of management leaves only very small canopy openings and tends to increase canopy cover density that favours dominant shade-tolerant tree species such as silver fir and European beech. Hence, it seems that even though multi-staged stands appear to be a good local compromise for improving forest structural diversity, they still lack some important features such as young stands and partially opened canopies (Uotila & Kouki 2005; Ares *et al.* 2009). This may adversely affect multi-functionality, in particular large-scale forest biodiversity conservation. Other studies have also recognised that the generalisation of structurally diversified stands with closed canopy conditions may have an adverse effect on biodiversity at large spatial and temporal scales (Decocq *et al.* 2004).

Using our four descriptors, if we look at each stand type independently in our study area, multi-staged and two-staged stands have the highest potential for forest biodiversity conservation, while simple coppice and mature high forest stands do not provide enough suitable structural attributes (Table 1). However, these results should be interpreted with caution. Numerous studies have developed indices describing structural diversity, and have assumed a positive relationship between stand structural physiognomy and forest biodiversity (Lähde *et al.* 1999b; McElhinny *et al.* 2005). This strong assumption is justified by the higher likelihood of structural complexity (especially large old trees and dead wood quantity and diversity) in older, less managed forest mosaics (Siitonen *et al.* 2000; Franklin *et al.* 2002) than in intensively managed ones. However, although some trends have been found, we still do not know the precise magnitude of the effects of a variation in index values on biodiversity. A significant statistical disparity in indicator values does not necessarily mean a significant difference in forest species community. Numerous studies have explored the links between

structural diversity and forest taxa, especially for saproxylic species and dead wood, and have shown quantitative relationships between species richness or abundance and the amount of certain dead wood components (Martikainen *et al.* 2000; Bütler *et al.* 2004; Penttilä *et al.* 2004). For example, results from Martikainen *et al.* (2000) and Grove (2002) show a strong increase in the number of saproxylic beetle species from plots with no dead wood to plots with a volume of $30 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. In our study site, dead wood volume ranged from a mean of $5.9 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ for simple coppices to $21.6 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ in multi-staged stands, which would correspond to an increase of approximately 30 % in saproxylic species richness according to the results of the two aforementioned studies. But for the three other indices of stand structural diversity used in this study, too few existing studies quantify their co-variations with amount or abundance of forest species precisely enough to be able to estimate forest biodiversity variation between stand types.

Nonetheless, our results show that at least three stand types out of five had to be combined in a landscape mosaic to provide high forest structural diversity as defined by the four descriptors tested (Table 1). Different combinations of stands would be acceptable, as several indices were maximised by more than one stand type. Multi-staged, two-staged and, to a lesser extent, mixed coppice and high forest stands (MCF) provided high diameter heterogeneity through their multi-aged composition. MCF and simple coppice stands had the highest tree species richness: they were dominated by European beech species but also contained many light-demanding broadleaved species such as common whitebeam and European mountain ash. As expected from their diameter composition, the three other stand types contained similar high densities of large trees, with two-staged stands being the highest of all. Finally, multi-staged (MSF) and high forest (HF) stands presented the highest dead wood volume. As we found no strong correlations between dead wood volume and density of large trees for these two stand types (coefficient of Spearman rank test = 0.12 for multi-staged stands and 0.27 for high forest stands), the high dead wood volume may be explained by large amounts of small woody debris and harvesting remnants not necessarily originating from large trees. Surprisingly, two-staged stands (TSF) had a lower value than MSF and HF stands for dead wood volume and did not differ significantly from simple coppice and MCF stands (Figure 4). Historically, the TSF and HF stands were managed in a similar way and today, TSF stands are managed in selective-cutting systems, like MSF stands. We therefore expected a dead wood volume closer to those of these two other stand types. This result could be explained by the particular structure of the two-staged stands with a long time history of sparse dominant stratum combined with low basal area of large-diameter trees with a denser sub-stratum of smaller trees. This particular structural characteristic has certainly resulted in lower harvest intensity in those stands as compared to MSF, HF and MCF stands, leading to low volume of exploitation remnants.

Furthermore, the long term low density in the dominant layer may have implied that tree mortality due to competition was naturally reduced, which also contributed to a lower dead wood volume.

In our study area, two combinations of stands could be considered to maximise structural diversity in the forest landscape. The first combination contains multi-staged (MSF), two-staged (TSF) and mixed coppice and high forest (MCF) stands. It is characterised by high diameter diversity and high dead wood volume in MSF stands, high diameter heterogeneity and high large trees basal area in TSF stands and high tree species richness in MCF stands. The second combination resembles the first one except that MCF stands are replaced by simple coppice stands, which also bring high tree species richness. Other combinations such as i) high forest (HF) and MCF stands, ii) coppice, HF and TSF stands and iii) coppice, HF and MSF stands, could also be good compromises. Several other studies have shown that a diversity of stand types can shelter more species, in particular for understory vegetation, small mammals, ground-occurring beetles and wintering birds (Haveri & Carey 2000; Werner & Raffa 2000; Carey 2001b; Chávez & Macdonald 2010). It has been found that shelterwood systems (the same system as for high forests and two-staged forests in our study site) and mixed coppice and high forest stands seem to have higher understory plant diversity than old-growth and single-tree selection systems (Beese & Bryant 1999; Battles *et al.* 2001). Conversely, birds and plants typical of late successional stands seem to prefer multi-staged, selectively-harvested stands (Willson 1974). Broszofske *et al.* (2001) and Chávez & Macdonald (2010) also showed that understory vegetation composition differs among stand types with varying overstory composition. In addition, it is well known that a heterogeneous landscape with patches of varying shapes, sizes and compositions favours biodiversity conservation and that the spatial characteristics of the habitat mosaic affects species diversity and forest dynamics both in pristine and managed forests (Freemark & Merriam 1986; Thompson 1993; Kouki *et al.* 2001; Schindler *et al.* 2009). Furthermore, a heterogeneous forest landscape could support other functions, such as a diversity of woody resources (e.g. firewood in coppice-like forests and timber in other stand types) and non-woody products as well as a diversified landscape, with more aesthetic value for forest users.

In our mountainous study area, such a complex spatial mosaic is still present but risks being overwhelmed by uneven-aged structures in the forest landscape as a whole. High forest, two-staged and mixed coppice and high forest stands are currently being converted into multi-staged stands and simple coppices are being transformed into high forest and multi-staged stands. In the medium term, we should therefore expect a decrease in two-staged and coppice-like stands, leading to a simplification of the forest landscape mosaic. This trend therefore leads us to question the relevance of continuing forest structure homogenisation at the landscape scale despite the risk of a decrease in tree species richness and high density of large trees, at a large scale. A similar discussion already existed back in the nineties in Nordic countries where a management shift led to an important

homogenisation of forest diameter distribution in the whole of the forest landscape (Kouki 1994; Esseen *et al.* 1997; Löfman & Kouki 2001). These changes in structure and tree species composition of forest stands were identified as main drivers directly linked to an increase in number of endangered forest-dwelling species (Hanski & Hammond 1995; Esseen *et al.* 1997; Vellak & Ingerpuu 2005). In this particular case, general management shifted from uneven-aged to even-aged forest stands, but still provides evidence in terms of forest landscape homogenisation effects (Luque *et al.* 2004; Löfman 2006).

In order to investigate this issue further, other approaches could be used to study the variation of structural indicators among different forest stand types. Firstly, an approach involving not only the estimated mean values of each stand type but also their variance would be useful, in particular if we need to define the percentage of a landscape above a given threshold value for each indicator. Secondly, we could go one step further by simulating explicit landscapes based on our data and studying the impact of different scenarios that could also include cost functions (Juutinen *et al.* 2008).

Finally, to better integrate biodiversity considerations into forest management planning, more research is needed to explore the effects of management practices on biodiversity. These impacts are often studied through indirect biodiversity indicators based on stand structural diversity and more efforts are needed to quantify the co-variation between index values and biodiversity. In particular, studies focussing on the magnitude of the effects (c.f. e.g. (Barbier *et al.* 2009)) instead of simply testing significant statistical differences among indicator values are necessary.

1.5 Conclusion

Our results bring some insights into the complex issue of ecological and multifunctional forest management. The original history and physical constraints of the study area provided a good opportunity to analyse the potential effects of a transition from a complex mosaic of stand types to the generalisation of only one structurally-diversified stand type that creates homogeneous characteristics when the forest mosaic is taken as a whole. This forest landscape “standardisation” is an important issue for biodiversity conservation. Our study illustrates the case of the generalisation of mixed uneven-aged stands, which is a characteristic of the French Alps, and studies in Nordic European countries have also shown a homogenisation effect with the spread of even-aged management that has led to a strong decrease in forest biodiversity. These two examples suggest that whatever management practice is chosen, its application at large scales is likely to lead to forest structure homogenisation at the landscape scale with consequences for forest-dwelling species. We thus make an attempt to add supporting evidence with this example from the Alps in order to root

Bunnell's (1999) advice oriented to forest managers concerned by biodiversity related principles: "In particular, be wary of any rule, policy or guideline that prescribes the same thing everywhere". In this sense, our results underline complementarities between some stand types' attributes, which point out the interest of diversifying silvicultural treatments at the forest landscape scale for biodiversity conservation purposes. Managing for a structurally diverse mosaic of stands in space therefore seems to be a good line of action which combines economic efficiency and forest biodiversity values; however, we should proceed with care to avoid prescribing yet again "the same thing everywhere".

1.6 Acknowledgments

This work was financially supported by funds from the FORGECO project (ANR-09-STRA-02-01). The map of forest stand structure was provided by the National Forest Office and we thank all the local forest managers who contributed to the field work preparation. Several people assisted in the field and this research could not have been done without their help. We especially thank Eric Mermin, Marc Fuhr, Gilles Favier, Pascal Tardif, Sophie Labonne, Romain Verger, David Thomasset and Jonathan Charles. We also thank Vicki Moore for reviewing the English in this paper.

1.7 Tables

Table 1-a1. Stand types categorisation based on significant differences in index values and resulting structural diversity level. Letters represent significant statistical differences in index values where “a” represents the stand with the highest index value, “b” is an intermediate value and “c” corresponds to the lowest index value. In gray, the cases with highest index values.

Stand type	Descriptors of forest structure diversity				Summary
	Diameter heterogeneity	Dead wood volume	Tree species richness	Large trees basal area	Structural diversity
	CVD	DWV	SR	LTBA	
Multi-staged forest (MSF)	a	a	b	a	High
Two-staged forest (TSF)	a	bc	b	ab	Quite high
High forest (HF)	c	ab	c	abc	Quite low
Mixed coppice and high forest (MCF)	ab	bc	a	bc	Medium
Coppice (COP)	b	c	a	c	Quite low

1.8 Figures

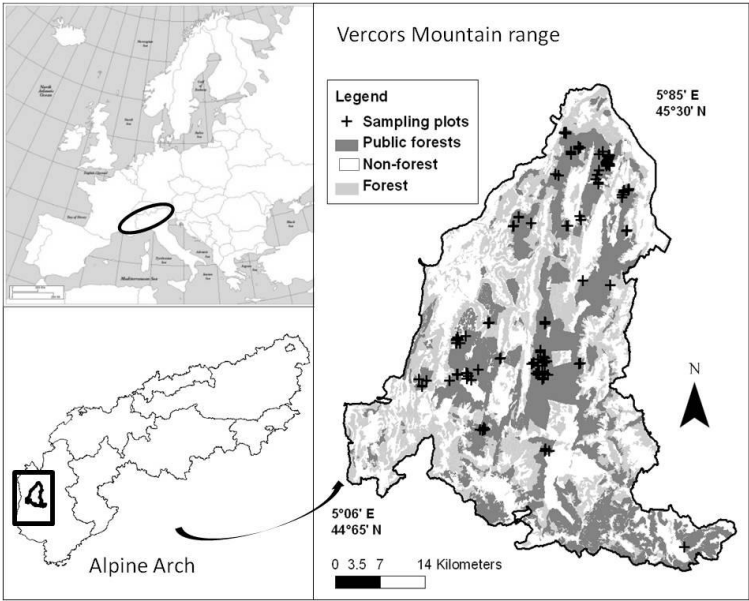


Figure 1-al. Study area localisation

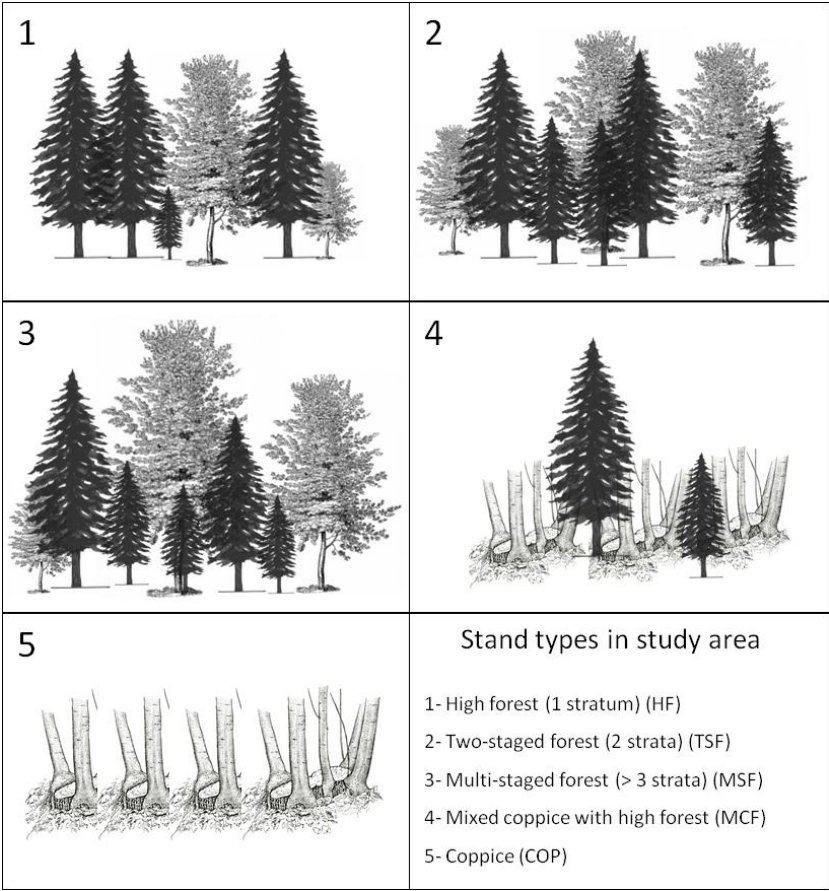


Figure 2-al. Main stand types present in the study area

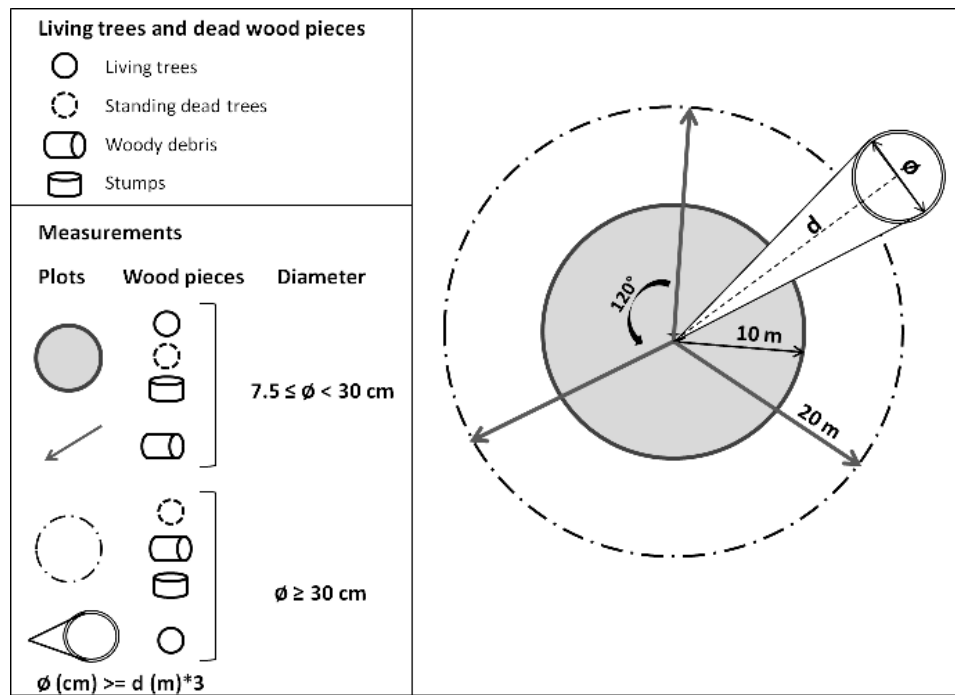


Figure 3-al. Sampling nested plots and measurements by plot types

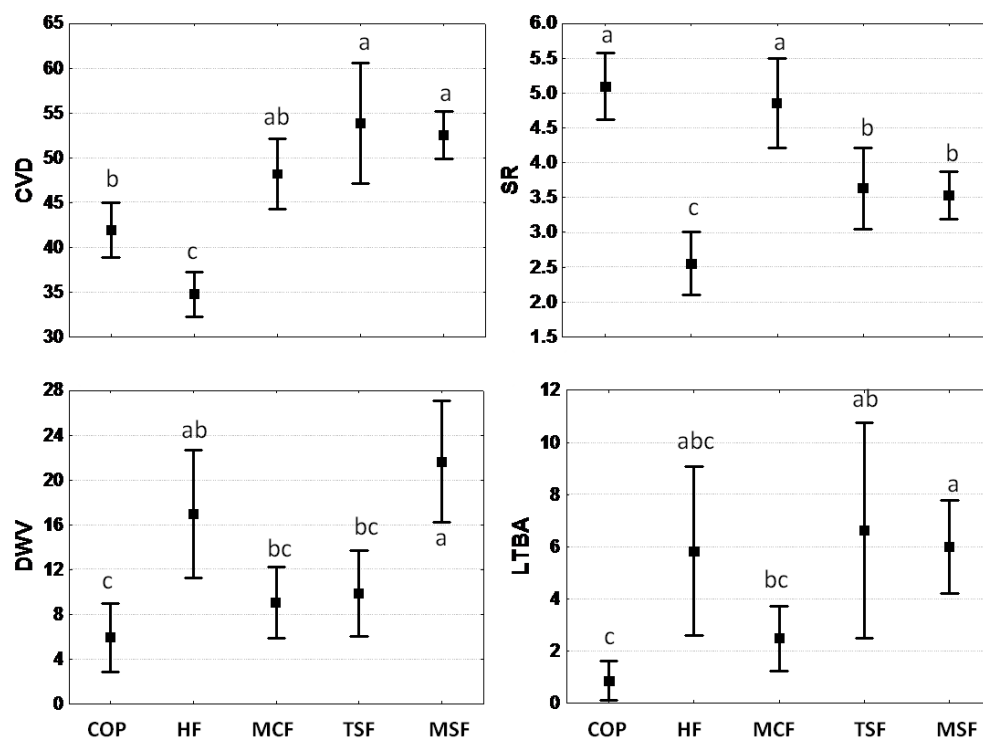


Figure 4-al. Mean values and 95% confidence intervals for the four indices of stand structural diversity, by stand types. Letters represent significant differences according to Tuckey post-hoc test for multiple comparisons.

2 Article II - A multi-scale approach to forest landscape spatial heterogeneity evaluation: Towards a rapid assessment method for species biodiversity monitoring

Mathilde REDON¹, Marc FUHR¹, Sandra LUQUE¹ & Thomas CORDONNIER¹

¹ Irstea, UR EMGR, 2 rue de la Papeterie, BP 76, 38402 Saint-Martin-d'Hères Cedex, France

Paper status

In prep.

Short title

Assessment of species biodiversity in forest landscapes

Abstract

Despite worldwide efforts to improve sustainable management of natural resources, forest biodiversity is still threatened. The failure of most conservation strategies seems mostly due to a lack of knowledge on the spatially explicit distribution of high biodiversity value areas, which is necessary for conservation planners and foresters for efficient location of conservation priorities. Within this context, we developed a Potential Species Biodiversity index (PSB index) based on spatially explicit multi-scale analysis of forest heterogeneity at the landscape level. The index was computed in heterogeneous mountain forests of the Vercors Mountain range as an example. It encompasses three scales of analysis: i) local scale (within forest stands structural complexity); ii) intermediate scale (diversity and spatial arrangement of patches in management units) and iii) large scale (diversity and spatial arrangement of patches for the whole forest). Heterogeneity at each scale is assumed to reflect a subset of habitat diversity related to a given species biodiversity. The analysis across scales gives a holistic view of forest biodiversity for the study area. This index provides a surrogate to biodiversity value and is presented as a practical tool for conservation. Comparison of the PSB index distribution within *versus* outside the study area protected network indicates that the approach could support protected area efficiency evaluation. Other applications of the PSB index in biodiversity conservation and forest management related fields are also discussed.

Key words

Potential biodiversity, biodiversity indicators, protected areas, spatially-explicit assessment, forest heterogeneity

Résumé en français

Malgré des efforts internationaux en faveur de la gestion durable des ressources naturelles, la biodiversité forestière est toujours menacée. L'échec de la plupart des stratégies de conservation semble principalement lié à un manque de connaissances sur la localisation géographique des zones à fort enjeu de biodiversité, qui est nécessaire pour cibler les efforts de conservation. Dans ce contexte, nous développons un Indice de Biodiversité Spécifique Potentielle (IBSP) basé sur l'analyse de l'hétérogénéité de la mosaïque forestière à différentes échelles. L'IBSP a été calculé à titre d'exemple dans des forêts hétérogènes du massif du Vercors (Alpes françaises). Il comprend trois échelles d'analyse : 1/ échelle locale (complexité structurale des peuplements), 2/ échelle intermédiaire (diversité et agencement spatiale des patchs à l'échelle des parcelles forestières) et 3/ grande échelle (diversité et agencement spatiale des patchs à l'échelle des forêts aménagées). L'hétérogénéité mesurée à chaque échelle reflète une partie de la diversité des habitats, qui peut être reliée à un sous-ensemble de la biodiversité forestière. L'analyse de l'hétérogénéité à différentes échelles permet d'obtenir une vision d'ensemble de la diversité totale en espèces forestières présentes dans la zone d'étude. L'indice permet d'évaluer indirectement l'état de la biodiversité forestière et peut être utilisé comme un outil opérationnel pour la conservation. La comparaison de la distribution de l'indice entre l'intérieur et l'extérieur du réseau de protection de la zone d'étude indique que l'approche peut être utilisée comme support d'évaluation de l'efficacité des espaces protégés pour la conservation d'un bon potentiel de biodiversité forestière. Nous discutons également d'autres applications possibles de l'indice dans le cadre de la conservation et de la gestion forestière.

Mots clés

Biodiversité potentielle, indicateurs de biodiversité, espaces protégés, diagnostic spatialisé, hétérogénéité forestière

2.1 Introduction

Despite worldwide efforts to improve sustainable management of natural resources, it is widely recognised that biodiversity loss still goes on at a high rate (Chapin *et al.* 2000; MEA 2005). Forest ecosystems are among the most affected by land use changes through original forests fragmentation and artificialisation (Hanski 2005). The failure of most conservation efforts seems mostly due to a lack of knowledge on the spatial distribution of species and high biodiversity values areas, which is necessary for efficient location of conservation priorities (Fleishman *et al.* 2001; Fangliang & Condit 2007). This goal could be achieved by using large-scale species inventories. However, species surveys are time consuming, costly and many species are actually difficult to census (e.g. nocturnal, discreet, cryptic species), which limits inventories efficiency (Ewers *et al.* 2005). Naturalist data are then still rare and often composed of non-random observations in space and time with inaccurate location precision (Polasky *et al.* 2000; Wilson *et al.* 2005). New approaches are therefore needed to overcome this issue and to broaden the scale of analysis in order to provide overall biodiversity assessments at large scales.

Several general patterns or assumptions in forest and landscape ecology appear to be useful to support the development of this kind of large scale approaches.

First, one of the basic assumptions is that there is a positive relationship between spatial heterogeneity and species richness at different spatial scales (Tews *et al.* 2004; Storch *et al.* 2007; Lundholm 2009; Costanza *et al.* 2011). This assumption is related to niche theory that links the fitness of individuals to their environment (Grinnell 1917; Tamme *et al.* 2010). It states that each species is adapted to a particular set of abiotic conditions and biotic interactions which determine long-term persistence of populations. The number of species that can coexist in an environment therefore depends on the amount and the variety of resources available and on the way species compete for these resources (Hutchinson 1957; Fraser 1998; Polechová & Storch 2008). Thus, it is generally expected that heterogeneous landscapes allow more species to cohabit than homogeneous ones (Rosenzweig 1995; Duelli 1997). The relationships between species richness and landscape heterogeneity have been largely investigated and numerous studies have highlighted positive relationships between different aspects of spatial heterogeneity and species richness of plants (Skov 1997; Burnett *et al.* 1998; Pausas *et al.* 2003; Costanza *et al.* 2011) and vertebrates (Kerr & Packer 1997; Fraser 1998; Hagan & Meehan 2002; Mac Faden & Capen 2002).

Second, a multi-scale analysis of spatial heterogeneity appears necessary to address biodiversity issues in landscapes. According to the hierarchy theory, landscapes can be viewed as nested mosaics of patches where one patch at a given level in the hierarchy corresponds to a mosaic of patches at

the lower level (Baskent, 1995; (O'Neill *et al.* 1986; Wu 1999). It results that each level in the hierarchy is characterised by its own level of spatial mosaic heterogeneity which can be related to a given level of species richness. In addition, species exploit in different ways resources located at different spatial scales, some species being dependent on multi-scale factors to achieve all their vital activities (Noss 1987; Hagan & Meehan 2002; Store & Jokimäki 2003; Purtauf *et al.* 2005). For instance, generalist and predator species, which respectively depend on a range of habitats or a range of prey resources, are particularly dependent on landscape composition and structure at different spatial scales (Holt 1997).

Based on these two main patterns relating landscape heterogeneity to species biodiversity, an increasing number of studies have developed indirect biodiversity assessment methods with the support of geographic information systems technologies (Burnett *et al.* 1998; Debinski *et al.* 1999). The majority of these studies show that remotely-sensed data are effective to predict potential biodiversity at large-scales (Nøhr & Jørgensen 1997; Kerr *et al.* 2001). However, they often limit heterogeneity analysis to only one spatial scale or focus on one or few taxonomic group and are mainly conducted in agricultural landscapes (Duelli 1997; Fleishman *et al.* 2001; Luoto *et al.* 2002; Ewers *et al.* 2005). Studies interested in global species biodiversity assessment based on explicit multi-scale analysis of landscape heterogeneity appear to be scarce, in particular in forest ecosystems.

In this study, we develop an index of Potential Species Biodiversity (PSB) based on explicit multi-scale analysis of heterogeneity in forest landscapes, in order to produce a spatially explicit assessment of potential forest biodiversity at multiple spatial scales. The method is based on the general assumption that there is a positive relationship between forest landscape heterogeneity at different spatial scales and species biodiversity. The index is built with a hierarchical structure involving three main scales of analysis: i) local scale (within forest stands), ii) intermediate scale (groups of forest stands: management units) and iii) large scale (whole forests). Heterogeneity at each scale is assumed to reflect a subset of habitat diversity related to a given species biodiversity. The analysis across scales gives a holistic view of forest biodiversity for the study area.

At the local scale, forest heterogeneity was represented by forest stands structural complexity, which mainly depends on local environmental conditions and silvicultural practices. At intermediate and large scales, spatial heterogeneity was quantified with five criteria: two criteria reflected “natural” heterogeneity resulting from environmental gradients, and the three others described “anthropogenic” heterogeneity, due to forest management practices.

In order to illustrate our approach, the index was computed in heterogeneous mountain forest landscapes in the French Alps. In this study area, we were interested in analysing how the potential

species biodiversity index was distributed in space and how it varied across spatial scales. We also present an example of application of the index by investigating how it is distributed within *versus* outside the study area protected area network; we especially expected that index values will be higher within than outside the network. Results allow discussing the way this method could be used for protected area efficiency evaluation. We finally open perspectives on other possible applications of the method in conservation and management related fields.

2.2 Method

2.2.1 Case study area

The method was implemented in the Vercors Mountain range, south of the Alpine Arch (Figure 1). This area is characterised by heterogeneous mountain topography with a wide diversification of natural and semi-natural habitats. It encompasses an important network of protected areas which include several protection statuses such as Natura 2000 areas, Integral Biological Reserves (IBRs) and the biggest French natural reserve (17 000 ha).

Forests cover nearly 700 km² and are dominated by European beech (*Fagus sylvatica*), mixed beech-silver fir (*Abies alba*) and Norway spruce (*Picea abies*), often accompanied by sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*), Italian maple (*Acer opalus*), common whitebeam (*Sorbus aria*), European mountain ash (*Sorbus aucuparia*) and, at high elevation, mountain pine (*Pinus uncinata*). Simple coppices or a mix of coppice and high forest with silver fir standards are generally encountered at low elevations (500 – 1100m). At intermediate elevations (1100 – 1600 m), the study area contains very productive forests, mainly composed of multi-staged, two-staged or high forests dominated by coniferous species or mixed beech-silver fir. At high elevations (> 1600 m), forest structure tends to be more even-aged, with pure Norway spruce or mountain pine forests.

Forests are divided into 55 % of public forests (State and municipalities forests) and 45 % of private forests. We focussed our analysis on public forests that are mainly managed for timber production. These forests are composed of contiguous areas or dispersed groups of management units and encompass a wide range of sizes: 0.07 to more than 30 km². Current management practices focus on single-tree or group selection cutting which contribute to improve forest structure heterogeneity at the local scale. Each forest is divided in management units covering 0.2 km² in average and which generally encompass a diversity of forest habitats and stand types: up to six different stand types and up to seven forest habitats can be present in a single management unit area.

2.2.2 At the local scale: stands structural complexity

We first created a vector map of stand types using maps of stand structures from the National Forest Office (NFO) and Infra-red aerial photographs from the National Geographic Institute (2006). We distinguished seven stand types according to the number of distinct canopy strata and their stage of development: 1/ multi-staged forests (at least three distinct strata), 2/ two-staged forests (two dominant strata), 3/ high forests (one dominant stratum), 4/ mixed coppice and high forests (coppice and one or more strata for high forest), 5/ simple coppice, 6/ young stands (quadratic diameter < 20 cm², any number of strata) and 7/ young plantations (one stratum; quadratic diameter < 20 cm²).

Then, we ranked the seven different stand types along a stand structural complexity gradient using methodology presented in appendix 1, from 1 for the least complex stand to 7 for the most complex one (see Table A appendix 1 for details). The ranking was based on descriptors of forest structure which are recognised as effective indirect biodiversity indicators (Franklin *et al.* 1981; Buongiorno *et al.* 1994; Siitonen *et al.* 2000; Branquart & Liégeois 2005; Rouvinen & Kuuluvainen 2005; McElhinny *et al.* 2006) : coefficient of variation of tree diameter, tree species richness (number of species), dead wood volume (m³/ha; including stumps, fine (7.5 < ϕ < 30 cm) and coarse (ϕ > 30 cm) woody debris as well as standing dead woods) and large trees (ϕ $\geq$ 45 cm) basal area (m²/ha). Dendrometric data came from 175 inventory plots recorded between 1995 and 2010 by NFO and our research centre.

2.2.3 At intermediate and large scales: forest spatial heterogeneity

a) Data sources

Analysis of forest landscape heterogeneity was based on two 10 m resolution input raster datasets, reflecting the two main drivers of forests physiognomy in the study area: forest stand types (surrogate for forest management practices) and natural and semi-natural forest habitats (surrogate for environmental gradients) (Figure 2).

The first raster was produced by rasterisation of the stand types' vector map from which we created a 10 m resolution raster dataset with eight patch classes: one for each of the seven stand types and a non-forest class (Figure 3a). Each of the eight classes was also related to a level of structural complexity, corresponding to the ranks defined by the analysis at the local scale (from 0 for open areas to 7 for multi-staged forests).

The second raster was produced by classification of SPOT images (2004-2005, 2009) performed with remote sensing tools in Erdas Imagine and ArcGIS 9.3 softwares (see Breton (2011) for details). This raster dataset was classified according to level 2 Corine Biotope European topology, which

resulted in 10 habitats classes: European beech and beech-silver fir forests (41.1 and 43.1), Norway spruce forests (42.2), silver fir forests (42.1), mixed ravine and slope forests (41.4), thermophilous oak woods (41.7), mountain pine forests (42.4), Scots pine (*Pinus sylvestris*) forests (42.5), stream European ash (*Fraxinus excelsior*) woods (44.3) and non-forest areas (Figure 3b).

b) Selected criteria and related indices

We used five criteria to quantify forest spatial heterogeneity at intermediate (management units) and large (public forests) scales. Two criteria were based on the forest habitats' raster dataset, analysed at two different classification levels: spatial heterogeneity of forest habitats (full 10-class typology) and diversity of forest types (classification aggregated at a four-class level: coniferous, broadleaved, mixed and non-forest lands). The three other criteria, spatial heterogeneity of stand types, average stand structural complexity and spatial complementarities of stands structures were based on the stand types' raster dataset (Figure 2).

In order to compute the five criteria at the two spatial scales, we clipped the two raster datasets in a way to obtain one independent raster for each management unit and for each forest of the study area. In all, we obtained 2171 management units raster and 67 forests raster.

- Spatial heterogeneity of forest habitats and stand types (HFH and HST)

In forest landscapes, many studies have demonstrated that heterogeneity of stand types and of forest habitats are necessary to maintain high forest-dwelling species diversity (Freemark & Merriam 1986; Noss 1987; Beese & Bryant 1999; Werner & Raffa 2000). For instance, the diversity, area and continuity of forest habitats could reflect amount, diversity and accessibility of resources available for species and are critical for their coexistence (Enoksson *et al.* 1995; Ribe *et al.* 1998; Mazerolle & Villard 1999; Lichstein *et al.* 2002; Macdonald & Fenniak 2007). A wide literature survey was performed in order to carefully choose indices that have been clearly related to intra-forest mosaic characteristics which are critical to maintain forest biodiversity.

We finally selected four metrics in order to evaluate the two spatial heterogeneity criteria. These metrics were computed respectively on the forest habitats and the stand types' raster maps: area-weighted median patch size (AREA_WMD), patch richness (PR), patch equitability (SIEI), and patch continuity (MESH).

We used Fragstats 3.3 (McGarical *et al.* 2002) for metrics calculations (details on mathematical formula and interpretation are provided in Table 1).

When the four indices were computed, we evaluated HFH and HST criteria at intermediate and large scales in two steps. First, we rescaled the four index values between 0 and 1 to make them

commensurable (Phua & Minowa 2005). Then, we added the four metrics values. In the study area, forest habitats heterogeneity varied between 0 and 2.20 at intermediate scale and between 0.1 and 2.33 at large scale. Stand types heterogeneity varied between 0 and 2.72 for the intermediate scale and between 0.2 and 1.93 at large scales.

- *Diversity of forest types (DFT)*

A mosaic of coniferous, broadleaved and mixed stands is generally assumed to create spatial heterogeneity of environmental conditions with positive effects on forest-dwelling biodiversity in the forest landscape mosaic, in particular for understory vegetation and forest-dwelling birds (Saetre *et al.* 1997; Hobson *et al.* 2000; Macdonald & Fenniak 2007; Kati *et al.* 2009; Chávez & Macdonald 2010). DFT was evaluated with the Shannon diversity index (Table 1); it varied between 0 and 1.1 in our study area.

- *Average stands structural complexity (ASSC)*

A high heterogeneity of structural components is linked to the diversification of habitats and resources for species, playing a key role in maintaining forest-dwelling biodiversity (Willson 1974; Bazzaz 1975; Lähde *et al.* 1999b; Martikainen *et al.* 2000; Rouvinen & Kuuluvainen 2005; Psyllakis & Gillingham 2009). ASSC was evaluated using the area-weighted sum of stand structural complexity (AWSC) which was based on the structural complexity ranks of the stand types present in a given landscape area (management unit or public forest) (Table 1). It varied between 0 and 7 in the Vercors mountain range.

- *Stand complementarities of stand structures (SCS)*

SCS reflected the diversity of stand structural attributes which were represented by adjacent stand types in a given landscape area (management unit or public forest). It was a categorical criterion which varied between 1 and 4: it was equal to 1 when the landscape area encompassed only one stand type (with either a complex structure or not) or when the landscape area contained several stand types but which are all characterised by the same configuration of structural attributes (e.g. all with a high tree species richness and low values for the three other structural attributes). Then, it was maximal when the landscape encompassed at least four different stand types (generally of different complexity levels) which all together brought high values for the four structural attributes, at the scale of the considered landscape area. Thus, although ASSC could be very high when the landscape area was dominated by only one diversified stand type, several structurally different stands had to be simultaneously present for high SCS value. These two criteria should therefore be high to maximise stand structural complexity and diversity.

c) Computation of the Potential Species Biodiversity Index (PSB index)

We chose to add the five criteria values, as done by Moravčík *et al.* (2010) and McCleary & Mowat (2002), in similar cases. The PSB index was thus calculated as:

$$PSB = \sum HFHi + HSTi + DFTi + ASSCi + SCSi$$

Where HFH, HST, DFT, ASSC and SCS are the criteria values of the landscape area i (management unit or public forest). The criteria are given without any transformations of their measurement units.

We chose not to weight the indices or the criteria because we didn't find empirical or experimental support allowing us to determine their relative importance for biodiversity. However, if implemented in other study areas, the index could be calculated with weights if related information is available. We also supposed that as all criteria were expected to have a positive effect on total species richness, a low value for one criterion could be balanced by a high value in another criterion.

The PSB index was then mapped with ArcGIS 9.3 at intermediate and large spatial scales. We used a colour range to point out areas with higher potential species richness (Figure 4).

d) Analysis of PSB distribution in protected areas

We were then interested in testing an application of the index by investigating the PSB index distribution within versus outside the protected area network of the study area. We first defined five classes of increasing PSB index values: "low", "quite low", "medium", "quite high" and "high", with the same number of observations in each class. The index map was then overlapped with a map of protected areas (Figure 5). We chose to analyse PSB index distribution in three different protection statuses with different conservation goals and protection levels: Natura 2000 areas (the less strict), natural reserve area and integral biological reserves (the stricter).

We first calculated the proportion of each index class within and outside whole protected area network and then, within and outside each of the three protection statuses separately. We finally compared within versus outside results in order to detect trends in potential biodiversity distribution in these networks.

2.3 Results

2.3.1 PSB distribution and variation between scales

In the study area, PSB index values varied between 2.39 and 16.10 at intermediate scale and between 7.88 and 15.34 at large scale. Management units with similar PSB levels were strongly interspersed in the whole of the study area (Figure 4). We noticed that PSB was generally lower in western forests dominated by European beech coppices, as well as in other parts of the study area

dominated by sparse forests or open areas. However, in all other areas more favourable for forest growth, we found no specific trends.

The comparison of PSB values at large and intermediate scales also showed that for a given forest, index value was generally higher than the average PSB values of the corresponding management units (e.g. respective values for the Lente forest were 14.94 at large scale and 12.16 (+/- 1.43) at intermediate scale and for Autrans forest 15.34 at large scale and 12.25 (+/- 1.80) at intermediate scale). It also appeared that the same level of PSB at large scale could be linked to varying situations at intermediate scale, resulting from different combinations of criteria values. For instance, high PSB values at large scale could be due: i) to a majority of highly heterogeneous management units (high values for most of the criteria in all corresponding units), ii) to management units encompassing a wide range of PSB values and contrasted criteria values or iii) to management units with globally low PSB values but which are differently homogeneous (different criteria with very low values among management units) (Figure 4).

2.3.2 PSB distribution in protected areas

The study area encompassed 31.9 % of protected areas (13626.3 ha) and 68.1 % of non-protected areas (31768.3 ha). The protected area network encompassed a higher proportion of areas with high and low PSB levels and fewer areas with medium and quite low PSB index levels than non-protected areas. The most striking differences were for high and medium index levels (Figure 6).

Analysis of PSB levels distribution within each protection status showed that Integral Biological Reserves (IBRs) encompassed proportionally more areas with high (about three times more) and quite high PSB levels than the two other statuses (Natura 2000 areas and the natural reserve) and non-protected areas. IBRs were also characterised by no areas with low PSB level. On the contrary, Natura 2000 areas and the natural reserve encompassed the biggest proportion of low PSB areas. These two statuses also contained a slightly higher proportion of areas with high PSB levels than non-protected areas, but they encompassed comparatively smaller proportions for the three other PSB categories (Figure 6).

Analysis at the criteria level showed that only two criteria were higher within versus outside the protected area network: the spatial heterogeneity of forest habitats (HFH) and the diversity of forest types (DFT) (respective mean values were 1.21 (+/- 0.31) versus 1.11 (+/- 0.32) for HFH and 0.60 (+/- 0.30) versus 0.51 (+/- 0.031) for DFT). The IBRs were characterised by higher values than non-protected areas for four criteria and for the PSB index, with particularly large differences for HFH and DFT. The fifth criterion, the spatial heterogeneity of stand types (HST) was however slightly lower in the IBRs (Table 2).

Comparatively, there were fewer differences between protected and non-protected areas in the case of natural reserve and Natura 2000 network. In the natural reserve, the PSB index was slightly lower than in non-protected areas. Three criteria, DFT, SCS, and HST also had lower average values in the reserve area while ASSC mean value was similar to non-protected areas. HFH was the only criteria which was higher in the natural reserve (Table 2). Then, the Natura 2000 network was characterised by a higher mean PSB value than non-protected areas, resulting from varying situations among criteria: mean ASSC was slightly lower while HFH and SCS were higher within than outside the network. The two other criteria, HST and DFT were almost similar in Natura 2000 and non-protected areas (Table 2).

2.4 Discussion

In this study, we developed an original approach for large scale species biodiversity assessment in heterogeneous forest landscapes which is based on explicit multi-scale analysis of forest landscape heterogeneity.

2.4.1 On the relationships between spatial heterogeneity and species biodiversity

The approach implemented is based on the general assumption that there is a positive relationship between species biodiversity and landscape heterogeneity at different spatial scales. This relationship has been largely demonstrated in theoretical works and supported by many quantitative studies (Freemark & Merriam 1986; Thompson 1993; Skov 1997; Bélisle & Desrochers 2002; Costanza *et al.* 2011). However, several studies have also highlighted neutral or negative effects of increasing landscape heterogeneity on species richness, depending on the measures used to quantify heterogeneity, the taxonomic group considered (Wilson 2000) or the scale of analysis (Steiner & Köhler 2003; Dufour *et al.* 2006; Tamme *et al.* 2010). At a given scale, increasing spatial heterogeneity can reflect an increase in patch number and in patch types diversity but can also lead to the decrease of patches size and strengthen isolation of original habitat patches, with negative consequences for specialist species (Palmer 1992; Mladenoff *et al.* 1993; Bender *et al.* 1998; Fahrig 2003; Dufour *et al.* 2006; Devictor *et al.* 2008). These negative effects especially appear when spatial heterogeneity is so high that it can be perceived as high at small spatial scales (e.g. within plant communities...) or when one habitat patches are strongly isolated and scarce in a given landscape (Palmer 1992; Tamme *et al.* 2010). It therefore appears that, generally, increasing heterogeneity benefits species biodiversity, but caution is needed in highly heterogeneous landscapes and for species which are highly specialised for a given habitat type or a given resource. As specific species needs cannot be taken into account in indirect assessment approaches like the PSB index, we suggest

including metrics reflecting patch area (as AREA_WMD for the PSB index) and patch number by patch type as heterogeneity indices in order to limit over-evaluation of areas which are highly fragmented. These metrics could eventually be weighted higher than other criteria if related information is available.

The varied trends recently discovered in the relationships between spatial heterogeneity and species richness also point out that these relationships are certainly more complex than generally expected and should be investigated in more details before being widely used as supports for large-scale biodiversity assessment. Research efforts are especially needed for still poorly known taxa such as invertebrates or amphibians, as well as in extreme situations such as highly heterogeneous landscapes, where a high heterogeneity is perceived even at very small spatial scales.

Meanwhile, indirect biodiversity assessment tools like the PSB index should be quantitatively validated in the field before implementation in large territories. In the Vercors mountain range, it was found that most of the criteria used in this work are related to local floristic species richness (see Redon et al., 2011 (in prep) for details). For instance, heterogeneity of forest habitats, spatial complementarities of stands structures and stand types heterogeneity are positively related to forest species richness. Ideally, the index should be validated with other naturalist data, but the Vercors mountain range is a classical example of an area where field data are very scarce except for only one well surveyed taxa. The next step would therefore be to develop a specific sampling design based on biodiversity inventories in areas characterised by different PSB index levels in order to adequately validate the method, but with still the same limits: cost, time and knowledge.

2.4.2 Applications for long-term biodiversity conservation and monitoring

Our results provide an overview of the spatial distribution of potential biodiversity levels over a large heterogeneous area. The location of areas with different PSB levels can have many applications: areas with high PSB values can be selected for protected area networks expansion or to optimise sampling strategies for species surveys. In the case of managed ecosystems, these areas reflect situations where historic and today management practices have contributed to maintain a high heterogeneity and can therefore be considered as examples of successful compromise between biodiversity conservation and natural resources exploitation. Conversely, areas with low PSB values can be prioritised for the construction of new infrastructures, or to point out areas where conservation efforts have to be particularly improved. The approach developed could also be easily reproduced in other sites where cartographic data are available (the basic principle can be adapted to any set of categorical maps). This may be helpful to assess respective biodiversity values in different sites and in order to launch comparative long term biodiversity monitoring in these sites.

Our results also showed that a same PSB index level at large scale could result from varying situations at intermediate scale, related to different combinations of criteria values. It has two main consequences for the use of heterogeneity analysis as a biodiversity assessment tool.

First, it means that heterogeneity could be high at a given scale and low at the other scale. However, as different species generally depend on resources availability at different spatial scales (Wiens 1989; Grand & Cushman 2003), the persistence of a high species biodiversity in a given landscape depends on the diversification of forest landscape characteristics across a wide range of scales. It therefore appears that indirect biodiversity assessment approaches based on the quantification of landscape heterogeneity should always include several scales of analysis in order to account for the scale dependence of species-environment relationships; heterogeneity should be high at several scales for reflecting a good biodiversity value in the studied landscape. Most of existing methods based on this principle focus analysis on only one spatial scale (Nøhr & Jørgensen 1997; Burnett *et al.* 1998; Kerr *et al.* 2001; Luoto *et al.* 2002; Ewers *et al.* 2005), suggesting that their results are useful for biodiversity assessment at only one scale, avoiding a true holistic biodiversity evaluation. Our method has comparatively the advantage to be based on an explicit multi-scale analysis and certainly provides a more general view of the state of species biodiversity in studied landscapes.

Second, it highlights that a same PSB level could result from different criteria combinations. Each criteria represents a particular landscape characteristic and a given criteria value can be linked to a particular range of habitats for species. Different criteria combinations can thus reflect a diversity of species compositions, according to species adaptation to the use of local resources, the landscape mosaic characteristics or the interactions with neighbouring populations (Holt 1997; Polechová & Storch 2008). The choice of new sites for conservation based on predicted PSB values should therefore include areas with high index values but also encompass different combinations of criteria values in order to improve the network representativeness. Indeed, improving protected area network representativeness is a key challenge for conservation as it is one of the main criticisms of recent studies showing a lack of protected network efficiency (Oldfield *et al.* 2004; Branquart *et al.* 2008; Gaston *et al.* 2008). In order to address this issue, detailed analysis of the criteria spatial distribution will be necessary in order to characterise existing protected areas and to choose new sites with complementary forest landscape characteristics. It could also be interesting to test other criteria reflecting different heterogeneity factors. The criteria used in this study are linked to two spatial heterogeneity drivers: natural environmental gradients (HFH and DFT) and historic and today management practices (HST, SCS and ASSC). Other drivers of forest physiognomy could also be considered: for instance natural disturbances that create canopy gaps of different sizes and

contribute to multi-scale forest structural diversification (Noss 1987; Hirao *et al.* 2008; Takafumi & Hiura 2009).

2.4.3 An application of the method: distribution of the PSB index in the protected area network

The method developed in this study proved to be well adapted to analyse potential biodiversity distribution in protected areas and can help to assess the effectiveness of different protection statuses for biodiversity conservation. In particular, we found that average PSB index value was higher within than outside the protected area network. Two criteria were particularly high within the network: the spatial heterogeneity of forest habitats and the diversity of forest types. In the study area, protected areas therefore appeared to be generally well localised and to encompass suitable conditions to achieve species biodiversity conservation goals. This result contrasts with recent studies that highlight a general lack of protected networks efficiency (Godet *et al.* 2007; Branquart *et al.* 2008; Thomaes *et al.* 2008) resulting from a lack of important characteristics such as large reserve size, temporal and spatial continuity of forest cover or network representativeness (Oldfield *et al.* 2004; Gaston *et al.* 2006; Virkkala & Rajasärkkä 2007; Wiersma & Nudds 2009). In the case of our study area, these gaps seem not to be a major issue for protected network efficiency.

Results also showed that PSB index values varied between protection statuses. In particular, Integral Biological Reserves (IBRs) encompassed the most heterogeneous conditions in the protected network, with higher PSB values than in the Natura 2000 network and in the reserve area. This may be due to different factors. First, the level of biodiversity protection is higher in the IBRs than in the two other statuses: timber exploitation and recreative activities, for example, are allowed in the Natura 2000 network and, in some ways, in the reserve area but not at all in the IBRs. Second, the three statuses are linked to different conservation goals. For instance, in the study area IBRs, the main objective is to let forest ecosystems evolve in a natural way, in order to obtain reference sites for researchers or forest managers. The Natura 2000 areas are rather generally designed to protect specific patrimonial species or habitats, which not necessarily reflect high forest landscape heterogeneity or high global biodiversity. In this case, the PSB index could thus give a holistic view of species biodiversity value but the results may be highly variable, as these sites are not designed for global biodiversity conservation. In this situation, the PSB index should be used as a complement of other qualitative assessment methods based on the surveys of the species or habitats that have justified the site selection.

Then, it also appeared that the reserve area was characterised by several criteria with low values, leading to an average PSB index slightly lower than in non-protected areas. The spatial heterogeneity

of stand types revealed particularly low in the reserve. This result was certainly linked to the location of the reserve area on a limestone plateau with a little water reserve and apparent rocks in most parts of its area, leading to often harsh conditions for tree growth. An important part of the total reserve area effectively encompasses scattered Norway spruce and mountain pine forests as well as open areas like mountain pastures and meadows. As the five criteria used in this study are adapted to evaluate closed forest spatial heterogeneity, their values are necessarily low in this kind of environment. In the case of protected areas encompassing a high proportion of non-forest areas, the five criteria should therefore be complemented by specific criteria reflecting heterogeneity of open areas or forest edge characteristics.

The method developed in this study revealed therefore useful for biodiversity assessment in protected areas but was mostly adapted to closed forest landscapes evaluation and has to be complemented by other approaches when used in sites with target conservation goals or with high proportion of non-forest areas.

2.5 Conclusion

Biodiversity loss continues at alarming rates worldwide and effective tools to rapidly assess the state of biodiversity for improving conservation efficiency and launching long term species monitoring are still lacking. In this context, indirect biodiversity assessment approaches based on the relationships between species biodiversity and landscape heterogeneity raise an increasing interest as they allow overcoming usual naturalist data shortage. The hierarchical approach developed in this work provides an overview of the spatial distribution of areas with different levels of species biodiversity, with many possible applications in conservation and forest management related fields. In particular, it proves to be useful for biodiversity assessment in protected area networks. Results have several implications for improving biodiversity conservation strategies. First, biodiversity assessment based on species biodiversity – landscape heterogeneity relationships should be conducted simultaneously at different spatial scales in order to account for scale dependence of species-environment relationships. Second, the choice of new areas for conservation should be based on two criteria: 1) high potential species biodiversity and 2) a diversity of heterogeneity criteria combinations reflecting a variety of species compositions.

2.6 *Acknowledgements*

This work was financially supported by funds from the FORGECO project (ANR-09-STRA-02-01) and by a Graduate Student research Fellowship to M. Redon from Grenoble University, France. We thank persons from the NFO who have provided vector maps of stand structures and management plans for all public forests in the study area. We also thank Vincent Thierion and Vincent Breton for providing the raster dataset of the Vercors mountain range natural habitats and for classifying it according to our study needs.

2.7 *Tables*

Table 1-all. Summary of criteria and indices used to compute potential species biodiversity. Detailed mathematic formula and interpretation are also provided.

	Criteria	Related indices	Calculation	Interpretation
Forest habitats	Diversity of forest types (Broadleaved, coniferous, mixed) (DFT)	Shannon diversity index (H')	$H' = -\sum_{i=1}^n p_i * \ln(p_i)$ with $p_i = \frac{ni}{N}$ Range: 0 (only one forest type) < $H' < \ln(N_{max})$ (all patch types are present and occupy equivalent areas)	ni is the number of patches for the forest' type i and N is the total number of forest types' patches present in a considered area.
	Spatial heterogeneity of forest habitats (HFH)	Patch richness (PR)	Number of patch types Range: 1 (only one stand type or habitat patch) < PR < 8 or 10 (all stand types or habitats represented)	Categorical index
		Patch equitability (SIEI)	$SIEI = \frac{1 - \sum_{i=1}^m p_i^2}{1 - (\frac{1}{m})}$ Range: 0 (only one big patch) < SIEI < 1 (all patch types cover the same area)	pi is the proportion of the landscape occupied by patch type i and m is the number of patch types present in the landscape.
Stand types' structure	Spatial heterogeneity of stand types (HST)	Patch continuity (MESH)	$MESH = \frac{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n a_{ij}^2}{TA}$ Range: Cell size (each pixel contains a different patch type) < MESH < TA (all pixels are identical)	a _{ij} is the area of the patch i from the type j and TA is the total landscape area (ha).
		Area-weighted median patch area (AREA_WMD)	AREA_WMD = X50% / TA Range: 0 (majority of very small patches) < AREA_WMD < 1 (only one big patch)	X is the ordered distribution of patch areas in the landscape and TA is the total landscape area (ha).
	Average stand structural complexity (ASSC)	Stand complexity ranks	$AWSC = \sum_{ij} \frac{ci * Sij}{TA}$ Range: 0 (non-forested landscape) < AWSC < 7 (only multi-staged stands)	ci is the rank of a given stand type (i.e. 7 for multi-staged forests and 1 for young forests); Sij is the area of the patch j of the stand type i and TA equals total landscape area.
	Spatial complementarities of stands structures (SCS)	- Dead wood volume (m³/ha) - Heterogeneity of tree diameters - Tree species richness - Basal area of large trees (m²/ha)	Range: 1 < SCS < 4	Categorical criteria

Table 2-all. Summary of mean criteria and PSB index values with standard deviation, for the three protection statuses and non-protected areas. Values for the study area are given as a reference.

Protection status	Heterogeneity criteria					PSB index
	HST	HFH	SCS	ASSC	DFT	
Integral Biological Reserves (IBRs)	1.04 (+/- 0.57)	1.65 (+/- 0.41)	2.37 (+/- 0.75)	4.71 (+/-1.50)	0.67 (+/-0.26)	10.45 (+/-2.39)
Natural reserve	0.67 (+/- 0.45)	1.22 (+/- 0.30)	1.55 (+/-0.73)	4.80 (+/-1.60)	0.47 (+/-0.32)	8.70 (+/-1.83)
Natura 2000 areas	1.11 (+/-0.33)	2.03 (+/-1.57)	2.12 (+/-0.86)	3.77 (+/-1.49)	0.51 (+/-0.19)	9.55 (+/-1.43)
Non-protected areas	1.13 (+/- 0.38)	1.11 (+/-0.32)	1.95 (+/-0.77)	4.58 (+/-1.50)	0.51 (+/-0.31)	9.27 (+/-1.82)
Whole study area	1.12 (+/-0.38)	1.12 (+/-0.32)	1.93 (+/-0.77)	4.59 (+/-1.50)	0.51 (+/- 0.31)	9.27 (+/-1.83)

2.8 Figures

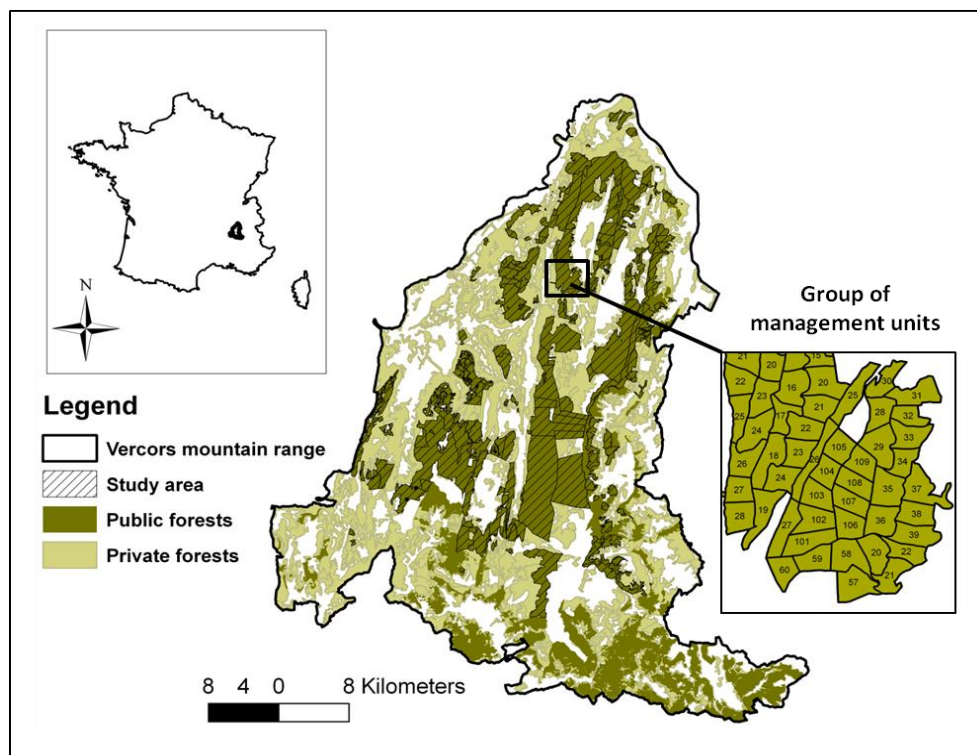


Figure 1-all. Study area location.

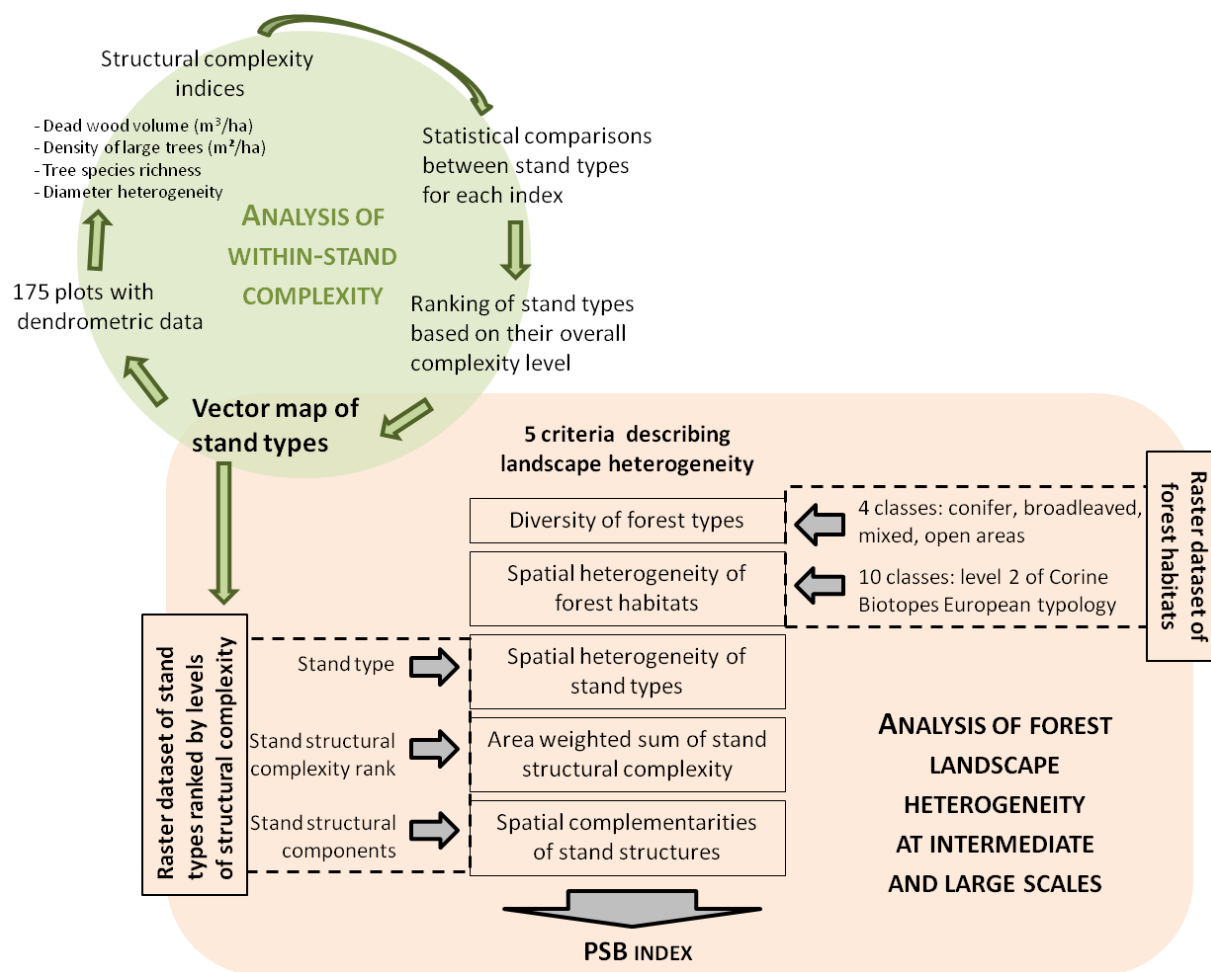


Figure 2-all. Overview of the methodology implemented to build the Potential Species Biodiversity (PSB) index.

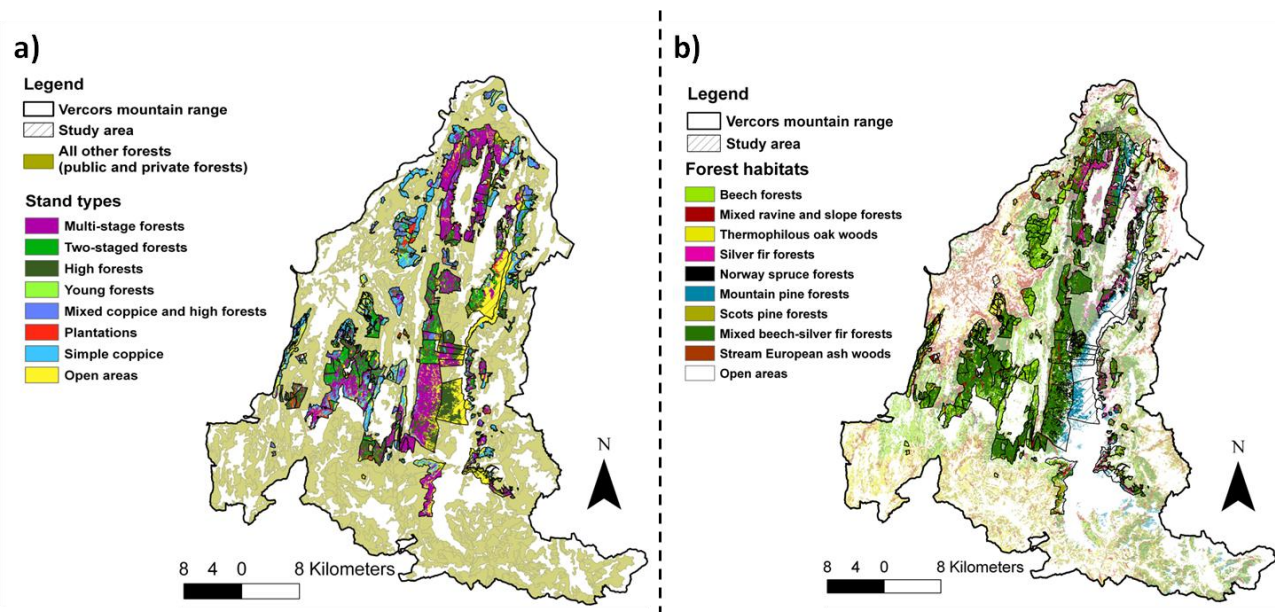


Figure 3-all. Ten meter resolution raster maps used for forest spatial heterogeneity analysis: a) stand types; b) forest habitats.

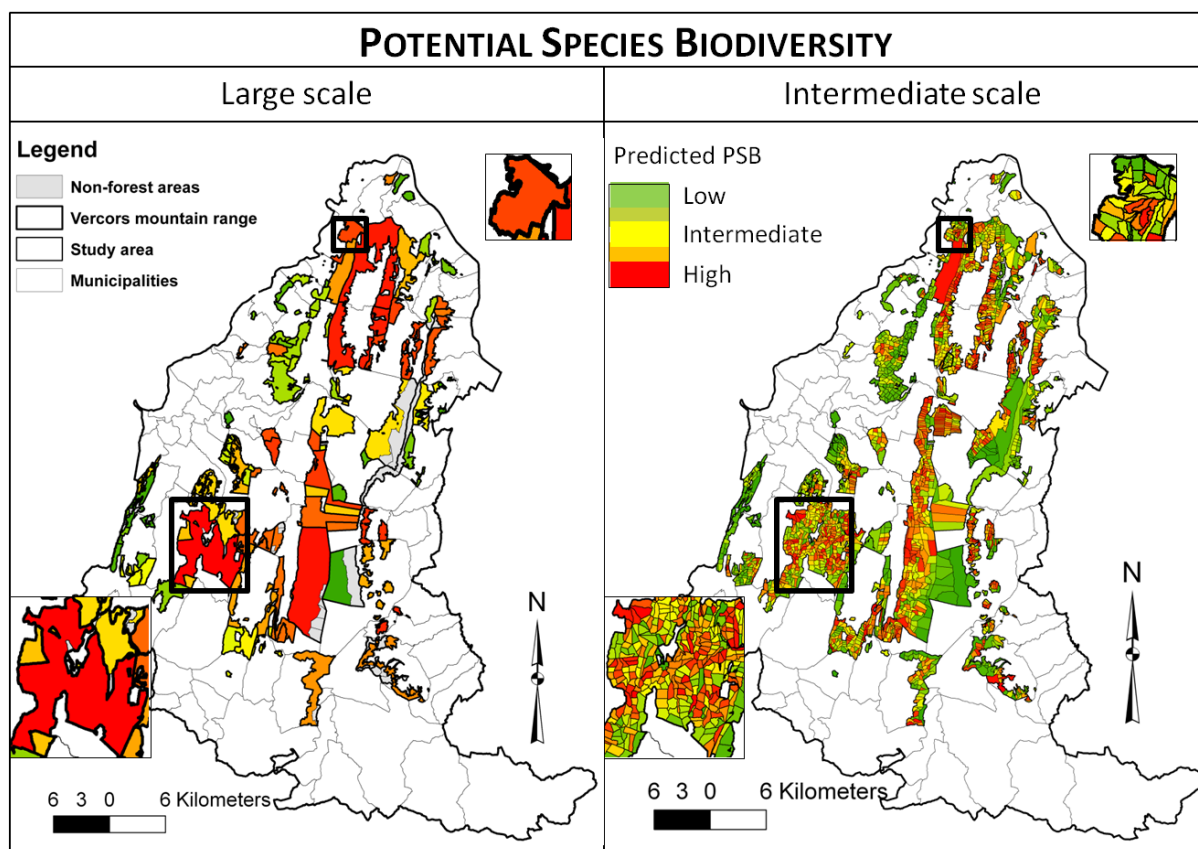


Figure 4-all. PSB index represented at intermediate and large scales. Colour range indicates increasing potential species biodiversity for whole public forests of the Vercors mountain range. Zoomed areas show examples of high PSB values at large scale resulting from either management units with a wide range of PSB values or with globally lower PSB values but resulting from spatially variable criteria values.

Legend

- Non-forest areas
- Integral Biological Reserves
- Natura 2000 network
- Natural reserve

Potential biodiversity

- Low
- Quite low
- Medium
- Quite high
- High

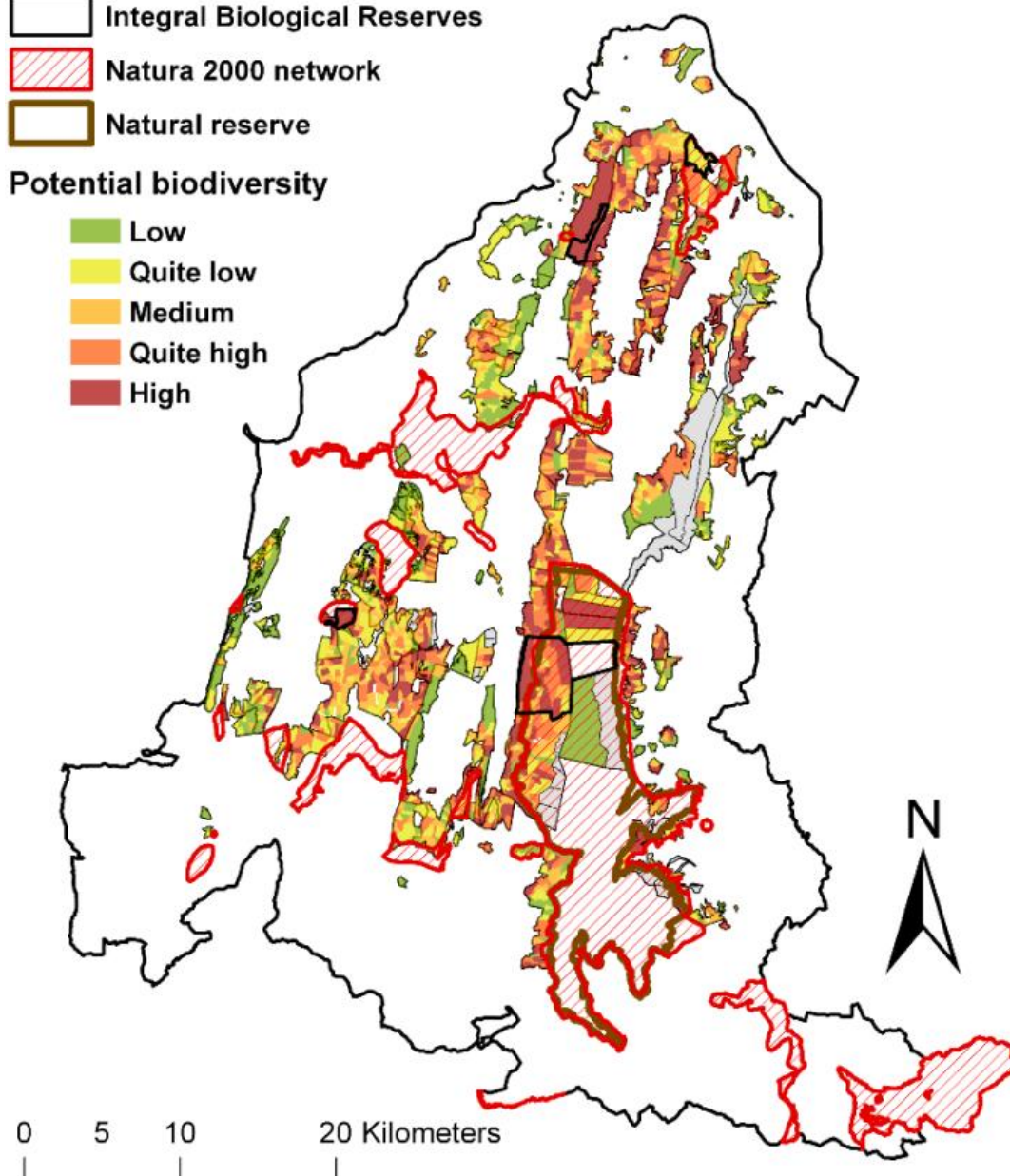


Figure 5-all. Overlap between the five classes of increasing potential species biodiversity index values and three protection statuses of the study area protected area network.

**Cumulated proportion
of areas by PSB levels**

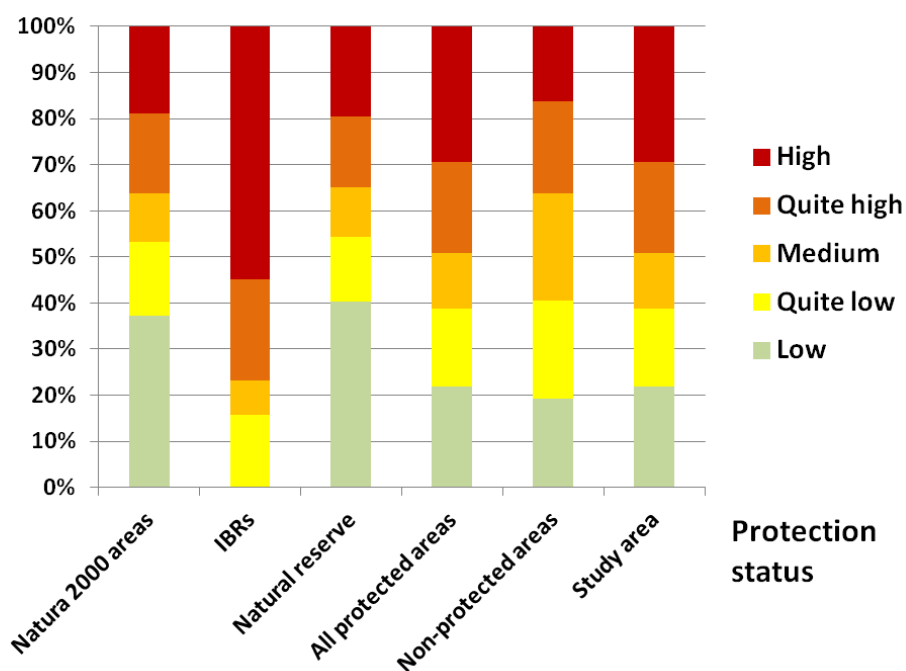


Figure 6-all. Comparison of the distribution of the five classes of increasing PSB index values in different protection statuses and in non protected areas. Values for the study area are given as a reference.

2.9 Appendix 1- Methodology implemented in order to rank the seven stand types according to their respective structural complexity

The ranking was based on four indices describing within-stands structural complexity: coefficient of variation of tree diameter, tree species richness (number of species), dead wood volume (m^3/ha ; including stumps, fine ($7.5 < \phi < 30 \text{ cm}$) and coarse ($\phi > 30 \text{ cm}$) woody debris as well as standing dead woods) and large trees ($\phi \geq 45 \text{ cm}$) basal area (m^2/ha). We used *R* free software (version 2.11.1) for all analyses.

We first used an ordinary non-parametric bootstrap to estimate the fourteen two-by-two differences of the most robust linear model coefficients of each stand type's effect on the selected structural index. Second, the bootstrap confidence interval of each bootstrapped estimates' difference was calculated through a bias-corrected accelerated percentile intervals bootstrap procedure (Di Ciccio & Romano 1988); function `boot.ci` in *R*); this calculation was done for each confidence level between 0.001 and 0.999 by increments of 0.001. Then, for each two-by-two difference, we kept the lowest confidence level for which the 0 value was not in the confidence interval. The significance of the resulting p-values ($\alpha=0.05$) was then established using the Holm-Bonferroni correction for multiple hypotheses (Holm 1979).

Then, for a each index, we categorised the stands according to their ordered statistical differences, represented by six combinations of letters: "a", "ab", "b", "abc", "bc" and "c", where "a" corresponded to the highest index value and was significantly different from "b" and from "c", in decreasing order. Then, in order to organise the stands into a global hierarchy of structural diversity, we defined five classes based on the statistical categories obtained for the four indices. We gave the highest structural diversity level to the stand type with the most indices in category "a" or "ab" and the lowest level to the stand type with the most indices in category "c" or "bc". An "a" or "ab" value compensate for a "b" or "bc" value. We finally attributed a rank number to each stand type, from 1 for the least complex stand to 7 for the most complex one (Table A).

Table A. Summary of the ranks of stand types for each index and then for their total level of structural complexity. Letters represent significant statistical differences in index values where “a” represents the stand with the highest index value, “b” is an intermediate value and “c” corresponds to the lowest index value, according to Holm-Bonferroni post-hoc tests.

STAND TYPE	Diameter heterogeneity	Dead wood volume	Tree species richness	Large trees basal area	STRUCTURAL COMPLEXITY RANK
Young forest	b	c	b	c	1
Plantation	bc	ab	bc	bc	2
Simple coppice	c	bc	a	c	3
High forest	c	a	c	a	4
Mixed coppice with high forest	ab	b	a	bc	5
Two-Staged forest	a	ab	b	a	6
Multi-Staged forest	a	a	b	ab	7

PARTIE II

ÉVALUATION DE LA PERTINENCE DES CRITÈRES ET DES INDICES

D'HÉTÉROGÉNÉITÉ SPATIALE COMME INDICATEURS DE BIODIVERSITÉ POTENTIELLE

1 Préambule

La validation de la méthodologie est une étape nécessaire. Elle repose sur la confrontation des résultats obtenus avec un protocole ou une méthode (prédictions) à des données réelles (mesures de terrain, données naturalistes...) pour contrôler leur adéquation.

Dans le cas de ce travail, il s'agit de vérifier que les secteurs où un fort potentiel de biodiversité est prédit comportent effectivement une forte richesse en espèces. La manière la plus directe de valider l'approche développée consisterait à réaliser un échantillonnage par zones de biodiversité potentielle prédite croissante pour y effectuer des inventaires de biodiversité. Les cartes réalisées dans la première partie de cette thèse constituent un support possible pour effectuer une telle étude. Une autre approche consiste à utiliser des bases de données existantes d'inventaires de groupes taxonomiques et à les croiser avec les critères et indicateurs retenus pour la construction de l'Indice de Biodiversité Spécifique Potentielle (IBSP). La méthodologie de construction de l'indice ayant mobilisé un temps important du travail de thèse, nous avons décidé de privilégier cette deuxième approche.

Nous avons opté pour une évaluation de la pertinence des critères et indicateurs utilisés comme substituts de la biodiversité potentielle. Le choix de ces indicateurs et critères est fondé sur des bases théoriques solides largement étayées dans la littérature (cf. introduction et articles I et II). Cependant, leurs relations avec la biodiversité n'ont pas toujours été bien quantifiées et bien qu'ils soient reconnus comme des facteurs importants pour expliquer la biodiversité (essentiellement la richesse et la composition en espèces), il reste encore beaucoup d'inconnues sur la manière dont ils interagissent avec elle ; à quelle échelle, dans quel sens, et avec quelle magnitude. Par exemple, lorsque la valeur d'un indicateur augmente, on ne sait pas de combien varie le nombre d'espèces dans un groupe taxonomique particulier.

Le champ d'investigation étant très vaste dans ce domaine (i.e. diversité des groupes taxonomiques, multiplicité des interactions à tester), nous proposons deux exemples d'évaluation

basés sur l'étude de la flore de sous-bois et d'une espèce de chouette forestière, la Chevêchette d'Europe (*Glaucidium passerinum*). Le choix de la flore repose sur l'existence d'une base de données très riche et de qualité gérée par le Conservatoire Botanique National Alpin (1972 relevés en forêts dans la zone d'étude). La Chevêchette d'Europe représente quant à elle une espèce emblématique des forêts froides de montagne. L'intérêt de cette espèce est, d'une part, qu'elle est reconnue comme reflétant la présence de nombreuses autres espèces forestières et d'autre part, que c'est une espèce prédatrice qui a besoin de la présence simultanée de différentes ressources à différentes échelles spatiales pour accomplir l'ensemble de ses activités, en lien probable avec certains critères utilisés dans ce travail. De plus, elle peut être sensible à la gestion forestière puisqu'elle dépend de la présence de gros épicéas morts ou dépérissants et affectionne les peuplements peu denses parsemés de zones ouvertes pour chasser.

Dans un premier article, nous étudions le rôle des critères décrivant l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque forestière comme facteurs structurants de la répartition de la Chevêchette d'Europe. Nous présentons ensuite une analyse des relations quantitatives entre l'hétérogénéité spatiale mesurée à l'échelle de la parcelle et la richesse locale de la flore forestière.

2 Article III - Species distribution modelling approaches as multifunctional tools for forest biodiversity conservation and monitoring

Mathilde REDON¹, Thomas CORDONNIER¹ & Sandra LUQUE¹

¹ Irstea, UR EMGR, 2 rue de la Papeterie, BP 76, 38402 Saint-Martin-d'Hères Cedex, France

Paper status

In prep.

Short title

Multifunctional tools for forest biodiversity conservation

Abstract

As biodiversity still continues to decline worldwide at high rates, there is today a critical need to develop methods and tools to improve biodiversity monitoring and conservation efficiency in both protected and managed areas. The success of this task mainly relies on improved knowledge on species geographical distribution and suitable habitat characteristics at different spatial scales. In recent years, species distribution modelling (SDM) approaches have been developed to overcome naturalist data shortage by producing spatially-explicit models of species habitat suitability distribution. These methods are also valuable for several applications in species conservation planning. In this study, we provide an example of presence-only SDM approach using Eurasian Pygmy owl (*Glaucidium passerinum*) presence data in order to illustrate and discuss three applications of the method: 1/ the analysis of multi-scale suitable habitats characteristics of the species, 2/ the search for thresholds in driving variables values at forest landscape scale. Such values are used to delimit suitable habitat range for the species that can be then translated into quantitative guidelines to improve the species conservation in both managed and protected areas and 3/ the investigation of the potential role of the study area protected network for the species conservation. Results showed that in addition to provide a spatially-explicit habitat suitability model, the SDM approach implemented revealed useful to quantify species habitat characteristics at two spatial scales, to define species-oriented management recommendations and to evaluate protected area networks efficiency in the case of target species conservation. Presence-only SDM approaches appear then promising as multifunctional tools with applications at different levels of biodiversity conservation strategies.

Keywords

Presence-only modelling, *Glaucidium passerinum*, protected areas efficiency, Natura 2000 network, multi-scale habitat characteristics, mountain forests

Résumé en français

Le déclin actuel de la biodiversité souligne le besoin critique de développer des outils et des méthodes pour améliorer l'efficacité de la conservation et du suivi de la biodiversité dans les espaces gérés et protégés. La réalisation de cet objectif dépend notamment de l'amélioration des connaissances sur la répartition géographique des espèces et sur les caractéristiques de leurs habitats à différentes échelles. Ces dernières années, des méthodes permettant de produire des modèles spatialisés de la distribution des espèces avec un nombre réduit de données naturalistes ont été développées. Ces approches semblent également pouvoir être utiles à différentes étapes de la mise en place de stratégies de conservation de la biodiversité. Dans cette étude, nous prenons l'exemple d'une méthode de modélisation basée sur l'utilisation de données d'observation de la Chevêchette d'Europe (*Glaucidium passerinum*) afin d'illustrer et de discuter trois applications possibles de la méthode : 1/ l'analyse des caractéristiques de l'habitat de l'espèce à différentes échelles ; 2/ la détermination de seuils dans les valeurs des variables décrivant l'habitat de l'espèce à l'échelle de la mosaïque paysagère. Ces seuils permettent de délimiter des plages de valeurs des variables correspondant aux conditions favorables à l'espèce qui peuvent ensuite être traduites en recommandations de gestion et 3/ l'étude du rôle des espaces protégés de la zone d'étude pour la conservation de l'espèce. Les résultats montrent qu'en plus de fournir un modèle spatialisé pertinent de la distribution de l'espèce, la méthode utilisée permet de quantifier les caractéristiques de l'habitat de l'espèce à différentes échelles, de définir des recommandation de gestion précises pour améliorer la protection de l'espèce et d'évaluer l'efficacité du réseau de protection de la zone d'étude pour sa conservation. Les méthodes de modélisation de la distribution des espèces basées sur des données d'observation (présence seule) peuvent donc être utilisées comme outils multifonctionnels avec des applications adaptées à différentes étapes de la planification et de la mise en œuvre de stratégies de conservation.

Mots clés

Modèles de distribution spatialisés, *Glaucidium passerinum*, efficacité des réseaux de protection, réseau Natura 2000, caractéristiques des habitats à différentes échelles, forêts de montagne.

2.1 Introduction

It is now widely recognised that the 2010 Countdown initiatives to stop biodiversity loss all around the world have not reach their objectives. In Europe, for example, despite many efforts to maintain high diversity of habitats and species, species extinctions are continuing at alarming rates (EU 2006). Within this context, the new international commitments subscribed during Nagoya Conference in October 2010 represent a set of new targets to slow down worldwide biodiversity loss and support the need to continue efforts in order to develop methods and tools for biodiversity monitoring and conservation which are adapted to new challenges. Among others, two key challenges lied ahead to avoid a recursive failure and move on beyond the CBD 2010: firstly, make a good use of species distribution modelling, that have just recently experienced an explosive growth in the scientific literature (Fleishman *et al.* 2001; Kumar *et al.* 2009; Hu & Jiang 2010); secondly, reach a better understanding of scale effects on species distributions (Pickett & Cadenasso 1995).

In recent years, increasing evidence shows that insufficient attention to large-scale processes, in particular those which are related to species requirements, has adversely affected conservation strategies efficiency. Many examples in the literature indicate that reserve design criteria often depend on political or societal reasons, favouring sites which are less controversial, in particular with less competition towards services providing high monetary value such as timber harvesting or tourism (Oldfield *et al.* 2004; Branquart *et al.* 2008). As a consequence, national level protected networks generally reveal not efficient to protect biodiversity because they miss important characteristics such as large reserve sizes and spatial continuity of forest cover which are necessary to conserve wide-ranging species in complex landscapes (Gaston *et al.* 2006; Godet *et al.* 2007; Virkkala & Rajasärkkä 2007; Wiersma & Nudds 2009). Yet, several authors underline the need to improve biodiversity protection not only within protected areas but also in managed ones, which still represent a major part of ecosystems (Hansen *et al.* 1991; Hanski 2005; Branquart *et al.* 2008).

As different species are linked to habitats and resources located at different spatial scales (Jokimaeki & Huhta 1996; Peterson *et al.* 1998; Mac Faden & Capen 2002; Grand & Cushman 2003; Sallabanks *et al.* 2006), the development of successful methods for biodiversity conservation and monitoring in both managed and protected areas depends clearly on our ability to understand wildlife-habitats relationships at multiple spatial scales (Noss 1983; Carroll *et al.* 2003). To this aim, we first need to improve knowledge on species geographical distribution. As species surveys are time consuming, very costly and many species are difficult to census (e.g. nocturnal, discreet, cryptic species) (Polasky *et al.* 2000; Wilson *et al.* 2005), several methods for species distribution modelling (SDM) that provide large-scale species occurrence maps with few observation data have been

developed in the last 20 years. Predicted species distributions are based on the ecological niche theory (Hutchinson 1957) that defines a function relating species survey data to the characteristics of their environment (Pearce & Ferrier 2000b; Gibson *et al.* 2004; Elith *et al.* 2006; Phillips *et al.* 2006; Hirzel & Le Lay 2008). These methods are now widely used in conservation and management-related fields. Recent SDM approaches have been adapted to the use of presence-only data and most of them manage with spatially-explicit multi-scale variables in the modelling process (Carpenter *et al.* 1993; Stockwell & Peters 1999; Hirzel *et al.* 2002; Phillips *et al.* 2006; Rotenberry *et al.* 2006). These approaches may therefore be considered as efficient tools to characterise multi-scale species habitats requirements although they have been rarely explicitly used to this goal. Several studies have also used SDM methods to evaluate species occurrence in both protected and managed areas, with potential applications to target priority areas for conservation (Polasky *et al.* 2000; Wilson *et al.* 2005; Godet *et al.* 2007). Thus, in addition to their primary goals related to the production of spatially-explicit models of species distribution (e.g. orient naturalists surveys, target high biodiversity value areas, etc.), SDM approaches may have several other applications which can be useful at different steps of species conservation planning.

In this study, we considered the Eurasian Pygmy owl (*Glaucidium passerinum*) as a species-based example in order to test and implement a presence-only SDM approach to reach three main objectives: 1/ to analyse multi-scale suitable habitats characteristics of the species in heterogeneous forest landscapes, 2/ to search for specific thresholds in driving variables values at forest landscape scale. Such values delimit suitable habitat range for the species that can be then translated into quantitative guidelines to improve the species conservation in both managed and protected areas and 3/ to investigate the owl species predicted distribution within versus outside the protected area network with conservation implications.

In order to analyse the species suitable habitat characteristics at different spatial scales, we compared two different models of the species distribution: one build with only Local Environmental Variables (LEV model) and the other including local as well as landscape variables (Local and Landscape Environmental Variables model: LLEV model). Variables contributions and resulting predicted species distribution were compared. We then evaluated the species occurrence in the protected area network by quantifying the proportion of predicted species distribution included in Natura 2000 and natural reserve sites. We finally proposed some management guidelines to improve the owl conservation in both managed and protected forests.

2.2 *Material and methods*

2.2.1 Case study area

This work was conducted within the Vercors' Natural Regional Park (VNRP), an area located at the border between the northern and the southern French Alps (Figure 1). The study site covers 206 000 hectares of land among which 139 000 hectares are forest lands. It encompasses a wide altitudinal range (500 - 2200 m). The heterogeneous mountain topography results in a fine-scale mosaic of soil and microclimatic characteristics leading to a high diversification of natural and semi-natural habitats in the whole of the forest landscape. The VNRP also encompasses a dense network of protected areas, including eight sites of the Natura 2000 network and the natural reserve of the 'Hauts Plateaux du Vercors' (HPV natural reserve) which is the biggest one in France and belongs to the Long Term Ecological Research sites (LTER) network. Forest landscape within the reserve area is dominated by cold Norway spruce (*Picea abies*) forests which look-like the boreal original habitat of the Eurasian Pygmy owl. In the whole of the VNRP forests, historic and today management practices have maintained a continuous forest cover. Forests are almost all managed for timber production. We focussed the analysis on public forests (State and municipalities forests), which are characterised by large heterogeneous forest patches with a mixture of coniferous, broadleaved and mixed forests, and a diversity of forest structures (i.e. single or multi-layered, even-aged or uneven-aged). At low elevations (500 – 1100 m), forests are dominated by nested patches of coppice-like structures, generally composed of broadleaved species and silver fir (*Abies alba*) standards. Intermediate elevations (1100 – 1600 m) encompass a mosaic of diversified patches (wide range of areas, shapes and composition) of single or multi-layered forests dominated by coniferous or mixed canopy composition. At high elevations (> 1600 m), forest structure tends to be more even-aged, with pure mountain pine (*Pinus uncinata*) or pure Norway spruce forests.

2.2.2 Eurasian Pygmy owl ecological traits

The Eurasian Pygmy owl is an emblematic species of cold mountain forests and is considered as an indicator species for reporting state of biodiversity conservation within the framework of the Habitat Directive in Europe (AEE 2011). Its behaviour and geographical distribution are relatively well known through a major part of its Alps range but in France, and especially towards the southern part of the French Alps, it has been comparatively poorly studied.

The owl is a common bird of prey species in the North and Central European boreal forests (Suhonen *et al.* 2007) from where it is originated. Its ecological traits make it a good surrogate candidate for biodiversity monitoring, as indicator of many other forest-dwelling species presence

(Steverding & Leuschner 2002). In the French Alps, it is a secondary cavity-nester which breed in cavities carved by the Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopus major*) in decaying or freshly dead spruce trees (Henrioux *et al.* 2003). This part of the Alps is located at the southern and occidental limit of the owl range and its presence is considered there to be a relic from Ice Age (Loose *et al.* 2003). In this area, it mostly occupies cold Norway spruce forests or mixed European beech (*Fagus sylvatica*) / spruce forests at high elevation which look-like its boreal original habitat (Trochard & Blache 2009; LPO 2011). These forests are generally characterised by a diversity of structures and development stages (e.g. young and mature forests; single or multi-layered forests) with a mosaic of dense and sparse forests canopies interspersed by open areas (clearings, tree falls...) which are used for hunting (Solheim 1984; Brooks *et al.* 1994; Bruneau 1998; Steverding & Leuschner 2002).

2.2.3 Point occurrence data

Species survey data have all been recorded in the HPV natural reserve. These data came from the observation network of the National Forest Office and from the “Ligue de Protection des Oiseaux” (Bird protection organisation), a NGO which aims to improve knowledge on local fauna species. These data encompassed visual and eared bird contacts in addition to nests locations. Each contact point was located with a Global Positioning System (GPS). These data often had poor location accuracy, especially in the case of visual and eared occurrence data. Nevertheless, as it was the only source of information for related conservation studies in the region, we included all available point counts into our database considering that they represented at least owl activity centres within its territory. In all, it provided 95 observations recorded between 1998 and 2009.

2.2.4 Modelling approach

Increasing availability and accuracy of environmental data layers accompanied by growing high quality occurrence and abundance data at the species level has boosted the developments in SDM. As a result, there are nowadays numerous data-driven modelling tools available for enhancing understanding of ecological systems or generating predictions. The method implemented in this work, Maxent (for Maximum Entropy), was first developed to make predictions or inferences from incomplete information in many different fields (Phillips *et al.* 2006). Since recently, it has been widely used as a general approach for presence-only modelling of species distribution (Elith *et al.* 2006; Hernandez *et al.* 2006; Pearson *et al.* 2007; Ward 2007; Ortega-Huerta & Peterson 2008). Maxent formalizes the principle that the best estimate of an unknown distribution is a probability distribution with maximum entropy (i.e the closest to uniform, or the most spread out), because it agrees with everything that is known (from the environmental conditions at the occurrence

localities) without placing any unfounded assumptions. The results show how well the model fits the location data characteristics as compared to a random distribution, according to available environmental variables (Phillips *et al.* 2006).

Maxent approach allows integrating environmental variables computed at different spatial scales in the modelling process, which was a key issue for our modelling needs. Environmental variables such as elevation and temperature can be included simultaneously with spatially-explicit quantitative landscape metrics that can be particularly useful to predict species distributions in highly complex mountain landscapes. Then, it calculates percentage variable contributions to the final model and computes response curves for each variable, which help to target key environmental parameters that can be linked to species conservation measures at a given scale (Baldwin 2009). The resulting response curves also allow analysing the shape of the relationships between environmental variables values and species presence probability which can be valuable when we need to characterise a given species suitable habitat.

2.2.5 GIS environmental data

Different types of input data were used in order to build the two probabilistic models of Eurasian Pygmy owl distribution (LEV model, including only local environmental variables and LLEV model, including local and landscape scale variables). These data were selected according to the species ecological traits at different spatial scales: at the local scale, we used nine environmental variables represented as raster layers of 50 m resolution, and at forest landscape scale we computed original variables based on quantitative measures of landscape heterogeneity (Table 1).

The landscape variables were computed on 20 hectares areas as this scale allowed capturing forest structure, composition and cover types' heterogeneity as well as diversity of natural and semi-natural habitats. Within each 20-hectares unit, we calculated:

- *Heterogeneity of forest stands*

It was evaluated as the sum of four quantitative metrics of landscape heterogeneity computed with Fragstats 3.3 (McGarical *et al.* 2002): Median patch size of forest stands (AREA_MD), patch type's continuity (MESH), patch richness (PR) and Simpson's patch size evenness (SIEI) (see (McGarical *et al.* 2002)) for details on metrics calculations and interpretation).

- *Percentage of open areas*

It represented the proportion of non-forested areas in each 20 hectares unit, either within or outside forest cover.

- *Spatial diversity of forest structures*

It corresponded to the number of forest structural characteristics which were highly represented by the combination of stand types present in a 20-ha area, i.e. high diameter heterogeneity and/or high dead wood volume (m³/ha) and/or high basal area (m²/ha) of large living trees ($\varnothing \geq 45$ cm) and/or high tree species richness. Spatial diversity of forest structures was a categorical variable which varied between 1 and 4. It was equal to 1 when the 20-ha area encompassed only one stand type or when the area contained several stand types but which were all characterised by the same type of structure (e.g. all with high tree species richness and low values for the three other structural attributes). Then, it was maximal when the 20-ha area encompassed at least four different stand types which all together combine high values for the four structural attributes.

- *Diversity of forest cover types (coniferous, broadleaved or mixed)*

It was computed with the Shannon diversity index: $H' = -\sum_{i=1}^n p_i \cdot \ln(p_i)$, with $p_i = \frac{n_i}{N}$

Where n_i was the number of patches for the forest type i and N was the total number of forest types' patches present in a considered area.

All these variables were then represented as raster layers of 50 m resolution using ArcGIS 9.3 Spatial Analyst environment.

2.2.6 Model implementation

In order to run the LEV and the LLEV models, we used 25% randomly selected occurrence data for cross-validation, leaving the remaining 75% for analysis, as done by Ward (2007).

We implemented the models with the software tool Maxent (Phillips *et al.* 2005). We first included all local environmental variables in the LEV model and all local and landscape variables in the LLEV model, except the forest cover map which was used as a forest/non-forest binary analysis mask in the two cases. Recommended default values were used for the convergence of thresholds. We then evaluated the relative contribution of each variable in order to remove those which did not significantly improve the models predictions. This way, variation of models performance was evaluated considering each variable separately. The response curves representing the relationships between each variable and predicted species presence probability were also analysed.

For the LEV model, we finally selected five variables that performed better to predict Eurasian Pygmy owl distribution: elevation, topography, mean annual temperature, forest type: coniferous forests, and Norway spruce presence. Then, in the case of the LLEV model, eight variables were selected: slope, elevation, topography and mean annual temperature as local variables; and all the four forest landscape variables.

For the two model categories, fifty iterations were performed and replicates allowed comparing different model performances before obtaining the best fit. The logistic output format was chosen. It gives a range of values comprised between 0 and 1, where large differences in output values corresponded to large differences in species habitat suitability (Phillips & Dudík 2008).

In order to apply threshold values to generate occurrence map outputs, results were exported into ArcGIS 9.3. Output maps with three categories of presence probability were produced: 0-30% as unsuitable habitat, 30-60% as suitable habitat and > 60% as highly suitable habitat.

2.2.7 Models evaluation and analysis of variables contributions

We tested models performance with a combination of quantitative methods and expert knowledge validation. First, we used ROC analysis and omission rates to select a first set of model results among the fifty replicates, for the two model categories (LEV and LLEV). ROC analysis was performed with all test localities versus 10 000 background locations randomly distributed in the study area. In the case of Maxent algorithm, the resulting AUC (Area Under the receiver operating Curve) represents the probability that the model scores a random presence location higher than a random background location (Phillips & Dudík 2008). AUC values vary between 0.5 when the result is not better than a random model and 1 when the result is significantly better than random (Pearce & Ferrier 2000a). We thus selected models with the highest AUC. Then, omission rate indicates the percentage of test localities that falls into pixels not predicted as suitable for the species (Phillips *et al.* 2006); it should be low for high model consistency.

In the second step, we used qualitative tools to choose the most consistent models among the first sets of results, according to field knowledge. In this way, we first gathered a working group composed of stakeholders from the National Forest Office, the Vercors' Natural Regional Park and a NGO for wildlife protection, in order to share expert knowledge. The participatory process aimed at mixing naturalist skills and field knowledge in order to obtain cross expert views and advice on the results. It was especially useful to point out potential inconsistencies in the results that can then be improved. As an example, the modelling algorithm may predict species presence in areas where it actually cannot be present. In this case, field experts can notice it and if these areas share a common characteristic, it is then possible to add or delete variables or to modify analysis mask in order to improve results consistency.

Then, for LEV and LLEV models, we compared models results with a mental map drawn by an expert of the Eurasian Pygmy owl in the Vercors' Mountain range (Figure 2). In order to obtain this map, we first built an "empty" map of the study area representing only the main habitats (different types of forests and open areas) and geographical references (elevation contours, names of cities

and villages, etc.). We then asked a local expert to draw the areas where he has already observed the species and where he expected it to be present, according to his own knowledge and to all the non-referenced observations he was aware of. We then checked if areas that were highly predicted by the species models (probability of species presence > 60 % and then between 30 and 60 %) overlapped with the areas drawn by the expert.

2.2.8 Analysis of Eurasian Pygmy owl distribution in protected areas

In order to investigate the proportion of owl predicted presence inside versus outside protected areas, we overlapped the owl suitability maps (results of the LEV and LLEV models) with a map of protected areas including the natural reserve and the Natura 2000 network. We then calculated the percentage of each owl presence probability level (unsuitable, suitable and highly suitable) that was included in each of the two protection statuses.

2.3 **Results**

2.3.1 LEV model

a) Selected model characteristics

We selected a model with a discriminative capacity of 99.6% (99.6 % of random presence locations were scored higher than random background locations). Omission rates were almost null for all thresholds tested ($0.000 < \text{rate} < 0.095$). We also found a fairly good overlap (70 %) between areas drawn on the expert's mental map and most of the areas which were highly predicted by the model (Figure 3a). Then, the suitable areas predicted outside the drawn ones were in accordance with managers' field knowledge.

b) Characteristics of predicted Eurasian Pygmy owl distribution

The resulting occurrence map showed that the owl higher presence probability followed a narrow North-South continuum, in the centre of the study area. The species was also well predicted in a large forest patch towards the South-West of the study area. The largest continuum of the species predicted occurrence encompassed the HPV natural reserve (Figure 3a) and smaller areas located in managed forests. Elevation was the driving variable (Percentage contribution to the model: 52.7 %), followed by topography (17.2 %). Mean annual temperature was also an important variable (15.8 %). Other variables contributions were 8.40 % for conifer forests cover and 6.0 % for Norway spruce presence.

2.3.2 LLEV model

a) Selected model characteristics

The selected model was characterised by a discriminative capacity of 99.3%. Omission rates revealed almost null for all thresholds tested ($0.000 < \text{rate} < 0.098$). Then, 80 % of predicted suitable areas overlapped with the expert mental map, although they were distributed as very small patches (Figure 3b). There was an exception for the natural reserve area, which still encompassed a quite large predicted suitable habitat continuum.

b) Eurasian Pygmy owl multi-scale suitable habitat characteristics

The owl appeared to depend on local and landscape-scale environmental characteristics.

As in the case of the LEV model, elevation was a driving local variable (percentage contribution to the model: 25.9 %). The owl suitable habitats were localised at relatively high elevation (1300 – 1600 m). Slope revealed to be the most explanative variable as it explained 32.5 % of the model. Analysis of corresponding response curve showed that the owl was mainly predicted in sites with small slopes. This result was consistent with the contribution of topography which showed that the owl prefers flat conditions such as small plains or soft open slopes. Then, mean annual temperature explained 9.7 % of the model and revealed that suitable habitats were characterised by low mean annual temperature (6.0 to 7.2 Celsius degrees, with a pick between 6.2 and 6.6 °C).

At the landscape scale, the species occupy areas with low to medium values of forest stands heterogeneity (between 0.2 and 1.4 over a potential maximum of 2.16 in the study area), which was the most explanative habitat characteristic with 10.9 % of contribution to the model. Percentage of open areas explained 8.5 % of the model; the probability of species presence slightly increased from 0 to 20 % of open areas in the forest landscape and then reached a plateau until 40 % of open areas, value at which it showed a sharp decrease, suggesting a restrictive threshold value of 40 % for this variable. Then, spatial diversity of forest structures and diversity of forest cover types also contributed to increase model consistency (respective contributions: 5.2 % and 4.5 %). Suitable areas generally encompassed stands with at least three highly represented different forest structural characteristics (among dead wood volume, tree species richness, density of large trees and diameter heterogeneity). Then, diversity of forest types strongly differed between observation points, resulting in two picks in the response curve: the first at low variable values (around 0.5) and the second for high values (around 0.80).

In all, these results allowed determining particular thresholds in landscape characteristics which represented the range of suitable conditions for the owl presence (Table 3).

2.3.3 Comparison of LEV and LLEV models

Comparison of local variables contribution in the two models showed that elevation, mean annual temperature and topography were selected in both. Land cover and Norway spruce presence were retained in the LEV model but not in the LLEV model. On the contrary, slope was explanative in the LLEV model but not in the LEV model (Table 1).

Results also showed that the LLEV model occurrence map was characterised by small discontinuous scattered patches of suitable habitats with a reduced total area compared to the large continuous patches obtained without including landscape variables (Figure 3a and b). There was an exception for the HPV natural reserve area, where the models predictions have been the least modified by including landscape variables, keeping a continuous shape.

2.3.4 Owl predicted distribution in protected areas

For the LEV model, we found that in the study area, Natura 2000 network encompassed 63.6 % of highly suitable areas for the owl (presence probability > 60 %), among which 60.4 % were located in the HPV natural reserve and 3.2 % in other Natura 2000 sites. This network also included 30.9 % of suitable habitats (presence probability range: 30-60 %), divided in 38.6 % in the HPV natural reserve and 7.2 % in other sites (Figure 4a).

In the case of the LLEV model, the Natura 2000 network contained 69.4 % of highly suitable habitats (66.2 % in the reserve area and 3.2 % in other sites) and 87.2 % of suitable habitats (87.0 % in the reserve area and 0.2 % in other sites) (Figure 4b). In all, in the study area, 46.5 % of highly suitable and suitable owl predicted habitats were included in the protected area network for the LEV model and 74.5 % for the LLEV model, leaving respectively 53.5 % and 25.5 % predicted suitable habitats outside it.

2.4 **Discussion**

2.4.1 Habitat suitability models validation

For the two selected models of Eurasian Pygmy owl distribution (LEV and LLEV), the AUC (Area Under the ROC curve) values were close to 1 and the omission rates were low, which generally proves that the models are far better than a random prediction (Pearce & Ferrier 2000a). However, while these two measures have been adapted to presence-only modelling constraints (no absence data) (Phillips & Dudík 2008), they have been recently largely criticized in the general framework of SDM (Jiménez-Valverde *et al.* 2008; Lobo *et al.* 2008). These criticisms point out the need to rely on other sources of validation. For instance, local forest managers and naturalists often hold a profound

and rich knowledge of wildlife in their territory, which is often not mapped but can be highly valuable to help model validation. In this study, we showed two examples of qualitative validation methods based on experts advice and field knowledge that revealed very helpful to complement mathematical performance measures. These methods validated our results that appeared to be in accordance with experts' knowledge in the study area.

2.4.2 Multi-scale suitable habitat characteristics for Eurasian Pygmy owl and management recommendations

Our results showed that the Eurasian Pygmy owl predicted distribution depends on multi-scale variables, as it is the case for many other forest-dwelling birds (Mac Faden & Capen 2002; Grand & Cushman 2003; Sallabanks *et al.* 2006).

Among local variables, the two models showed that elevation is an important physical driver of the species presence in the study area. In other parts of its European range, the owl presence is generally not linked to elevation (Luoto *et al.* 2005; Virkkala *et al.* 2005). The relationship we found in the Vercors Mountain range is certainly due to its latitudinal location at the southern limit of the species range, where the landscapes which look like its boreal habitats are mainly located at high elevations. Mean annual temperature also improved the models consistency. Although elevation and mean annual temperature are generally much correlated, we found that the two variables are not always well related in the study area: the limestone soils of the Vercors Mountain range create a micro-environmental topography that often results in cold weather conditions even at low elevations. This characteristic could also explain the high contribution of topography in the two models, showing an effect of microclimatic conditions on species distribution: in our study area, if local temperature is sufficiently cold to allow Norway spruce to grow, the owl can breed in depressions lower in elevation than its main range.

At forest landscape scale, heterogeneity of stand types, percentage of open areas, diversity of forest types and spatial diversity of forest structures revealed important for the species. Their relationships with predicted occurrence reflected the owl ecological behaviour: the species can breed in close or open forests with open areas to hunt, which explain that most observations have been done in areas with 10-20 % of open areas. Then, several studies have showed that a mix of conifer and broadleaved tree species (especially beech) favour increasing owl preys populations (Solheim 1984). The Pygmy owl also depends on an intermediate level of stand type heterogeneity. It corresponds to the characteristics of occupied areas in the VNRP which are characterised by low stand type diversity and large patches of pure sparse even-aged Norway spruce forests or uneven-aged beech/fir/spruce forests.

Implementation of the two Eurasian Pygmy owl distribution models therefore helped to quantify multi-scale suitable habitat characteristics for this species and support other studies suggesting that factors at different spatial scales have to be considered in order to improve species conservation strategies (Noss 1983; Gaston *et al.* 2006; Mikusinski *et al.* 2007; Thogmartin & Knutson 2007). In particular, for each of the four landscape variables, we found specific thresholds values which can be traduced in management recommendations useful for the conservation of this species and related forest-dwelling biodiversity in the Vercors Mountain range: 1) to maintain 10 to 30 % of open areas (within or near forest cover) in forest landscapes, 2) to promote management practices favouring the dominance of large continuous patches of even or uneven-aged high forests with open canopies, 3) to maintain a mosaic of pure Norway spruce and mixed stands with large or decaying spruce trees potentially occupied by the Great Spotted Woodpecker, 4) to maintain a diversity of stand types characterised by different structural characteristics. These recommendations may be implemented in managed forest landscapes as biodiversity-friendly management practices. They can also be useful in protected areas as criteria for efficiency evaluation in the case of Pygmy owl and related species conservation as well as for forest-dwelling biodiversity monitoring over time.

2.4.3 Effects of including landscape variables in the model

LEV and LLEV models comparison showed that including landscape variables have two main consequences. Firstly, it modifies the composition in explanative variables and their percentage of contribution. Among local variables, three were selected in the two models: elevation, topography and mean annual temperature. The contributions of the two other variables which were selected in the LEV model (land cover and Norway spruce presence) may have been replaced by slope and landscape scale effects in the LLEV model (Table 1), suggesting possible complex interactions between some local and landscape variables.

Secondly, it leads to a narrow and discontinuous predicted suitable habitat distribution. This may be explained in two ways: i) the LEV model result reflected areas which are suitable for moving individuals activities but not for breeding; in this case, the species uses locally beneficial habitats continuums to accomplish most of its activities (hunting, defending its territory, etc.) but also considers landscape composition and configuration to select its breeding sites which are therefore characterised by a narrower distribution, corresponding to the results of the LLEV model or ii) the result of the LLEV model is not coherent and did not predict the species presence in numerous areas where it can actually breed. There were not enough known breeding sites locations available in the study area to know what could be the best explanation, but in any case, this result points out a

potentially strong driving effect of landscape structure and composition on the predicted presence of an emblematic forest-dwelling species.

2.4.4 Owl predicted distribution in protected areas

The species predicted presence appeared to be well represented in the protected network, in particular in the HPV natural reserve (which is also a Natura 2000 area) which encompassed a high proportion of the owl suitable habitats according to the two models (LEV and LLEV) results. Comparatively, other Natura 2000 sites together included only a small percentage of predicted suitable habitats.

The HPV natural reserve has the particularity to encompass several protection statuses and is dominated by cold Norway spruce forests which gathered all beneficial environmental characteristics for the Eurasian Pygmy owl. These two characteristics could have lead to high prediction consistency in this area. However, despite the presence of several overlapping protection status, public forests have been exploited for timber since 2003 in selective harvest systems and today, the main effects of the protection is to limit touristic activities which reduce species disturbance. Thus, the strong predictions of the species presence in this area are certainly due to beneficial forest physiognomy and environmental conditions instead of being directly linked to an effect of area protection, like demonstrated in another similar study on lichens in mountain areas (Martínez *et al.* 2006).

Contrary to several studies that have highlighted a lack of protected areas efficiency and representativeness (Lindenmayer & Franklin 1997; Oldfield *et al.* 2004; Branquart *et al.* 2008; Thomaes *et al.* 2008), this work shows that protected network of the Vercors Mountain range encompasses a high proportion of the Eurasian Pygmy owl predicted distribution. As this species reflects the presence of numerous other forest-dwelling species, this result suggests that in our study area, protected sites have a good potential to help forest biodiversity conservation. Nevertheless, in this part of the Alps, the species still depends on remaining cold refuge sites, which make it at risk to become locally endangered through habitat loss due to climate change. Thus, in order to prevent Eurasian Pygmy owl and all other related forest-dwelling species decline risk, aforementioned management guidelines should be considered in these areas, as well as in all other areas which have been predicted as suitable for the owl.

2.5 **Conclusion**

The presence-only SDM approach implemented in this work revealed useful to quantify Eurasian Pygmy owl suitable habitat characteristics at two spatial scales. It has also supported key management recommendations for improving this species and related forest-dwelling species

conservation at a regional level, pointing out the importance of landscape scale characteristics to improve conservation efficiency in both protected and managed areas. Furthermore, the resulting occurrence maps appeared to be effective as spatially explicit tools to analyse protected area efficiency regarding the conservation of a particular species.

Thus, in addition to applications related to large-scale species distribution modelling, SDM approaches could also be useful to improve knowledge on species habitats at different spatial scales, to define precise species-oriented management recommendations and as tools for evaluation and monitoring of protected area networks efficiency. In the today context of biodiversity loss, where we still lack effective methods for biodiversity monitoring and conservation, SDM approaches therefore constitute a promising multi-functional tool with different applications towards species conservation planning and implementation.

2.6 Acknowledgements

This work was financially supported by a graduate student research fellowship to M. Redon from Grenoble University and by funds from the FORGECO project (ANR-09-STRA-02-01). The authors wish to thank David Loose from the Bird Protection Organisation (LPO) for providing documentation about the owl ecology and for his expert knowledge advice to improve model results. Special appreciation goes to Bruno Veillet who drew the mental map of the Eurasian Pygmy owl distribution and to Benoît Betton who participated to the experts' workshop. We also thank members of the National Forest Office naturalist network and the persons in charge of the owl surveys in the Vercors Mountain range who provided most of the owl observation data and important feedback on the results.

2.7 Tables

Table 1-aIII. Environmental variables used in the Maxent modelling approach, for the two categories of models: only local variables (LEV model); local and landscape variables (LLEV model).

Scale	Input data	Range of values	Data source
Local	Elevation ^{ab}	500 - 1800 m	French DEM (French National Geographic Institute)
	Aspect	Classes: South, South-West, West, North-West, North, North-East, East, South-East	
	Topography ^{ab}	12 classes from plains to steep slopes	
	Slope ^b	0 - 400 °	
	Mean annual temperature ^{ab} (Monthly average over 1970 - 2000)	5.2 - 12.6 °C	French Weather Institute (Météo France)
	Type of forest cover ^a	Classes: coniferous, mixed, broadleaved, open areas	Classification and segmentation of satellite images (SPOT 4 and 5)
	Natural and semi-natural habitats	Level 2 of CORINE Biotopes typology: 41.1, 43.1, 42.2, 42.1, 41.4, 41.7, 42.4, 42.5, 44.3 and open areas	
	Norway Spruce presence ^a	0 - 1	Database from National Alpine Botanical Conservatory (CBNA)
	Stand type	Classes: high forests, two-staged forests, multi-staged forests, simple coppices, coppices with standards.	National Forest Office maps
Forest landscape	Diversity of forest cover types ^b	0 - 1.1	Fragstats (Mac Garical 2002) quantitative metrics of landscape heterogeneity
	Heterogeneity of forest stands ^b	0 - 2.72	
	Percentage of open areas ^b	0 - 97 %	
	Spatial diversity of forest structures ^b	1 - 4	Field data (2009 -2010) (Redon et al., submitted)
	Forest cover map 2006	Forest/non-forest mask	Join Research Center (Pekkarinen & Reithmaier 2009)

^a Significant contribution to the LEV model; ^b significant contribution to the LLEV model

Table 2-aIII. Critical threshold values constraining the Eurasian Pygmy Owl distribution at the forest landscape scale.

Environmental variable	Threshold value	Range in the study area	Interpretation
Heterogeneity of forest stands	1.4	0.02 - 2.16	suitable < value < unsuitable
Percentage of open areas	40 %	0 - 100 %	
Diversity of forest cover types	0.4	0 - 1.1	unsuitable < value < suitable
Spatial diversity of forest structures	3	1 - 4	

2.8 Figures

Figure 1-aIII. Study area location (cf. Figure1-aI).

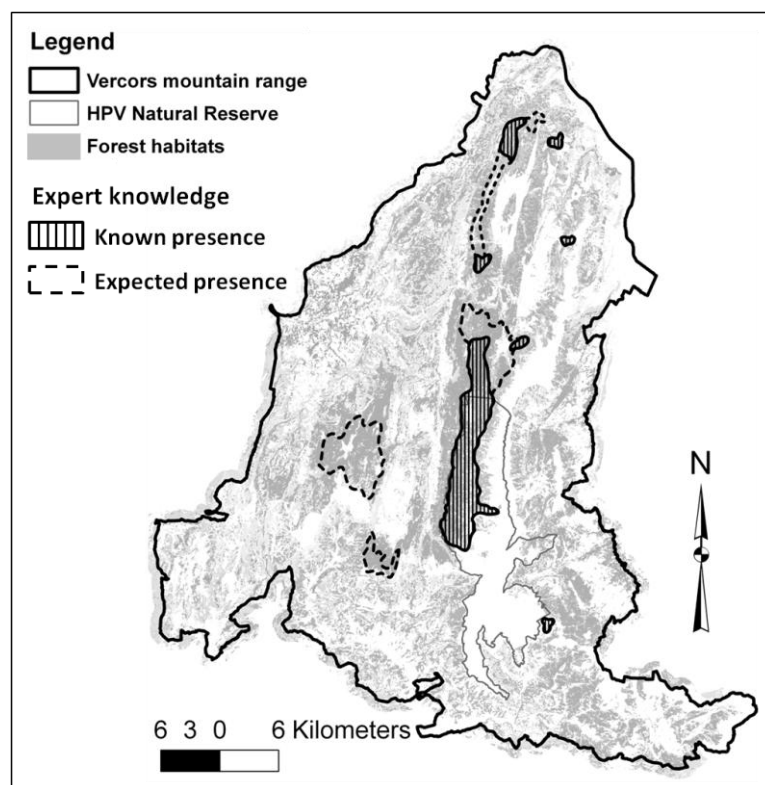


Figure 2-aIII. Expert mental map of the Eurasian Pygmy owl distribution in the Vercors Mountain range

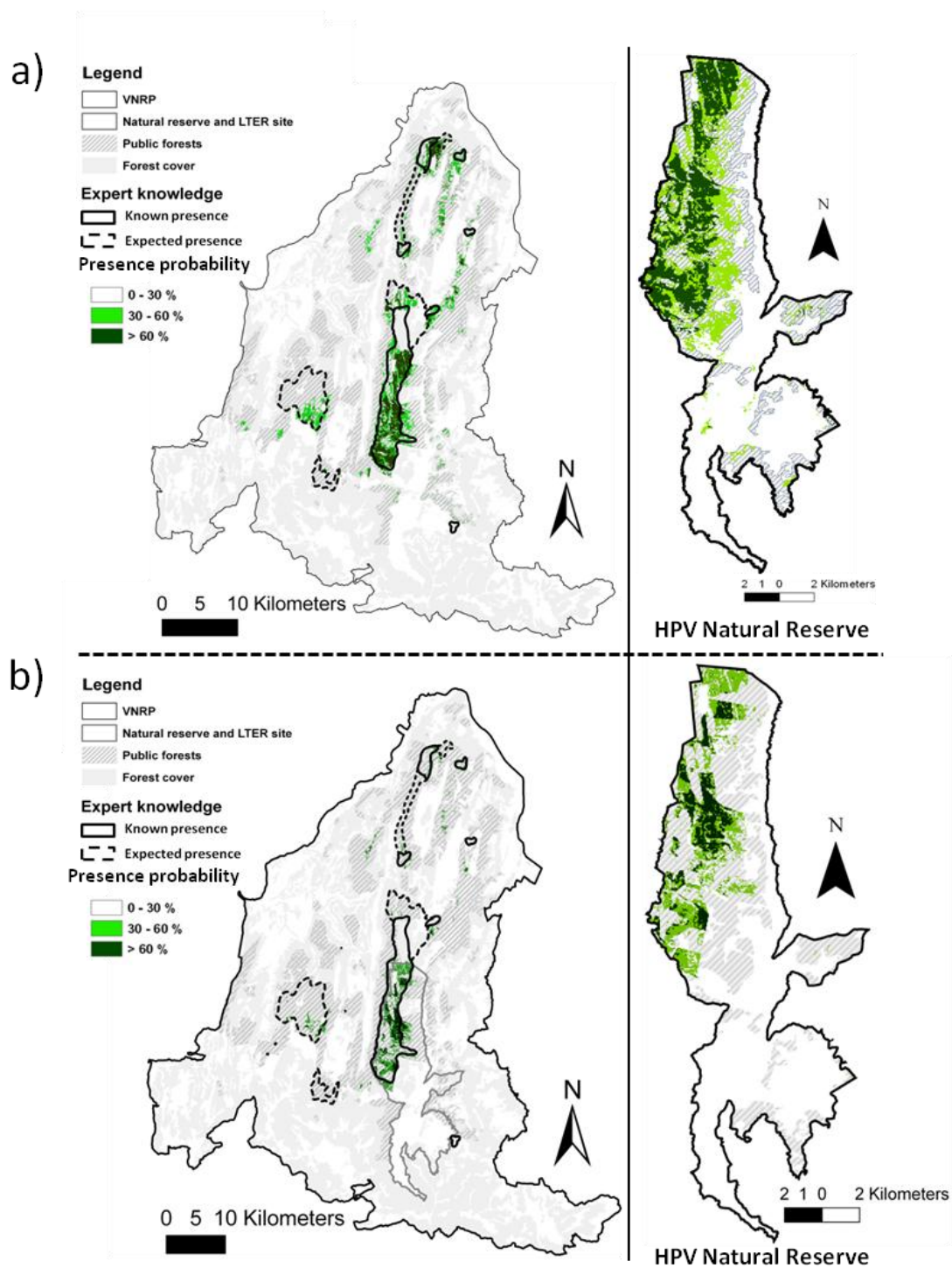


Figure 3-aiii. Predicted Eurasian Pygmy owl distribution in the Vercors Mountain range and overlapping with the expert mental map; a) Maxent model implemented without landscape variables (LEV model); b) Maxent model implemented with local and landscape variables (LLEV model).

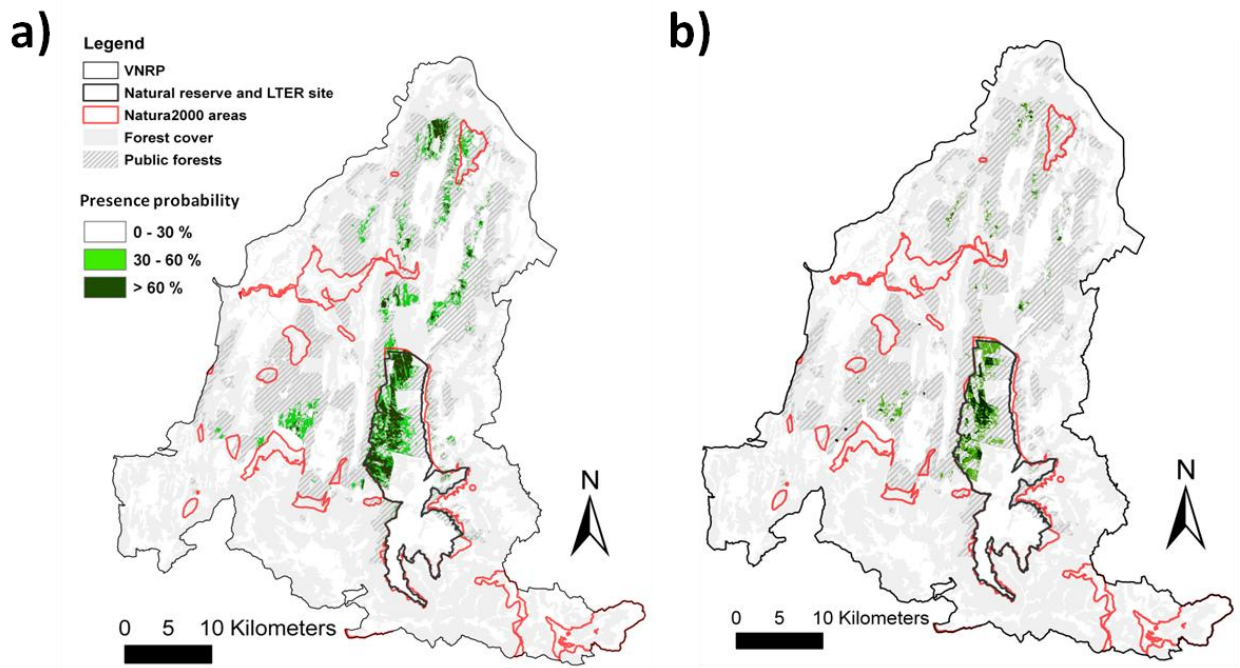


Figure 4-aIII. Overlap between the predicted Eurasian Pygmy owl distribution and the protected area network of the Vercors Mountain range: a) in the case of the LEV model (local variables only); b) in the case of the LLEV (Local and Landscape scale environmental variables).

3 Article IV - Effects of increasing landscape heterogeneity on local plant species richness: how much is enough?

Mathilde REDON¹, Laurent BERGÈS², Sandra LUQUE¹ & Thomas CORDONNIER¹

¹ Irstea, UR EMGR Ecosystèmes Montagnards, 2 rue de la Papeterie-BP 76, Saint-Martin-d'Hères, F-38402, France

² Irstea, UR EMAX Ecosystèmes méditerranéens et risques, 3275 route Cézanne - Le Tholonet Aix-en-Provence, F-13612, France

Short title

Landscape heterogeneity and plant species richness

Paper status

Submitted - Journal of Vegetation Science.

Abstract

Questions: Does an increase in forest spatial heterogeneity favour understory plant species richness at low values of heterogeneity? Do higher values of spatial heterogeneity have a negative effect on local plant species richness?

Location: Public forests of the Vercors' Natural Regional Park, French Alps

Methods: Forest landscape heterogeneity was quantified with five independent criteria evaluated in buffer areas of 20-hectares created around 375 vegetation data plots. The five criteria were: spatial heterogeneity of stand types, spatial heterogeneity of forest habitats, diversity of forest types, average stand structural complexity and spatial complementarities of stand structures. Two types of plant species richness were considered: forest species richness and total species richness. Stepwise multiple linear regressions were used to analyse the relationships between species richness and forest spatial heterogeneity in buffer areas.

Results: The relationships between plant species richness and landscape heterogeneity varied according to heterogeneity metrics and the type of species present (total species richness or forest species richness). In particular, we found a slight decrease in forest species richness at very high levels of heterogeneity for two heterogeneity criteria, indicating that intermediate levels of heterogeneity may support more species than higher levels in heterogeneous landscapes. However, for two other criteria, the relationships were negative although the magnitude was small.

Conclusions: Our results contributed to the global validation of the first assumption, but were insufficient to confirm a systematic negative effect of very high levels of heterogeneity on local plant species richness. We suggest that further studies are needed to specifically investigate the range of scales at which the quadratic relationships between local plant species richness and forest heterogeneity we found are maintained. Other taxa should also be investigated to further test this trend.

Keywords

Intermediate heterogeneity hypothesis; intra-forest heterogeneity; quadratic relationships; understory diversity; mountain forests

Résumé en français

Un des principes fondamentaux en écologie est qu'un environnement comprenant une grande hétérogénéité d'habitats et de ressources permet le maintien d'un plus grand nombre d'espèces qu'un environnement homogène. Cependant, l'augmentation de l'hétérogénéité des habitats à une échelle spatiale donnée peut être liée à une diminution de la taille des patchs et à une augmentation de l'isolation des patchs d'habitats, avec des conséquences potentiellement négatives pour les espèces qui y sont inféodées. Cet effet contradictoire peut conduire à une relation unimodale entre la diversité en espèces et l'hétérogénéité spatiale dans un environnement donné. Dans cette étude, nous analysons l'effet de l'augmentation de l'hétérogénéité de la mosaïque forestière sur la richesse floristique forestière locale dans les Alpes françaises afin de tester trois hypothèses : (i) pour de faibles valeurs d'hétérogénéité spatiale, l'augmentation de l'hétérogénéité conduit à une augmentation de la richesse en espèces, (ii) il existe une valeur d'hétérogénéité à laquelle un optimum est atteint dans la relation, (iii) pour de fortes valeurs d'hétérogénéité, l'effet de l'hétérogénéité sur la richesse en espèces devient négatif. L'hétérogénéité spatiale de la mosaïque forestière a été quantifiée avec cinq critères indépendants, évalués dans des buffers de 20 hectares créés autour des relevés de végétation. Les résultats montrent que les relations entre la diversité en espèces et l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque forestière varient selon les indices utilisés pour mesurer l'hétérogénéité et le type de richesse considéré (richesse totale ou richesse forestière). En particulier, nous avons trouvé une légère diminution de la richesse en espèces pour de très fortes valeurs de l'hétérogénéité dans le cas de deux critères. Ce résultat suggère que dans une mosaïque hétérogène, un niveau intermédiaire d'hétérogénéité permet le maintien d'un plus grand nombre d'espèces qu'une très forte hétérogénéité. Les relations sont par contre négatives bien qu'avec une faible magnitude pour deux autres critères. Globalement, les résultats contribuent à la validation de nos deux premières hypothèses mais ne permettent pas de conclure sur un effet négatif systématique de forts niveaux d'hétérogénéité sur la diversité locale des espèces. Nous suggérons que d'autres taxons, en particulier faunistiques, devraient être étudiés pour pouvoir aller plus loin dans l'analyse de cet effet.

Mots clés

Hétérogénéité intermédiaire ; hétérogénéité intra-forestière ; relations quadratiques ; diversité du sous-bois ; forêts de montagne

3.1 Introduction

One of the basic assumptions in ecology is that there are positive relationships between landscape heterogeneity and species richness at different spatial scales (Tews et al. 2004; Storch et al. 2007; Lundholm 2009). This assumption is related to the niche theory, which links the fitness of individuals to their environment (Grinnell 1917; Hutchinson 1957; Tamme et al. 2010). It states that each species is adapted to a particular set of abiotic conditions and biotic interactions, which determine the long-term persistence of populations. Niche divergence between species is one of the most important factors determining species coexistence in heterogeneous landscapes (Lundholm 2009). For instance, two categories of species might be distinguished according to their niche width: generalist species, which can benefit from different habitats in heterogeneous environments, and specialist species, which are dependent on a restricted range of resources or habitats and are more frequent in homogeneous environments (Clavel et al. 2010; Devictor et al. 2010). Thus, in a given area, a diversity of habitats favours the coexistence of specialist species that are linked to each of these habitats and generalist species that may use several habitats (Holt et al. 1999; Fahrig et al. 2011). This statement has led to the assumption that an area providing a wide amount and variety of resources or habitats (high heterogeneity) might support more species than a homogeneous area (Rosenzweig 1995; Fraser 1998; Polechová & Storch 2008). In heterogeneous areas, species richness at a local scale also appears to be directly affected by surrounding landscape heterogeneity, as it can be enriched by species or seed dispersal from neighbouring habitats (Steiner & Köhler 2003; Zelený et al. 2010).

Relationships between species richness and landscape heterogeneity have been largely investigated, particularly since the 1970s (e.g. Roff 1974). For instance, numerous studies have highlighted positive relationships for different aspects of spatial heterogeneity with respect to the local and regional species richness of plants (Skov 1997; Pausas et al. 2003; Dufour et al. 2006) and vertebrates (Fraser 1998; Atauri & De Lucio 2001; Hagan & Meehan 2002; Mac Faden & Capen 2002). Nevertheless, these relationships appear more complex than generally expected. While numerous studies have revealed positive effects of increasing landscape heterogeneity on species richness, others have found neutral or negative effects, depending on the measures used to quantify heterogeneity, the taxonomic group considered (Wilson 2000) or the scale of analysis (Steiner & Köhler 2003; Tamme et al. 2010). At a given spatial scale, increasing spatial heterogeneity may reflect an increase in patch number and patch type diversity, but could also lead to a decline in patch size and increase in the isolation of habitat patches, with negative consequences for specialist species (Ripple et al. 1991; Mladenoff et al. 1993; Fahrig 2003; Dufour et al. 2006). Thus, there is a trade-off between increasing heterogeneity and habitat fragmentation, the first favouring generalist species

(adapted to heterogeneous environments), the second negatively affecting specialist species (adapted to homogeneous environments) (Palmer 1992; Harrison 1999; Devictor et al. 2008; Zelený et al. 2010). This duality in the effect of heterogeneity on biodiversity leads to the following assumptions regarding the relationships between heterogeneity and species richness in a landscape: (i) at low values of heterogeneity, an increase in heterogeneity favours local and regional species richness, (ii) there is an optimum value at which an equilibrium is reached between increasing generalist species and decreasing specialist species, (iii) higher values of spatial heterogeneity have a negative effect on local and regional species richness, due to the gradual disappearance of specialist species and saturation in the number of generalist species.

We found very few studies that directly address such possible adverse effects of a strong increase in forest spatial heterogeneity on forest-dwelling species richness in forest mosaics of continuous cover. While several studies have demonstrated the negative effects of increasing forest fragmentation with respect to intensively managed landscapes (e.g. Spies 1994; Ripple 1991), very few studies have focused on similar effects in forests managed with continuous cover systems. In these extensively managed forests, timber harvesting has also led to a shift in forest landscape characteristics (more fragmented but also more heterogeneous) but in a different way; the mosaic is composed of different types of more or less closed forest stands, instead of the clear-cut/young plantation/mature plantation pattern found in intensively harvested forests (Mladenoff et al. 1993; Ares et al. 2009; Eyre et al. 2010). The possible effects of this particular forest landscape pattern on forest-dwelling biodiversity are still not precisely known. Therefore, there is a crucial need to learn more about relationships between species richness and landscape heterogeneity in these forests. This will help to plan before introducing management initiatives that may lead to unwanted effects on global biodiversity over time.

In this study, we investigated trends in the relationships between plant species richness and landscape heterogeneity in heterogeneous mountain forests of the French Alps. We tested the assumption that the relationship between forest landscape heterogeneity and local plant species richness reaches an optimum before decreasing at very high levels of heterogeneity. We performed the analyses on two species groups: (i) all species and (ii) forest species, which included species linked to closed forest habitats. Forest landscape heterogeneity was quantified using five criteria that reflected different components of spatial heterogeneity; two criteria represented spatial heterogeneity resulting from natural environmental gradients (forest habitats and forest cover types). The other three criteria reflected heterogeneity resulting from forest management practices, with two being based on the analysis of stand structural complexity, while the last reflected the spatial heterogeneity of stand types.

3.2 Method

3.2.1 Study area

This work was conducted within the Vercors Natural Regional Park (VNRP), an area located at the border between the northern and the southern French Alps (Fig. 1). The Park covers 206 000 hectares of land, of which 139 000 hectares are forested. The study area encompasses a wide altitudinal range (500–2200 m), with heterogeneous mountain topography. This results in a fine-scale mosaic of soil and microclimatic characteristics leading to a high diversification of natural and semi-natural habitats in the forest landscape. The most common forest habitats are European beech (*Fagus sylvatica*, Linnaeus), mixed beech- silver fir (*Abies alba*, Miller), silver fir and Norway spruce (*Picea abies*, Karst) forests. These tree species are often accompanied by several secondary species, such as sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*, L.), Italian maple (*Acer opalus*, Mill.), common whitebeam (*Sorbus aria*, Crantz), European mountain ash (*Sorbus aucuparia*, L.) and mountain pine (*Pinus uncinata*, Ramond) at high elevations. These forests are characterised by a tightly interspersed mosaic of diversified stand types, resulting from a wide range of management practices over time. At low elevations (500–1100 m), forests are dominated by coppice-like stands, generally composed of broadleaved species and silver fir standards. Intermediate elevations (1100–1600 m) encompass a mosaic of diversified stands with single or multi-layered canopies dominated by coniferous or mixed conifer-broadleaved species composition. At high elevations (>1600 m), the forest structure tends to be more even-aged, with pure mountain pine or pure Norway spruce forests.

3.2.2 Data

a) Vegetation data

We used 1472 data plots recorded between 1994 and 2007 by the National Alpine Botanic Conservatory. Plots were stratified according to stand types and forest habitats. Each plot covered an area of about 1960 m² (25 m radius), in which all occurring species were identified. The five most frequent understory species encountered were: *Prenanthes purpurea* (L.), *Dryopteris filix-mas* (L.), *Galium odoratum* (L.), *Vaccinium myrtillus* (L.) and *Sorbus aucuparia* (L.). We considered two types of species richness: (i) total species richness (TSR), which encompassed both forest species and open areas species, and (ii) forest species richness (FSR), which only included species that were highly dependent on closed forest conditions, according to Rameau (1993). For TSR, a total of 1047 species were recorded, with an average of 27.3 species per plot (range: 2–64). FSR encompassed 59 species, with a mean four species per plot (range: 0–16). All of the subsequent analyses were conducted separately for the two species groups.

b) Cartographic data

The analysis of landscape heterogeneity was based on two 10-m spatial resolution raster datasets, which represented two important drivers of forest landscape heterogeneity within the study area: (i) a map of natural and semi-natural forest habitats (surrogate for environmental conditions and gradients) and (ii) a map of forest stand structural diversity (surrogate for forest management).

The first raster map was produced by classification of SPOT (© CNES [2010], distribution Spot Image S.A) images (2004-2005, 2009), using *Définiens*®, Erdas Imagine and ArcGIS 9.3 software (see (Breton et al. 2011) for details). This map was classified according to CORINE Biotope European typology, which resulted in 10 forest habitat classes: European beech and beech-silver fir forests (41.1 and 43.1), Norway spruce forests (42.2), silver fir forests (42.1), mixed ravine and slope forests (41.4), thermophilous oak woods (41.7), mountain pine forests (42.4), Scots pine (*Pinus sylvestris*, L.) forests (42.5), stream European ash (*Fraxinus excelsior*, L.) woods (44.3) and open areas (Fig. 2a).

The second map was built in two steps using the ArcGIS 9.3 interface. We first gathered and harmonised vector maps of stand structural diversity from the French National Forest Office (ONF). Seven stand types were delineated according to decreasing levels in forest structural diversity: multi-staged forests, two-staged forests, high forests, mixed coppice and high forests, simple coppices, young forests and young plantations (Fig. 3). Second, the generated map was rasterised to produce a 10 m resolution raster dataset with eight forest stand classes, i.e. one for each of the seven forest stand types and a non-forest class (Fig. 2a).

3.2.3 Analysis of landscape heterogeneity

Landscape heterogeneity was computed within buffer areas of 250-m radius (20-ha area) created around each data plot, using ArcGIS 9.3 software. This buffer area allowed most of the spatial variability of forest habitats and stand types around the plots to be captured. It also corresponded to the scale at which management goals are implemented and, thus, influence forest spatial heterogeneity in the study area. To avoid an overlap between the areas, buffers were only created for plots that were at least 500 m apart from each other, with all other plots being discarded. In total, 375 plots were used for the analysis.

In each buffer, forest landscape heterogeneity was described based on five criteria reflecting different factors of spatial heterogeneity. Each criterion calculation was based on a combination of one or several quantitative indices describing forest habitat and stand type heterogeneity (Table 1). Two criteria were computed based on the forest habitat map. In order to consider each criteria separately, this map was analysed at two different typological levels: (i) spatial heterogeneity of

forest habitats (full ten-class typology) and (ii) diversity of forest types (classification aggregated at a four-class level: coniferous, broadleaved, mixed and non-forest lands). The three other criteria were based on the analysis of the stand type map.

a) Spatial heterogeneity of forest habitats and stand types

These two criteria were based on the same four metrics, which were computed respectively on the forest habitat and stand type raster datasets: area-weighted median patch size (AREA_WMD), patch richness (PR), patch equitability (SIEI) and patch continuity (MESH). All of these metrics reflect complementary intra-forest mosaic characteristics that are considered to be related to forest biodiversity (Harner & Harper 1976; Enoksson et al. 1995; Skov 1997; Bender et al. 1998; Ribe et al. 1998; Werner & Raffa 2000; Chávez & Macdonald 2010). We used Fragstats 3.3 for metrics calculations. Details on the mathematical expressions and meaning of the indices are provided on the corresponding web site (Mcgarical et al. 2002).

To compute a global index of spatial heterogeneity for forest habitats (HFH) and stand types (HST), we decided to aggregate the four landscape metrics in two steps. We first rescaled the metrics range of values between 0 and 1 to make them commensurable. Then, we added the four metric values as:

$$\text{Spatial heterogeneity} = \sum (\text{AREA_WMD} + \text{PR} + \text{SIEI} + \text{MESH})$$

In the study area, forest habitat heterogeneity varied between 0 and 2.20, while forest stand type heterogeneity varied between 0 and 2.72 (see Fig. 2b for corresponding illustrations).

b) Diversity of forest types

The diversity of forest types (DFT) was calculated with the Shannon diversity index:

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i * \ln(p_i), \text{ with } p_i = \frac{n_i}{N}$$

Where n_i is the number of patches for the forest' type i and N is the total number of forest types' patches present in a considered area.

The index varies between 0, when the landscape is dominated by one forest type (i.e. coniferous, broadleaved or mixed), and $\ln(N_{max})$ (i.e. 1.1 in our study area), when patch type diversity is maximal (i.e. seven types are present) and each forest type occupies the same area.

c) Average stand structural complexity and spatial complementarities of stand structure

A high diversity of structural components contributes to forest landscape heterogeneity at the stand level, with positive effects on undergrowth plant species richness and abundance (Bazzaz 1975; Brososke et al. 2001; Bagnaresi et al. 2002; Macdonald & Fenniak 2007; Ares et al. 2009). In

addition, several studies suggest that a diversified mosaic of stand types with different structural characteristics might shelter more plant species at the landscape scale (Skov 1997; Battles et al. 2001; Thysell & Carey 2001; Chávez & Macdonald 2010) compared to homogeneous forest landscapes.

Average stand structural complexity (ASSC) was based on the analysis of the different levels of stand structural complexity that were present in a given buffer area, according to its composition in stand types (see Appendix 1 for details on the ranking of stand types based on structural diversity level). ASSC was computed as the area-weighted sum of stand structural complexity levels as follows:

$$AWSC = \sum_{ij} \frac{c_i * S_{ij}}{TA}$$

Where c_i is the rank of a given stand type (i.e. 7 for multi-staged and 1 for young forests); S_{ij} is the area of the patch j of the stand type i and TA equals total landscape area.

ASSC varied between zero in the case of a non-forested landscape and seven when the buffer area encompassed only multi-staged forests.

Spatial complementarities of stand structures (SCS) reflected the number of stand structural attributes which were highly represented by adjacent stand types in a given buffer area, among dead wood volume (m^3/ha), heterogeneity of diameters estimated through the coefficient of variation, basal area of large trees (m^2/ha) and tree species richness. SCS was a categorical criterion that varied between one and four. It was equal to one when the buffer area encompassed only one stand type (with either a complex structure or not), or when the buffer area contained several stand types that were each characterised by the same configuration of structural attributes (e.g. all with high tree species richness and low values for the three other structural attributes). The value was maximal when the landscape encompassed at least four different stand types (generally of different diversity levels), which resulted in high values for the four structural attributes at the scale of the buffer area. Thus, although ASSC could be very high when the buffer area was dominated by just one diversified stand type (100% of multi-staged forests produces the maximum value: seven), several structurally different stands had to be simultaneously present for high SCS value.

d) Local variables

Local environmental variables for each plot were also evaluated. We first extracted values from six different raster datasets: elevation (Digital Elevation Model (DEM) from the French National Geographic Institute), pH (adapted from Gégout 2010), slope and aspect (derived from the DEM), mean annual temperature (monthly average during 1970–2000 from the French Weather Institute)

and mean annual precipitation (monthly average during 2001–2007; French Weather Institute). We then characterised the plots by intersecting them with the stand types and the forest habitats maps.

3.2.4 Data analysis

The relationships between local floristic richness and spatial heterogeneity in buffer areas were analysed using stepwise multiple linear regressions in R 2.11.1 (R core team, 2010). We first tested the effects of the five criteria of landscape heterogeneity (ASSC, SCS, DFT, HFH, and HST) and then, for the two spatial heterogeneity criteria (forest habitats and stand types), we investigated which indices among the four better predict species richness (PR, SIEI, AREA_WMD and MESH).

To limit the effects of environmental conditions on local species richness, we focused our analyses on European beech and fir-beech habitats. These habitats encompassed quite homogeneous environmental conditions, and had the largest distribution in the study area (50.6 % of fir-beech forests and 17.6 % of beech forests, representing 68.1 % of total forest cover), including the largest amount of available data (174 data plots). We also included local environmental variables in the models to control for a potential residual effect of abiotic conditions. We then performed analyses for all forest habitats to verify the consistency of trends found for beech-habitats alone (Scots pine forests and thermophilous oak woods were excluded as they encompassed highly variable abiotic conditions compared to the other habitats).

According to the shape of the species richness distribution, we used Gaussian family models to analyse total species richness and Poisson family models for forest species richness, which contained many zero values, following the method of Skov (1997).

In each case, we tested all possible combinations of variables, including landscape variables in a quadratic form, to identify the potential effects of maximal values on local plant species richness. As the number of variables was high relative to the number of observations, we used a specific R package (model.select 0.3) which allowed the number of observations in the calculation of the AIC value to be included. This tool also automatically estimates the consistency of all possible combinations of variables based on a single first general model that includes all variables (San Martin & Schtickzelle 2011). We therefore used this tool to select the most parsimonious models and then, as this tool did not provide detailed variable significance and percentage of contribution for each model, we ran each selected model with the glm function in R to calculate model parameters for each explanatory variable independent of the others.

3.3 Results

Multiple linear regressions showed that, despite the residual effects of local environmental variables, total species richness (TSR) and forest species richness (FSR) were significantly related to different criteria of spatial heterogeneity. The type of relationship (variables involved, magnitude and direction) differed according to the species richness considered (TSR or FSR), but was generally similar between the two groups of habitats in which data plots were located (beech-habitats or all habitats combined) (Table 2 and 3).

First, we noticed a driving effect of local stand type, regardless of the type of richness or habitat group considered. Detailed analysis of model parameters revealed that TSR and FSR were generally the lowest in simple coppices and young forests. TSR was generally maximal in plantations and mixed coppices with high forests, whereas FSR was highest in mixed coppice with high forests and in two-staged forests, although these results were not significant for FSR.

Then, regardless of the group of habitats, we observed that TSR was related to just one heterogeneity criterion, the spatial heterogeneity of stand types. The relationship was negative, and analysis at the index level suggested little but significant negative effects of patch richness and median patch size on TSR in beech habitats. For all combined habitats, TSR was only negatively related to patch richness at the index level.

For FSR, the same criteria were selected in the two habitat groups; however the significance, the magnitude and the direction of the relationships varied slightly among groups. In the two habitat groups, we noticed a significant negative effect of forest type diversity, suggesting that a mixture of coniferous, broadleaved and mixed forests adversely affect FSR. We also highlighted a significant quadratic relationship between FSR and spatial heterogeneity of forest habitats that reached an optimum value, with all other conditions being equal (Fig. 4a). This effect of habitat heterogeneity appeared to be due to a strong positive link with habitat patch continuity and to the quadratic effect of patch size equitability on FSR (Fig. 4b). We also found a significant negative effect of patch richness. However, its magnitude was low and certainly has little influence the relationship direction at the criteria level.

In beech habitats, FSR was positively linked to the spatial complementarities of stand structures, although the magnitude of this effect was low (Table 3). FSR was also related to this criterion for all combined habitats, but in a quadratic form reaching an optimum value (Fig. 5).

3.4 Discussion

The results showed that the relationship between species richness and landscape heterogeneity varied according to the heterogeneity metrics involved and the type of species richness considered. The results were generally consistent between beech habitats and all combined habitats, showing that they were partially independent from the environmental conditions around the data plots.

As often expected, we found a positive relationship between local forest species richness and two criteria describing landscape composition and configuration: the spatial heterogeneity of forest habitats and the spatial complementarities of stand structures. However, these relationships were generally quadratic showing that at very high values of heterogeneity criteria, the relationship reached an optimum (Fig. 4 and 5). This trend was particularly strong in the case of forest habitat heterogeneity, which showed the highest magnitude regardless of the habitat groups considered. As an example, in beech habitats, 1.3 species were gained (with a mean four species per plot) when this criteria varied between 0.5 and 2.0. These results support our first assumption that very high levels of heterogeneity (according to the range of values present in the study area) can lead to the disappearance of the primary positive effect of increasing heterogeneity on species richness. In particular, as spatial heterogeneity increases, generalist species may progressively replace specialist species, which cannot maintain viable populations when habitat patches are too small (Holt 1997; Harrison 1999; Devictor et al. 2008). Nevertheless, at the spatial scale considered in our study, our results do not provide a clear trend towards the negative effect of very high heterogeneity value on species richness. Indeed, as plant species mainly depend on local conditions, they may be less sensitive to fragmentation than other mobile species (Peterken & Game 1981; Brunet 1993; Gazol & Ibáñez 2010). In addition, several studies have shown that some forest plant species are poor dispersers, due to clonal reproduction or long generation times, and are therefore able to maintain populations in small, isolated habitat patches during a long period of time after patch size reduction (Honnay et al. 1999; Graae et al. 2004; Honnay et al. 2005). Hence, other taxa should be investigated to further test our first assumption, especially the expected negative effects of very high levels of spatial heterogeneity on species richness.

The quadratic relationships that we found for two criteria suggest that in heterogeneous landscapes, intermediate levels of heterogeneity may support more species than high levels of heterogeneity. Hence, global species richness would be maximised if a given landscape encompasses a diversified mosaic of habitat patches, with patches large enough to allow the maintenance of viable specialist species populations (Harner & Harper 1976; Honnay et al. 1999; Steiner & Köhler 2003; Økland et al. 2006). This assumption corresponds to the intermediate heterogeneity hypothesis

proposed by Fahrig et al. (2011), which states that ‘increasing heterogeneity will positively affect biodiversity up to some point [...] where the negative effects of fragmentation may outweigh the positive effects of heterogeneity, resulting in biodiversity declines’. Very few studies have actually demonstrated this trend (but see Körner & Jeltsch 2008). Our original quadratic relationships may be linked to the fact that, in France, mountain forests are recognised as highly spatially heterogeneous systems, and are characterised by complex stand structures (Buongiorno et al. 1995). Thus, these forests might encompass a wider range of landscape level heterogeneity compared to other study areas, where positive relationships between species richness and landscape heterogeneity have been found. Hence, it is possible that the lowest heterogeneity values recorded in our study area correspond to the intermediate or high heterogeneity values of other studies, allowing the detection of a plateau.

Our results also showed negative relationships between species richness and some heterogeneity criteria. In particular, the diversity of forest types (i.e. coniferous, broadleaved, mixed) was negatively related to local forest species richness (FSR). However, this effect was of low magnitude compared to other heterogeneity criteria, such as forest habitat heterogeneity. Many other studies have shown that the diversification of overstory tree species (especially a mix of coniferous and broadleaved species) could positively influence local undergrowth species richness and composition (Crozier & Boerner 1984; Saetre et al. 1997; Macdonald & Fenniak 2007; Chávez & Macdonald 2010); hence we expected a positive effect of the diversity of forest types on local FSR. Our results did not support this assumption, and may be explained by increasing evidence that species specialisation/generalisation patterns are dependent on spatial-scale. For example, several studies suggest that some species can be generalists (colonise a diversity of habitats) at a given scale, while they behave as specialists (linked to only one type of habitats) at a different scale (Fox & Morrow 1981; Hughes 2000; Devictor et al. 2010). In our case, the diversity of forest types was computed at a four-class typological level instead of ten-class (habitats) or eight-class (stand types) levels, as considered for the other criteria. Therefore, each forest type encompassed several forest habitats and/or stand types, as if it had been calculated at a larger spatial scale. Hence, it is possible that FSR was mainly composed of species that are specialists for one type of canopy composition (coniferous, broadleaved, mixed), while being generalists at a lower typological scale (within each forest type) where they can colonise a diversity of habitats and stand types.

In the same way, we found strong negative relationships between total species richness (TSR) and the spatial heterogeneity of stand types (HST). This result contrasts with several other studies which show positive effects of stand type diversity on large-scale species richness (Skov 1997; Beese & Bryant 1999; Battles et al. 2001; Ares et al. 2009). In our study, the negative relationship between

TSR and stand type heterogeneity might be related to the fact that TSR is mainly composed of species not strictly linked to closed forest habitats (83% of non-strict forest species on average for plots located in all habitats combined and 84% for beech habitats). In this case, species could occupy a wide diversity of habitats among which forest habitats are just one option. This may explain why TSR values are higher in landscapes characterised by low forest patch richness and small forest patch size embedded within large non-forested areas which have not been considered as distinct patch types in our classification (i.e. rocks, cliffs, meadows, large clearings).

However, very few studies have highlighted negative relationships between plant species richness and landscape heterogeneity, and our explanations remain hypothetical. Further quantitative analysis should be implemented to investigate the effects of different spatial heterogeneity criteria on local species richness. Specifically, our explanations linked to the distinction between specialist versus generalist plant species could be discussed, as plants are not able to move and cannot actively select different habitats or stand types. Our results also suggest that the response of richness depends on the taxonomic group being considered, showing that further studies should include other taxonomic groups and a range of criteria to compare trends between groups and determine what factors are important for the different species groups.

The magnitude of the relationship between species richness and spatial heterogeneity was generally weak, suggesting that other forest characteristics contribute to determine local species richness in forests. Indeed, species richness has already been related to many other factors, such as elevation, rainfall, temperature, soil characteristics (i.e. pH, moisture), forest cover continuity and density (basal area), silvicultural treatments, management history, species dispersal abilities, and changes in heterogeneity and species interactions across time (Peterken & Game 1984; Whitney & Foster 1988; Dzwonko & Loster 1992; Brunet 1993; Vivian-Smith 1997; Vojta 2007). The results of our study showed that species richness also depends on local variables, in particular local stand type (i.e. local forest structural complexity). We also showed contrasting effects of different stand types, especially for total species richness, supporting the results of several other studies, which also highlighted effects of stand structure on undergrowth species richness and composition (Beese & Bryant 1999; Griffis et al. 2001; Decocq et al. 2004; Moora et al. 2007). Environmental variables, such as soil pH, slope and mean annual temperature, also influenced plant species richness, although their effects were weak and dependent on the type of richness considered. Overall, our results showed that local plant species richness depends on a combination of local and landscape-level factors, as demonstrated in other studies (Lobo et al. 2001; Dufour et al. 2006; Torras et al. 2008; Costanza et al. 2011).

3.5 Conclusion

In this study, we showed that the relationships between local forest plant species richness and landscape heterogeneity are generally positive until an optimum value in heterogeneity where equilibrium is reached before a potential shift in the direction of the relationship. However, we were not able to determine whether there was a systematic negative effect of very high levels of heterogeneity on local plant species richness.

We mainly found positive and quadratic relationships between local plant species richness and several heterogeneity variables, but, in some cases, we also found negative relationships which were difficult to explain. Therefore, further studies are needed to specifically investigate the range of scales at which the quadratic relationships between local plant species richness and landscape heterogeneity found in this study are maintained, and to test whether similar relationships exist for other taxonomic groups. Furthermore, our results showed that the shape and the magnitude of the relationship between species richness and landscape heterogeneity depend on the criteria and indices used to describe landscape heterogeneity. As an increasing number of studies are focusing on the use of landscape heterogeneity analysis as a surrogate for large-scale biodiversity assessment, we highlight the fact that these analyses should include several criteria that reflect different heterogeneity factors which are carefully selected for their positive relationships with species diversity. In conclusion, there remains much to learn about the relationships between species richness and landscape heterogeneity, which appear increasingly complex as more detailed studies are conducted.

3.6 Acknowledgements

This work was financially supported by a graduate student research fellowship to M. Redon from Grenoble University, France and by funds from the FORGECO project (ANR-09-STRA-02-01). We thank NFO which has provided vector maps of stand structures for all public forests in the study area. We also thank Vincent Thierion and Vincent Breton for providing the raster dataset of the Vercors mountain range natural habitats. Special appreciation goes to the National Alpine Botanic Conservatory which provided all vegetation data.

3.7 Tables

Table 1-aIV. Summary of explanative variables included in regression models (cont = continuous variables; cat = categorical variables). Values represent ranges and means for data plots located in all forest habitats gathered except Scots pine forests and thermophilous oak woods.

LOCAL ENVIRONMENTAL VARIABLES	Type of variable	Range of values or number of observations per category among selected buffers	Mean values and standard deviation for continuous variables
pH	Continuous	5.4 - 6.8	5.82 (+/- 0.21)
Mean annual precipitations	Continuous	1142 - 1743 mm	1401.9 (+/- 122.5)
Slope	Continuous	0.7 - 105 °	26.4 (+/- 17.4)
Mean annual temperature	Continuous	5.8 - 10.3 °C	7.40 (+/- 0.70)
Elevation	Continuous	823 - 1676 m	1342.0 (+/- 137.6)
Aspect	Categorical	East (49), North (22), North-east (20), North-west (38), West (50), South (16), South-east (34), South-west (25)	
Stand type	Categorical	Multi-staged forests (106), two-staged forests (29), high forests (57), mixed coppice with high forests (17), simple coppices (20), young forests (5), young plantations (11) and non-forest (9)	
Forest type	Categorical	Coniferous (68), broadleaved (35), mixed (151), open areas (0)	
Forest habitat	Categorical	Beech forests (34), mixed beech-silver fir forests (140), Norway spruce forests (34), mountain pine forests (26), silver fir forests (8), mixed ravine and slope forests (12) and open areas (0)	
LANDSCAPE-SCALE CRITERIA AND INDICES			
Average stand structural complexity (ASSC)	Continuous criteria	0.73 - 7	4.81 (+/- 1.36)
Spatial complementarities of stand structures (SCS)	Categorical criteria	1 - 4	2.25 (+/- 0.88)
Diversity of forest types (DFT)	Continuous criteria	0 - 1.05	0.54 (+/- 0.32)
Spatial heterogeneity of forest habitats (HFH)	Continuous criteria	0.5 - 2.0	1.55 (+/- 0.25)
Median patch area (AREA_WMD)	Continuous index	0.0002 - 1	0.04 (+/-0.13)
Patch continuity (MESH)	Continuous index	0.12 - 93.86	11.27 (+/-13.09)
Patch richness (PR)	Categorical index	1 - 7	3.52 (+/- 1.16)
Patch equitability (SIEI)	Continuous index	0 - 0.99	0.48 (+/- 0.35)
Spatial heterogeneity of stand types (HST)	Continuous criteria	0.14 - 2.16	1.49 (+/- 0.33)
Median patch area (AREA_WMD)	Continuous index	0.001 - 1	0.22 (+/- 0.30)
Patch continuity (MESH)	Continuous index	0.68 - 565.4	21.8 (+/- 53.5)
Patch richness (PR)	Categorical index	1 - 5	2.44 (+/- 1.09)
Patch equitability (SIEI)	Continuous index	0 - 0.99	0.49 (+/- 0.35)

Table 2-aIV. Summary of multiple linear regression models results for total species richness.

Habitats containing the data plots	Group of heterogeneity variables	Relationship direction	Percentage of contribution to the model (significance)	Selected heterogeneity variables	Relationship direction	Percentage of contribution to the model (significance)
Beech forests	HST	-	4.7 % (**)	Patch richness	-	1.1 % (+)
				Area-weighted median patch size	-	2.3 % (*)
	pH	-	4.1 % (**)	Mean annual precipitations	-	3.8 % (**)
	Local stand type		11.2 % (**)	Local stand type		11.4 % (**)
Total contribution to the models			20.0%			18.7%
All habitats	HST	-	0.8 % (+)	Patch richness	-	0.5 % (+)
	pH	-	1.4 % (*)	Mean annual precipitations	-	2.20 % (*)
	Local stand type		9.9 % (***)	Local stand type		9.7 % (***)
				Slope	+	0.7 % (+)
Total contribution to the models			12.2%			13.1%

Significance levels: + ≤ 0.08 ; * ≤ 0.05 ; ** ≤ 0.01 ; *** ≤ 0.001

Table 3-aIV. Summary of multiple linear regression models results for forest species richness.

Habitats containing the data plots	Group of heterogeneity variables	Relationship direction	Percentage of contribution to the model (significance)	Selected heterogeneity variables	Relationship direction	Percentage of contribution to the model (significance)
Beech forests	HFH	polynomial	1.3 % (*)	Patch continuity	+	10.2 % (***)
				Patch equitability	polynomial	3.8 % (***)
				Patch richness	-	1.5 % (**)
	DFT	-	5.3 % (***)			
	SCS	+	2.3 % (***)			
	Local stand type		7.5 % (***)	Local stand type		6.4 % (***)
	Slope	-	2.5 % (***)			
	Mean annual precipitations	+	1.1 % (*)			
Total contribution to the models			20.1%			21.9%
All habitats	HFH	polynomial	2.2 % (**)	Patch continuity	+	8.9 % (***)
				Patch equitability	polynomial	4.9 % (***)
				Patch richness	-	0.5 % (*)
	DFT	-	3.0 % (***)			
	SCS	polynomial	3.9 % (***)			
	Local stand type		6.6 % (***)	Local stand type		5.5 % (***)
	Slope	-	0.9 % (**)			
	Mean annual precipitations	+	2.0 % (**)			
Total contribution to the models			18.7%			19.8%

Significance levels: ⁺ ≤ 0.08; * ≤ 0.05; ** ≤ 0.01; *** ≤ 0.001

3.8 Figures

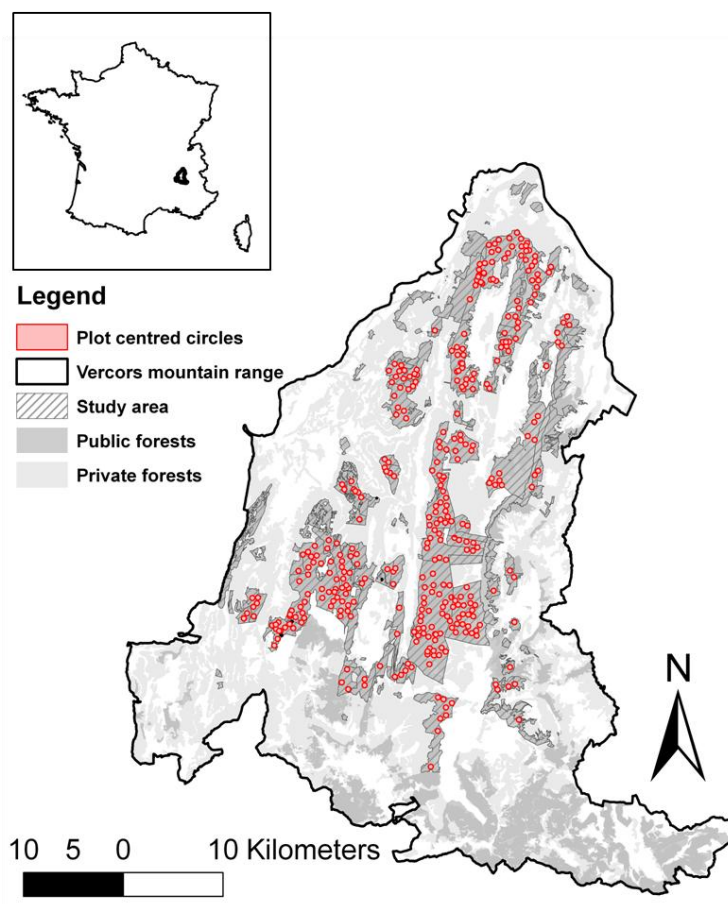


Figure 1-aIV. Study area location and distribution of plot centred circles.

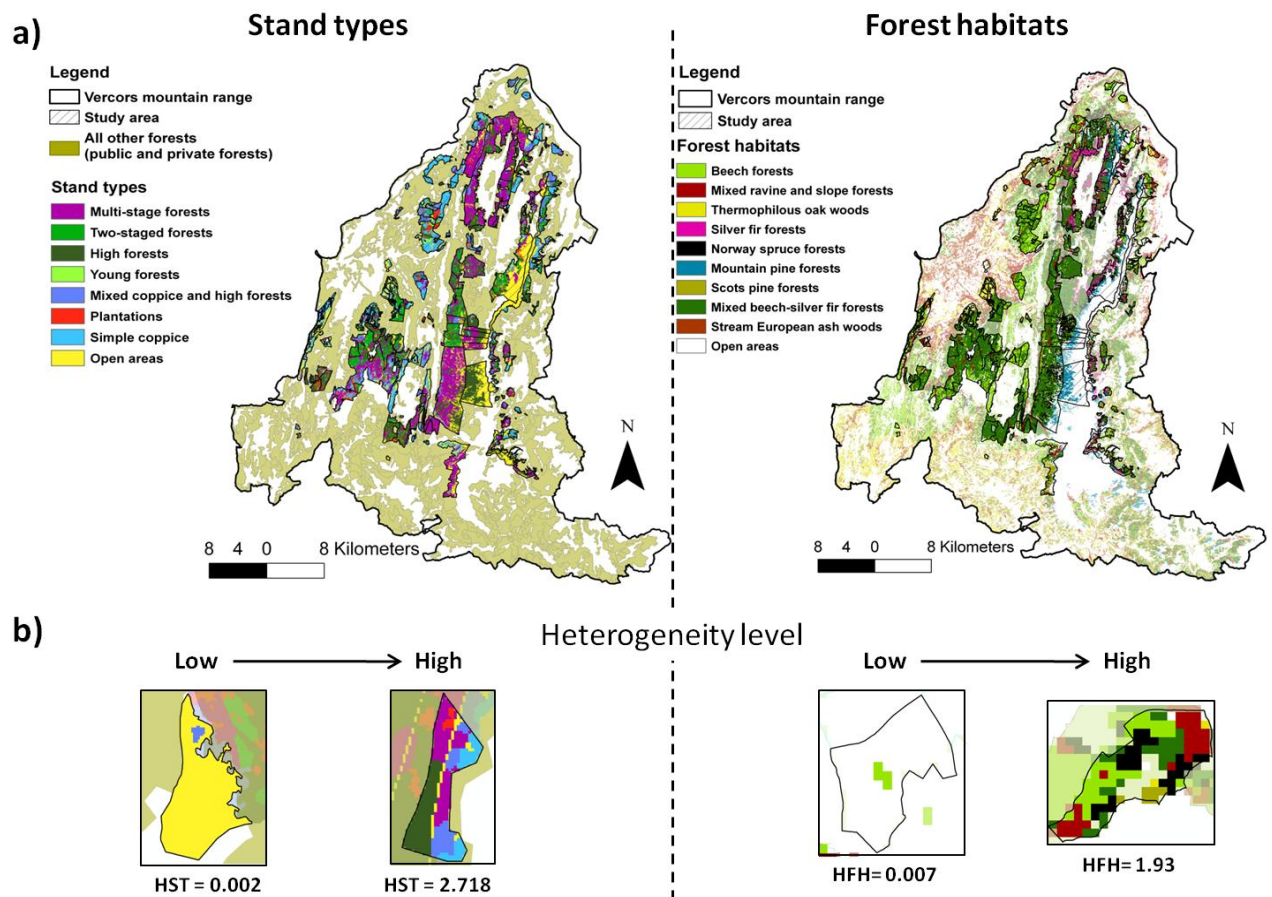


Figure 2-aIV. Cartographic data and heterogeneity illustrations. a) Raster maps of stand types and forest habitats present in the study area (resolution: 10 meters); b) illustrations of management units with contrasted heterogeneity levels for stand types (HST) and forest habitats (HFH).

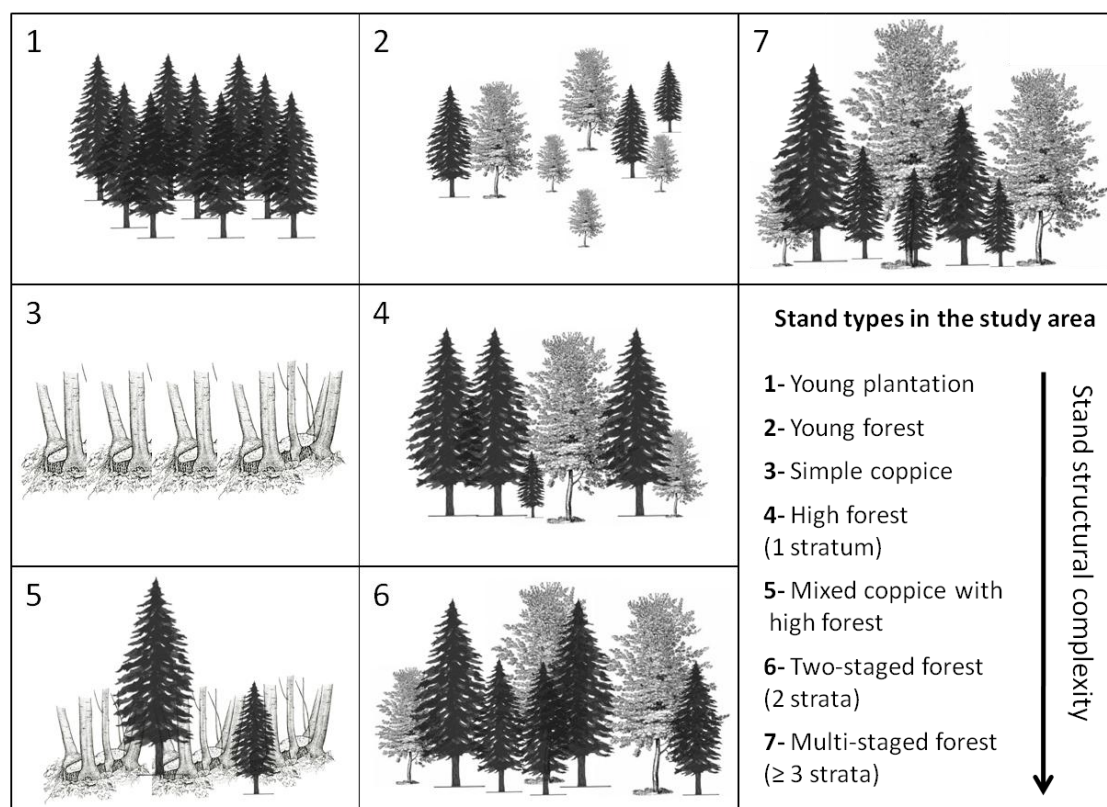


Figure 3-aIV. Stand types present in the study area, sorted by structural complexity level (+0 for non-forest areas).

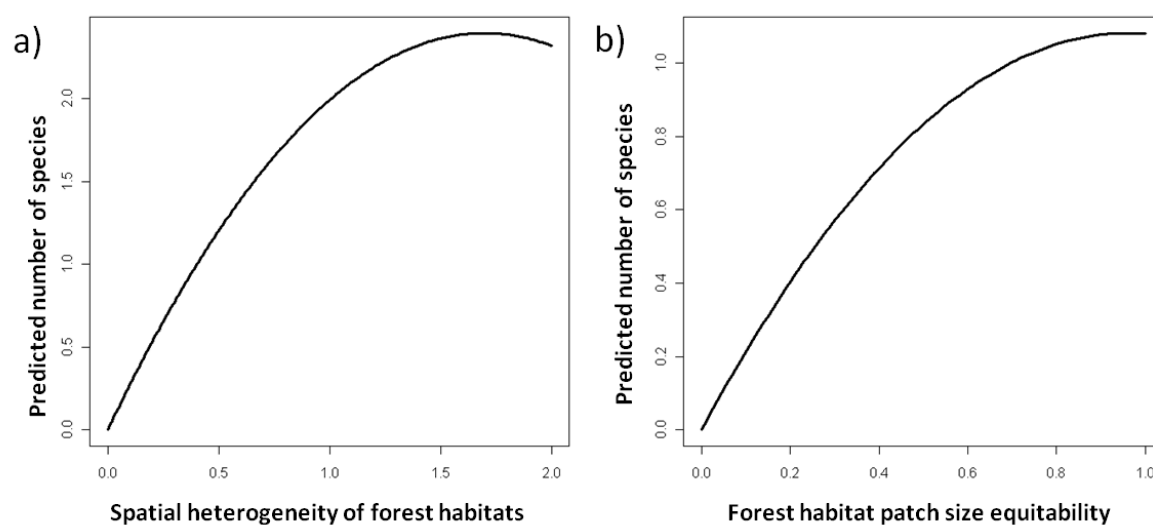


Figure 4-aIV. Quadratic relationships between forest species richness and spatial heterogeneity of forest habitats for plots located in beech habitats all else being equal. a) Quadratic relationship at the criteria level: HFH ; b) Quadratic relationship at the index level: patch size equitability.

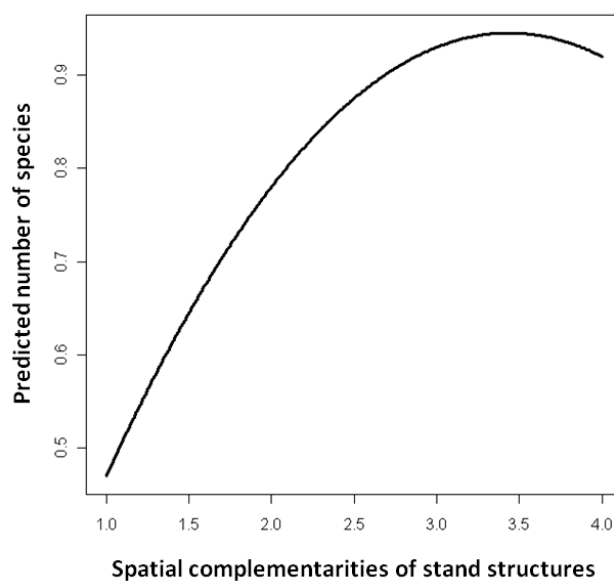


Figure 5-aIV. Quadratic relationship between forest species richness and spatial complementarities of stand structures (SCS) for plots located in all gathered habitats.

3.9 Appendix 1

See Appendix 1 chap. 2.9.

3.10 Complément d'analyse : relation entre l'indice de biodiversité spécifique potentielle (IBSP) et la richesse spécifique forestière

3.10.1 Préambule et méthode

Dans l'article IV, nous avons testé l'effet des critères et indicateurs décrivant l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque intra-forestière à l'échelle de 20 hectares (correspondant à la surface moyenne des parcelles) sur la richesse locale de la flore. Nous proposons ici de compléter ces analyses en testant l'effet de l'IBSP (combinaison des critères) calculé à l'échelle de 20 ha sur cette même richesse floristique locale. Nous avons utilisé les mêmes données, les deux mêmes types de richesse (richesse totale et richesse forestière) et les mêmes groupes d'habitats que dans l'article IV (tous les habitats confondus et les hêtraies-hêtraies mixtes). La démarche suivie pour l'analyse des données est également similaire : des modèles linéaires généralisés incluant les neuf mêmes variables environnementales sont utilisés afin de contrôler un effet résiduel potentiel des conditions abiotiques. Par contre nous ne nous sommes intéressés aux paramètres des modèles (significativité et magnitude) que pour l'IBSP. L'effet de celui-ci a été testé une fois l'effet des autres variables pris en compte. Nous avons également testé une forme quadratique de la relation entre l'indice et les deux richesses étudiées (richesse totale et richesse forestière).

3.10.2 Résultats et discussion

Les modèles testés ne permettent pas de mettre en évidence de relation quantitative entre la richesse totale et l'IBSP calculé à l'échelle de 20 ha (Tableau 1). Par contre, les résultats montrent des relations polynomiales (quadratiques) entre la richesse forestière et l'indice, quel que soit le groupe d'habitats considéré (Figure 6). Ces relations sont très significatives et d'une magnitude moyenne : quand l'indice varie de 4 à 14.63 (plage de valeurs calculées au sein des unités de 20 ha centrées sur les relevés), on observe un gain de 2 espèces pour tous les habitats confondus et de 1.4 espèces pour les hêtraies, pour une moyenne de 4 espèces par relevés. On constate donc une relation globalement positive entre la richesse forestière et l'IBSP, mais qui, comme dans le cas des critères d'hétérogénéité spatiale des habitats forestiers et de complémentarité spatiale des structures de peuplements, semble atteindre un plateau. Dans le cas des hêtraies, la courbe atteint même un optimum pour une valeur de l'indice égale à 11, avant de décroître nettement au-delà de cette valeur. La contribution de l'IBSP reste toutefois plus faible que celle obtenue pour certains critères d'hétérogénéité (cf. article IV), indiquant l'intérêt, pour la flore, de décomposer l'hétérogénéité globale selon différents critères.

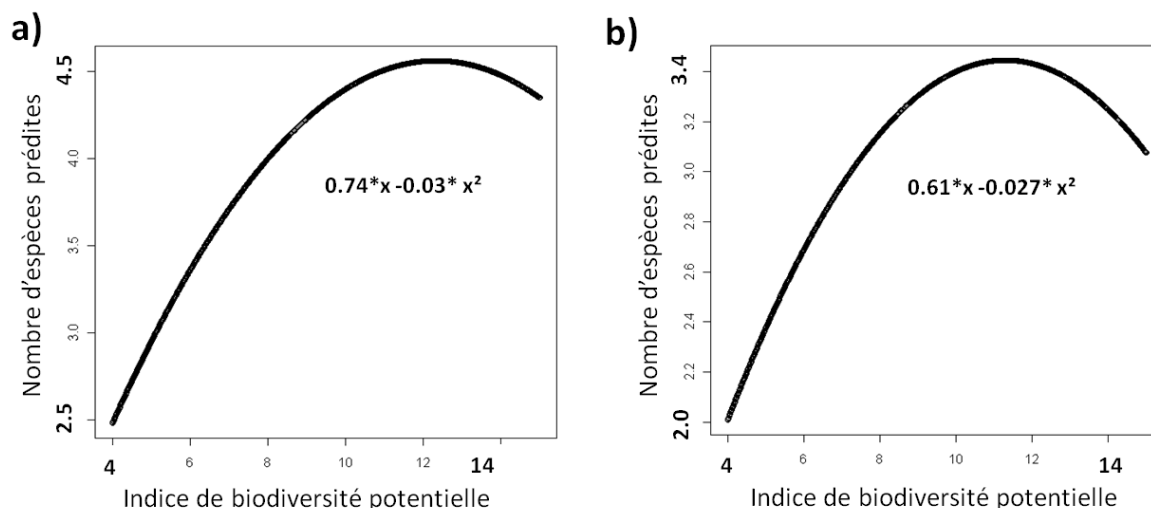


Figure 6. Illustration des relations quadratiques entre la richesse floristique forestière locale et l'indice de biodiversité spécifique potentielle calculé à l'échelle de la parcelle dans le cas a) de tous les habitats confondus et b) des hêtraies et hêtraies mixtes.

Ces résultats pour la richesse forestière supportent donc notre hypothèse initiale supposant qu'une très forte hétérogénéité spatiale (en fonction des situations représentées dans la zone d'étude) peut entraîner une inversion du sens de la relation (généralement positive) entre l'hétérogénéité spatiale et la richesse en espèce (cf. article IV). Comme discuté dans l'article IV, cette tendance serait principalement liée à la diminution de la taille des patchs et à l'augmentation de leur isolation dans la mosaïque forestière, entraînant une disparition progressive des espèces spécialistes qui ne peuvent pas se maintenir dans des patchs trop petits. Les résultats de l'article révèlent un plafonnement de la relation pour certains critères, sans toutefois pouvoir démontrer un effet négatif systématique pour de forts niveaux d'hétérogénéité. Les résultats obtenus avec l'IBSP permettent d'aller plus loin dans la vérification de cette hypothèse de « l'hétérogénéité intermédiaire », également proposée par Fahrig *et al.* (2011) dans le cas des milieux agricoles, avec toutefois un faible pourcentage de contribution de la variable. A ce jour, très peu d'études se sont penchées sur la validation de cette hypothèse, et notre résultat constitue un des premiers éléments supportant son bien-fondé en milieu intra-forestier. Un tel résultat ouvre des perspectives intéressantes pour approfondir les relations complexes entre l'hétérogénéité spatiale et la biodiversité forestière, qui restent encore largement méconnues.

Tableau 1. Synthèse des relations entre l'indice de biodiversité spécifique potentielle et la richesse floristique locale en fonction du type de richesse et du groupe d'habitats considérés.

Type de richesse spécifique	Groupe d'habitats	Sens de la relation	% de contribution de la variable
Richesse forestière	Hêtraies/hêtraies mixtes	Polynomiale	1.6 % (**)
	Tous les habitats	Polynomiale	2.7 % (***)
Richesse totale	Hêtraies/hêtraies mixtes	/	NS
	Tous les habitats	/	NS

Dans cette optique, nous avons commencé à creuser une piste sur la comparaison de la composition en espèces végétales dans des sites caractérisés par des niveaux (« faible », « assez-faible », « moyen », « fort » et « assez-fort ») d'hétérogénéité spatiale croissante (représentée par chacun des cinq critères utilisés pour la construction de l'IBSP puis par la combinaison des critères), pour déterminer s'il existe des groupes d'espèces inféodés à différents niveaux d'hétérogénéité spatiale de la mosaïque intra-forestière. Plus précisément, nous avons deux objectifs : 1/ de quantifier la similarité de la composition entre niveaux d'hétérogénéité et 2/ d'identifier des espèces spécifiques de chacun des niveaux d'hétérogénéité. Des résultats préliminaires basés sur le calcul d'indices de similarité de Jaccard et sur des macros Excel de recherche de spécificités permettent de distinguer trois grandes catégories d'espèces : 1/ des espèces liées à un niveau d'hétérogénéité donné pour un ou plusieurs critères et/ou pour la combinaison des critères, 2/ des espèces qui peuvent occuper plusieurs niveaux d'hétérogénéité différents (de 2 à 5), pour un ou plusieurs critères et/ou pour leur combinaison et 3/ des espèces qui sont représentées dans tous les niveaux d'hétérogénéité et ce pour tous les critères et leur combinaison. Ces résultats peuvent suggérer l'existence d'un gradient de spécialisation/généralisation, des espèces les plus spécialistes (adaptées à des environnements homogènes pour plusieurs critères voir tous les critères), aux plus généralistes (adaptées à des conditions hétérogènes pour plusieurs critères voire tous les critères). Cette piste de recherche semble prometteuse et pourrait contribuer à expliquer nos relations quadratiques.

4 Synthèse des résultats et conclusion sur la pertinence des critères et des indices d'hétérogénéité spatiale comme indicateurs de biodiversité

4.1 Synthèse des résultats

La modélisation de la distribution de la Chevêchette d'Europe et l'étude des relations entre la richesse floristique forestière locale et l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque forestière montrent

que la plupart des critères et des indicateurs utilisés pour la construction de l'Indice de Biodiversité Spécifique Potentielle (IBSP) permettent d'expliquer la répartition ou la richesse des groupes taxonomiques testés.

Parmi les cinq critères utilisés pour évaluer la biodiversité potentielle, trois contribuent à améliorer les prédictions de la répartition de la Chevêchette d'Europe à l'échelle intermédiaire des parcelles forestières : l'hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers, la diversité des formations forestières et la complémentarité spatiale des structures de peuplements. Cependant, les relations entre la probabilité de présence de l'espèce et ces critères ne sont pas linéaires et sont parfois difficiles à interpréter. Les résultats se traduisent davantage en termes de valeurs seuils délimitant des plages de valeurs des critères qui peuvent être considérées comme favorables ou non à l'espèce (cf. article III). Pour l'hétérogénéité spatiale des peuplements, l'espèce est plutôt liée à des valeurs faibles à intermédiaire du critère, tandis que pour les deux autres critères, c'est au contraire une forte diversité et complémentarité qui sont favorables (**Table 2-aIII**).

Dans le cas de la végétation de sous-bois, le sens, le degré de significativité et la magnitude des effets changent également en fonction des critères, du groupe d'espèces (richesse totale en espèces (TSR) ou richesse forestière (FSR)) et du groupe d'habitats considérés (hêtraies/hêtraies mixtes ou tous les habitats confondus). Pour la TSR, majoritairement composée d'espèces non-strictement inféodées aux forêts, l'hétérogénéité spatiale des peuplements est le seul critère qui présente une influence (négative) ; l'IBSP n'a pas d'effet non plus sur la TSR à l'échelle de 20 ha. Par contre, l'hétérogénéité spatiale des habitats, la complémentarité spatiale des structures et la diversité des formations forestières évaluées à l'échelle de 20 ha ont une influence significative sur la FSR. Ces critères ont généralement un effet positif et très significatif, bien que i) la magnitude de cet effet soit généralement faible, ii) dans certain cas cet effet atteigne un optimum et, iii) cet effet soit négatif mais de faible magnitude pour le critère de diversité des formations forestières. L'IBSP a également un effet globalement positif sur la FSR avec une magnitude plus élevée que pour les critères, mais la relation atteint également un optimum (Tableau 1), avant de commencer à s'inverser (tendance négative) dans le cas des hêtraies (Figure 6).

Le critère de complexité moyenne des structures (ASSC), par contre, n'est pas directement validé par les deux approches, puisqu'il n'est retenu comme variable explicative ni pour la présence de la Chevêchette d'Europe ni pour la richesse floristique locale. Toutefois, la structure *locale* des peuplements (au niveau des points de relevé floristiques), en lien avec leur degré de complexité (cf. article I), est le facteur le plus déterminant de la richesse locale en espèces végétales (cf. article IV). La complexité structurale des peuplements a donc un fort effet local sur la flore, mais cet effet disparaît quand elle est moyennée sur une plus grande surface (à l'échelle de 20 ha). Dans ce cas,

l'échelle spatiale d'analyse apparaît comme un facteur déterminant de la forme (i.e. sens, magnitude, degré de significativité) des relations entre le critère ASSC et la richesse floristique locale. D'autres études ont montré que *l'échelle spatiale de mesure de l'hétérogénéité* influençait la forme des relations entre l'hétérogénéité spatiale et la richesse ou l'abondance de la flore (Pausas *et al.* 2003; Steiner & Köhler 2003; Dufour *et al.* 2006; Costanza *et al.* 2011), mais aussi des oiseaux forestiers (Mac Faden & Capen 2002; Coreau & Martin 2007; Fearer *et al.* 2007; Thogmartin & Knutson 2007). La forme de ces relations est également influencée par l'échelle spatiale à laquelle la *diversité* de la flore ou de l'avifaune (e.g. diversité cumulée sur des surfaces croissantes emboîtées) est mesurée ; ainsi, la richesse mesurée localement ne répond pas de la même manière que la richesse mesurée dans l'ensemble de la mosaïque paysagère (Harner & Harper 1976; Harrison 1999; Steiner & Köhler 2003; Økland *et al.* 2006; Veech & Crist 2007).

Or, la validation de la pertinence des critères proposée dans cette partie II est basée sur une seule échelle spatiale d'analyse de l'hétérogénéité spatiale et de la diversité ou de la présence des espèces : respectivement échelle de la parcelle (20 ha) et échelle locale. La méthodologie développée dans ce travail de thèse dépend également de la pertinence des critères pour le diagnostic de la biodiversité à *l'échelle de la forêt* et des relations entre les critères et la diversité des espèces mesurée *dans l'ensemble de la mosaïque forestière*. Il est alors nécessaire de prévoir d'autres analyses permettant de tester la pertinence des critères dans ces deux situations. De plus, la validité de l'indice de biodiversité spécifique potentielle n'a été que très partiellement vérifiée dans ce travail et pourrait également faire l'objet d'études ultérieures.

4.2 Autres perspectives pour la validation de la pertinence des critères d'hétérogénéité

4.2.1 Avec les groupes taxonomique étudiés

Afin d'approfondir l'étude des relations entre les cinq critères d'hétérogénéité spatiale et la diversité des espèces à différentes échelles (i.e. de l'échelle locale à celle de la mosaïque paysagère pour la diversité des espèces et un gradient d'échelles incluant l'échelle de la forêt pour les critères) trois types d'analyses pourraient être envisagés : 1/ échelle de mesure de la richesse en espèces constante (échelle locale) et échelle de mesure de l'hétérogénéité variable (taille des buffers croissante), 2/ échelles de mesure de la richesse *et* de l'hétérogénéité variables et 3/ échelle de mesure de la richesse variable et échelle de mesure de l'hétérogénéité constante (dans le cas d'une mosaïque forestière suffisamment grande pour inclure plusieurs relevés taxonomiques).

Dans le cas de la flore, l'échelle de mesure de l'hétérogénéité spatiale pourrait être contrôlée en faisant varier la taille des buffers autour des relevés de végétation. Cela permettrait notamment de voir si les relations découvertes à l'échelle de 20 ha sont préservées d'une échelle à une autre. La variation de « l'échelle » de mesure de la richesse en espèces pourrait se traduire par le cumul de la richesse d'un nombre croissant de relevés, de plus en plus éloignés les uns des autres (e.g. richesse cumulée de 2 relevés adjacents, puis ajout des espèces présentes dans un troisième relevé, puis dans un quatrième, etc.), ou inclus dans des surfaces de plus en plus grandes. Dans le cas de la flore, il ne semble par contre pas pertinent de faire varier l'échelle spatiale de mesure de l'hétérogénéité jusqu'à l'échelle de la forêt (en moyenne 740 ha). Il serait donc intéressant de trouver un groupe taxonomique qui permette de vérifier la pertinence des critères d'hétérogénéité à cette échelle.

Dans le cas de la chouette, les points d'observation sont trop proches dans l'espace pour pouvoir réaliser des analyses similaires.

4.2.2 Avec d'autres groupes taxonomiques envisagés

Le choix des deux groupes taxonomiques étudiés était lié aux données disponibles dans la zone d'étude, et l'échantillonnage existant s'est avéré peu adapté pour une évaluation efficace des critères dans le cas de la Chevêchette d'Europe : les données existantes sont en effet agrégées dans la réserve biologique intégrale de la Réserve naturelle des Hauts Plateaux du Vercors, conduisant probablement à un manque de représentativité des milieux que l'espèce pourrait occuper dans le Vercors. Il serait alors intéressant de poursuivre ces investigations à l'aide de données et d'un protocole plus adapté, cherchant à obtenir une meilleure représentativité des situations présentes dans la zone d'étude.

Par ailleurs, d'autres groupes d'espèces pourraient être plus susceptibles de répondre aux critères aux échelles auxquelles ils ont été calculés. Les oiseaux, par exemple, sont souvent considérés comme de bons indicateurs de biodiversité, notamment en raison de leur facilité d'observation et d'identification, de leur capacité à réagir rapidement aux modifications du milieu et du fait que leur distribution est fortement déterminée par les caractéristiques de la mosaïque paysagère (Tucker *et al.* 1997; Humphrey & Watts 2004; Brossard *et al.* 2005; Archaux & Bakkaus 2007; Levrel 2007). De plus, de nombreuses études ont montré que les oiseaux forestiers utilisaient des habitats et des ressources localisés à différentes échelles (Mac Faden & Capen 2002; Grand & Cushman 2003; Sallabanks *et al.* 2006; Coreau & Martin 2007; Fearer *et al.* 2007; Thogmartin & Knutson 2007); ils constituent alors un bon sujet d'étude pour l'analyse des relations entre des variables environnementales et la biodiversité à différentes échelles spatiales. Une étude des relations entre la richesse ou l'abondance de l'avifaune forestière (incluant ou non la Chevêchette) et les cinq critères

d'hétérogénéité calculés à différentes échelles spatiales pourrait alors être envisagée afin d'apporter un nouvel éclairage sur leur évaluation. Les données disponibles dans la zone d'étude sont peu nombreuses et très dispersées. Elles ont été majoritairement réalisées dans le cadre du programme de Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC) et les observations sont effectuées dans des carrés de 2*2 km, au sein desquels 10 points d'écoute sont réalisés. Des carrés d'échantillonnage complémentaires pourraient être réalisés afin d'en obtenir suffisamment pour pouvoir cumuler la richesse observée entre points d'écoute au sein de chaque carré et réaliser des analyses sur les relations entre cette richesse et l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère environnante.

D'autre part, d'autres groupes taxonomiques (e.g. mousses, coléoptères saproxyliques, amphibiens) pourraient être échantillonnés dans des sites caractérisés par des niveaux de biodiversité potentielle croissante afin de valider directement la pertinence de l'indice de biodiversité spécifique potentielle. Cela permettrait notamment de vérifier que les secteurs où un fort potentiel de biodiversité forestière est prédit abritent effectivement une forte diversité en espèces.

PARTIE III

EXEMPLE D'APPLICATION DE LA MÉTHODE COMME OUTIL D'ANALYSE DE LA BIODIVERSITÉ POTENTIELLE DANS LES ESPACES PROTÉGÉS DU VERCORS

1 Contexte

Les réseaux d'espaces protégés constituent un des principaux moyens de protection du patrimoine naturel à l'échelle locale et régionale (Green & Paine 1997; Prendergast *et al.* 1999; Deguise & Kerr 2006; Cantarello & Newton 2008). Les surfaces à rôle de protection ont fortement augmenté au cours des vingt dernières années et couvrent aujourd'hui 11 % des milieux terrestres et 0.5 % des milieux aquatiques européens (Stolton 2008). Il existe aujourd'hui une grande diversité de statuts de protection, plus ou moins permissifs en regard des activités qui peuvent y être menées, et avec des objectifs différents en termes de conservation (Bücking 2003; Gaston *et al.* 2008). Ils peuvent par exemple cibler la protection d'une ou plusieurs espèces ou habitats naturels, veiller à l'intégration d'objectifs de protection du patrimoine naturel dans le développement des territoires au sens large ou promouvoir la libre évolution d'un milieu. Les différents réseaux étant établis avec des finalités différentes, les réseaux internationaux (e.g. réseaux européens Natura 2000, Ramsar) sont souvent superposés aux réseaux nationaux (Parcs naturels, réserves naturelles, etc.). En France, environ 20 % du territoire est inclus dans des espaces protégés (CBD 2005).

Par ailleurs, des méthodes de plus en plus sophistiquées ont été développées dans le but de faciliter la mise en place de réseaux de protection cohérents, telles que des méthodes de modélisation de la distribution d'espèces, des méthodes d'analyse multicritères ou autres algorithmes permettant d'optimiser le nombre d'espèces ou d'habitats protégés sur un minimum de surface, ou encore d'assurer une bonne représentativité des espaces protégés (Prendergast *et al.* 1999; Polasky *et al.* 2000; Virolainen *et al.* 2001; Siitonen 2003; Wilson *et al.* 2005; Stolton 2008). Cependant, malgré ces efforts, de nombreuses études récentes remettent en question la cohérence de ces réseaux et certaines ont même montré qu'ils ne permettaient pas toujours d'atteindre les objectifs de conservation escomptés (Oldfield *et al.* 2004; CBD 2005; Gaston *et al.* 2006; Godet *et al.* 2007; Branquart *et al.* 2008; Thomaes *et al.* 2008) (cf. discussion article III, article II). D'autres études montrent au contraire un effet positif de la protection des espaces pour la conservation de différents groupes taxonomiques (Martínez *et al.* 2006; Devictor *et al.* 2007; Jackson *et al.* 2009). Dans le massif

du Vercors, nous avons vu par exemple que le réseau Natura 2000 et surtout la réserve naturelle des Hauts Plateaux du Vercors pourraient jouer un rôle important dans le maintien de la Chevêchette d'Europe et des espèces forestières associées (cf. article III). La synthèse de Gaston *et al.* (2008) sur les espaces protégés en Europe montre que les tendances sont très contrastées en fonction de différents facteurs tels que les taxons considérés, les régions géographiques, le gradient altitudinal ou encore le degré d'intérêt économique des espaces. De manière générale, il apparaît surtout un manque d'outils d'évaluation opérationnels et de connaissances sur l'efficacité réelle des réseaux d'espaces protégés pour la protection du patrimoine naturel (Hanski & Walsh 2004; Gaston *et al.* 2006; Devictor *et al.* 2007; Cantarello & Newton 2008).

La méthode développée dans ce travail de thèse permet de spatialiser les enjeux de biodiversité potentielle dans la mosaïque forestière à différentes échelles (cf. **Figure 4-all**) et peut servir de support d'analyse de la situation dans les différents types d'espaces protégés de la zone d'étude.

Dans cette partie, nous cherchons à obtenir un premier aperçu général de la biodiversité potentielle dans les réseaux de protection de la zone d'étude en comparant la répartition de différents niveaux de biodiversité potentielle entre l'intérieur et l'extérieur des espaces protégés. Nous analysons également les valeurs des critères décrivant l'hétérogénéité spatiale dans différents types d'espaces protégés afin de déterminer leurs particularités. Ces questions ont déjà été partiellement abordées dans l'article II dont nous reprenons les résultats dans cette partie mais de façon plus détaillée et en les complétant par d'autres analyses plus approfondies.

2 Répartition de la biodiversité potentielle dans les espaces protégés du Vercors

2.1 Vue d'ensemble des espaces protégés dans le site d'étude

Le site d'étude est inclus dans le Parc naturel régional du Vercors qui comprend un important réseau d'espaces protégés, plus ou moins imbriqués. On y trouve en particulier 11 Espaces Naturels Sensibles (ENS) de départements (4 dans le Vercors drômois et 7 dans le Vercors isérois), la réserve naturelle des Hauts Plateaux du Vercors (RNHPV) qui fait partie du réseau international LTER (Long Term Ecological Research), 4 Réserves Biologiques Intégrales (RBIs) et 9 sites du réseau Natura 2000 (Figure 7). Ces différents statuts de protection sont plus ou moins stricts en ce qui concerne la protection de la biodiversité. Le PNR du Vercors inclut également des zones privilégiées d'inventaire des espèces, comme de nombreuses Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFFs) de type I et II et une grande Zone Importante pour la Conservation des Oiseaux (ZICO). Ces différents réseaux sont souvent superposés. Les sites Natura 2000, en particulier, englobent la

plupart des autres statuts de protection. On peut distinguer 5 grands secteurs de protection des espaces forestiers : 1/ la RNHPV (Réserve naturelle + site Natura 2000 +RBI), 2/ le site d'Engins (ENS + site Natura 2000 + RBI), 3/ le site des Ecouges (ENS + RBI), 4/ le cirque du Val-Ste-Marie (Site Natura 2000 + RBI, 5/ et le site d'Ambel (ENS + site Natura 2000) (Figure 7).

Malgré ces superpositions, nous avons choisi de traiter séparément les sites Natura 2000, la RNHPV (sachant qu'elle est elle-même un site Natura 2000) et les RBIs (toutes incluses dans des sites Natura 2000 sauf celle des Ecouges) (Tableau 2), car ces trois statuts de protection répondent à des problématiques bien différentes et ne sont pas soumis au même niveau de protection. Les RBIs font en effet l'objet d'une protection beaucoup plus stricte que la RNHPV et que les sites Natura 2000. Les autres statuts de protection, surtout les ENS, sont en grande majorité localisés en dehors de la zone d'étude ou nettement englobés dans d'autres statuts de protection. Ces espaces ne seront donc pas traités séparément.

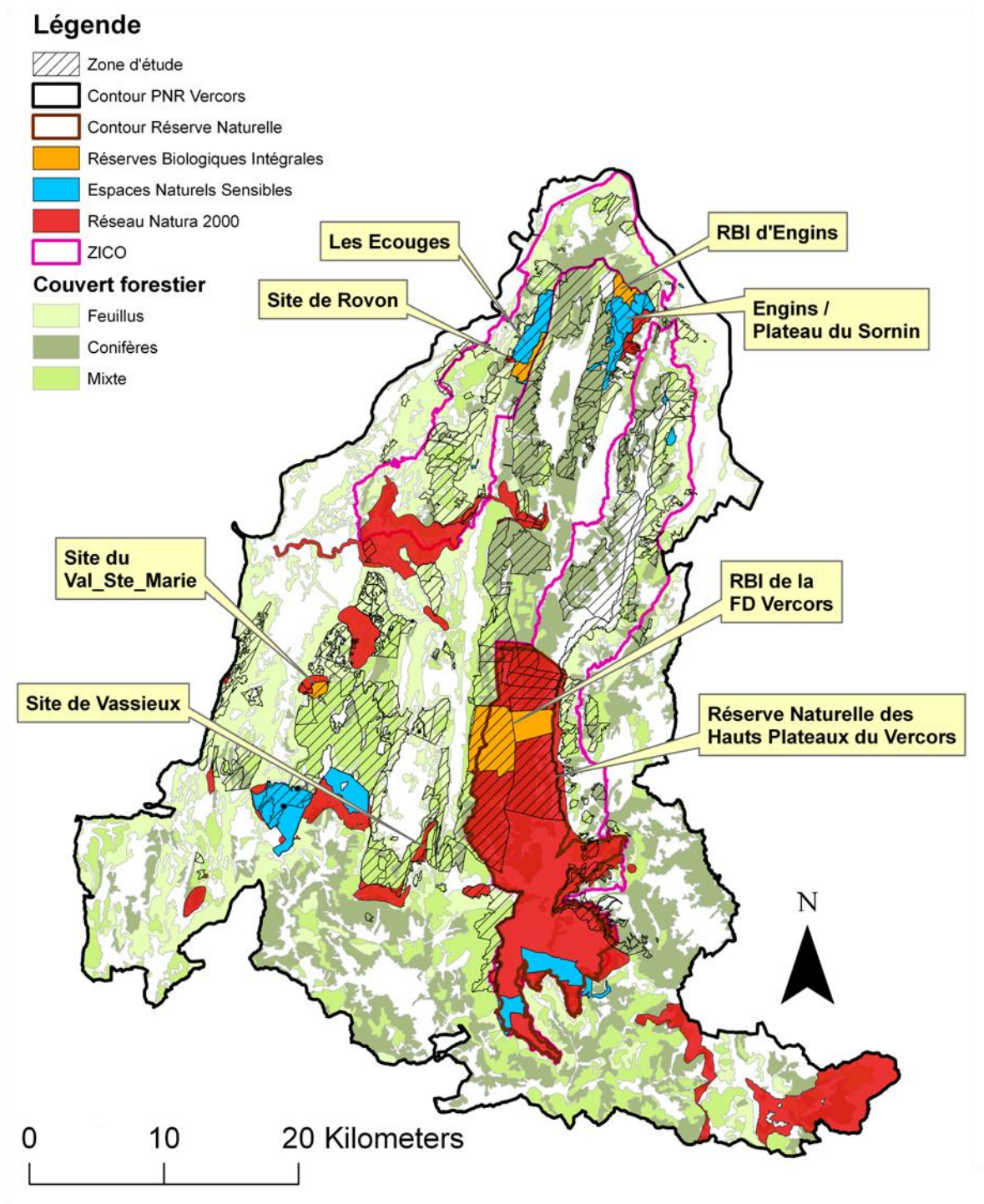


Figure 7. Le réseau des espaces protégés du massif du Vercors.

2.2 *Distribution de la biodiversité potentielle dans les espaces protégés*

2.2.1 Rappel de la méthode

Nous avons choisi de travailler avec les valeurs de l'Indice de Biodiversité Spécifique Potentielle (IBSP) calculées à l'échelle de la parcelle qui semblait, parmi les échelles envisagées dans la thèse, être la plus adaptée pour définir des tendances sur le réseau d'espaces protégés. La surface des parcelles est en effet généralement plus petite que celle des espaces protégés, ce qui permet d'obtenir une variabilité de valeurs au sein de ces espaces. Comme précisé dans l'article II, nous avons découpé la distribution de l'IBSP en cinq classes d'effectifs égaux : « faible », « assez faible », « moyen », « assez fort » et « fort », puis nous avons superposé la carte résultante avec une carte des espaces protégés de la zone d'étude (cf. **Figure 5-all**). Nous avons ensuite calculé le pourcentage de chaque classe de biodiversité potentielle inclus 1/ dans l'ensemble du réseau de protection puis 2/ dans chacun des trois statuts de protection sélectionnés.

2.2.2 Résultats

La zone d'étude comprend en tout 30 % de surfaces protégées (13626.3 ha) et 70 % de zones non protégées (31768.3 ha). Les cinq niveaux de biodiversité potentielle sont représentés de façon assez équilibrée dans l'ensemble de la zone d'étude, les secteurs à faible potentialité étant toutefois un peu plus présents (Figure 8).

La superposition de l'IBSP spatialisé et du réseau des espaces protégés montre que 42.7 % des sites à forte potentialité et 28.8 % des sites à potentialité assez-forte sont inclus dans le réseau d'espaces protégés. Les sites à biodiversité potentielle faible et assez faible y sont également bien représentés (respectivement 31.9 % et 24.6 %). Par contre, *en proportion de la surface*, les espaces protégés comprennent la plus forte proportion de site à fort potentiel (29.3 % contre 16.2 %) et une plus faible proportion de sites à potentialités moyennes (12.2 % contre 23.2 %) et assez faibles (16.8 % contre 21.3 %) que les espaces non protégés (cf. **Figure 6-all**). Globalement, la répartition par niveau de biodiversité potentielle est beaucoup plus équilibrée en dehors des espaces protégés qu'à l'intérieur, sauf pour le niveau « faible », dont la proportion varie peu entre l'intérieur et l'extérieur des espaces protégés (respectivement 21.9 % et 19.2 %). La répartition des niveaux de biodiversité potentielle semble donc plus contrastée dans le réseau de protection qu'en dehors (Figure 9 ; **Figure 6-all**).

Tableau 2. Description des espaces protégés retenus pour l'étude de la biodiversité potentielle dans le réseau de protection de la zone d'étude.

Sites protégés	Surface (ha)	Nb de parcelles	Altitude (m)	Description	
RBIs					
Val-Ste-Marie	119.6	4	493-1321	Cirque aux pentes abruptes; mosaïque de milieux remarquables; peu ou pas d'exploitation et forêt au stade quasi-climacique	
Engins	235.8	1	1400-1650	30 % de milieux non boisés et 70 % de zones boisées avec des habitats forestiers remarquables ; la roche est souvent apparente (lapiatz calcaires) et la réserve en eau faible, limitant le développement des peuplements. Pas d'exploitation depuis une soixantaine d'années.	
Ecouges	238.9	1	882-1636	Située dans l'ENS des Ecouges, non-exploitée depuis environ 8 ans. Habitats forestiers typiques des milieux montagnards.	
Hauts Plateaux du Vercors	2160.5	113	958-2017	Située dans la RNHPV. Fort gradient d'altitude d'Ouest en Est et nombreuses micro-variations du sol et de l'orientation, conduisant à une très grande variabilité des conditions abiotiques et une forte diversité des habitats forestiers.	
Sites Natura 2000					
Engins	1319.0	21	884-1662	Est également un ENS ; caractéristiques très variables, en partie similaires à celles de la RBI d'Engins.	L'ensemble des types de peuplements définis dans la zone d'étude et la majorité des habitats forestiers y sont représentés.
Rovon	71.4	5	515-1020	Grande diversité d'habitats forestiers ; peuplements dominées par des structures de type mélange taillis-futaie et taillis.	
Val-Ste-Marie	1235.1	4	493-1321	Mêmes contours et caractéristiques que la RBI correspondante.	
Hauts Plateaux du Vercors	9809.4	193		Englobe également la RBI des Hauts Plateaux du Vercors ; également caractérisé par un fort gradient d'altitude d'Ouest en Est.	
Vassieux	300.0	16	1070-1665	Comprend deux secteurs très différents : 1/ des forêts de production et 2/ haut de pente à sol peu profond partiellement non boisé dominé par taillis/mélange taillis futaies	
Réserve naturelle					
RNHPV	9160.0	166	1300-2341	Contours similaires à ceux du site Natura 2000 correspondant. Grande diversité de milieux dont des forêts montagnardes de hêtre et d'épicéa, des forêts subalpines de pins à crochets et d'épicéa et 75 % d'alpages et de zones de recolonisation par le pin à crochets.	

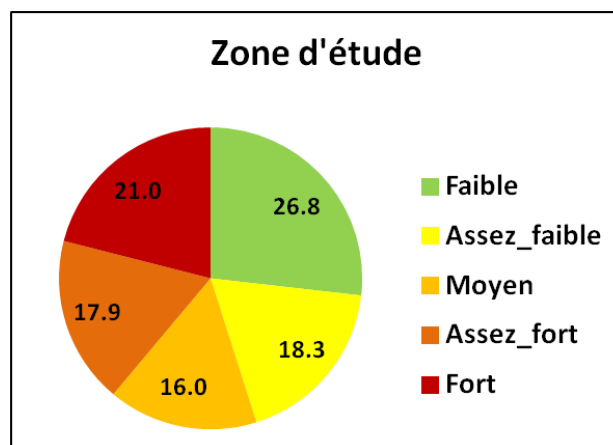


Figure 8. Répartition des cinq niveaux de biodiversité potentielle dans l'ensemble de la zone d'étude (espaces protégés et non protégés confondus). Les valeurs représentent le pourcentage de la surface totale caractérisée par différents niveaux de biodiversité potentielle.

Si on s'intéresse à la répartition des différents niveaux de biodiversité potentielle au sein des trois statuts de protection étudiés, on voit que les RBIs contiennent la plus grande proportion de secteurs à fort et assez fort potentiel de biodiversité. Les secteurs à fort potentiel, en particulier, sont près de trois fois plus représentés dans les RBIs que dans le réseau Natura 2000, la RNHPV et les zones non protégées (**Figure 6-all**). La RNHPV et les autres sites Natura 2000 contiennent au contraire les plus fortes proportions de secteurs à faible potentialité. Les différences entre les trois types d'espaces protégés sont beaucoup moins marquées pour les niveaux « assez faible » et « moyen » de biodiversité potentielle, pour lesquels les proportions sont plus élevées dans les secteurs hors protection (**Figure 6-all**).

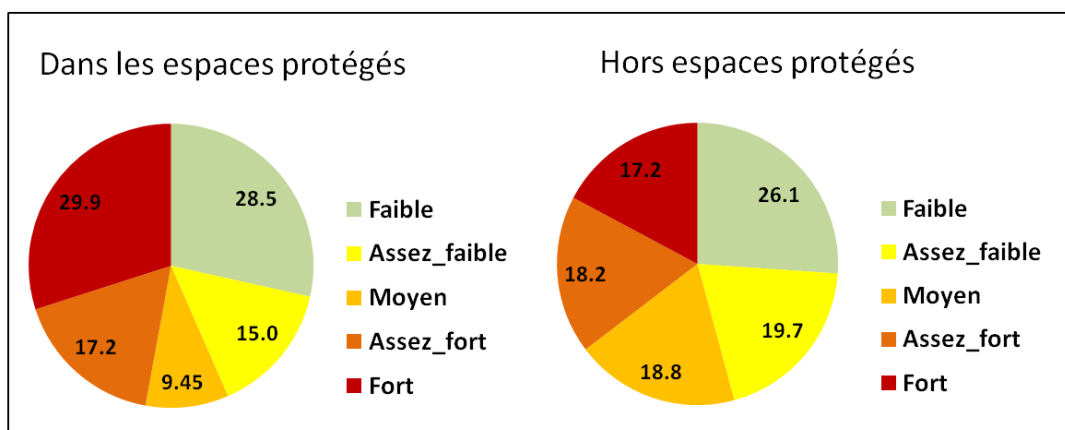


Figure 9. Comparaison de la proportion des différents niveaux de biodiversité potentielle à l'intérieur et à l'extérieur du réseau d'espaces protégés. Les valeurs représentent le pourcentage de la surface totale caractérisée par différents niveaux de biodiversité potentielle.

2.3 *Caractérisation de la mosaïque forestière dans les différents statuts de protection*

2.3.1 Méthode

Afin de caractériser la mosaïque forestière dans les différents statuts de protection, nous avons analysé les valeurs des cinq critères utilisés pour la construction de l'IBSP 1/ dans l'ensemble du réseau de protection par rapport aux zones non protégées, 2/ au sein de chacun des trois statuts de protection sélectionnés par rapport aux zones non protégées et à l'ensemble du réseau de protection et 3/ entre sites au sein de chacun de ces statuts de protection. Dans chaque cas, nous avons calculé les valeurs moyennes des critères et leur écart-type puis nous les avons comparés.

2.3.2 Ensemble du réseau de protection

Les trois critères décrivant l'hétérogénéité des peuplements (i.e. hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers, complexité moyenne des structures et complémentarité spatiale des structures), ont des valeurs moyennes un peu plus faibles dans le réseau de protection que dans les zones non protégées. Par contre, l'hétérogénéité spatiale des habitats forestiers et la diversité des formations forestières sont plus élevées dans le réseau de protection (valeurs respectives : 1.21 (+/- 0.31) contre 1.11 (+/- 0.32) ; 0.60 (+/- 0.30) contre 0.51 (+/- 0.31)) (Figure 10 ; Table 2-all).

2.3.3 Réserves Biologiques Intégrales (RBIs)

Ensemble des RBIs

La comparaison des valeurs moyennes des cinq critères entre les RBIs et les espaces non protégés montre que ces valeurs sont généralement plus élevées dans les RBIs, sauf pour le critère d'hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers, pour lequel il y a très peu de différences. Les différences sont particulièrement marquées pour les critères d'hétérogénéité spatiale des habitats forestiers et de diversité des formations forestières. L'indice de biodiversité spécifique potentielle est également plus élevé en moyenne dans les RBIs que dans les secteurs non-protégés (valeurs respectives de l'indice : 10.45 (+/- 2.39) contre 9.27 (+/- 1.82)). Les tendances sont similaires pour la comparaison entre les RBIs et l'ensemble du réseau de protection (Figure 10 et **Table 2-all**).

Moyennes des valeurs
ré-échantillonnées entre 0 et 1

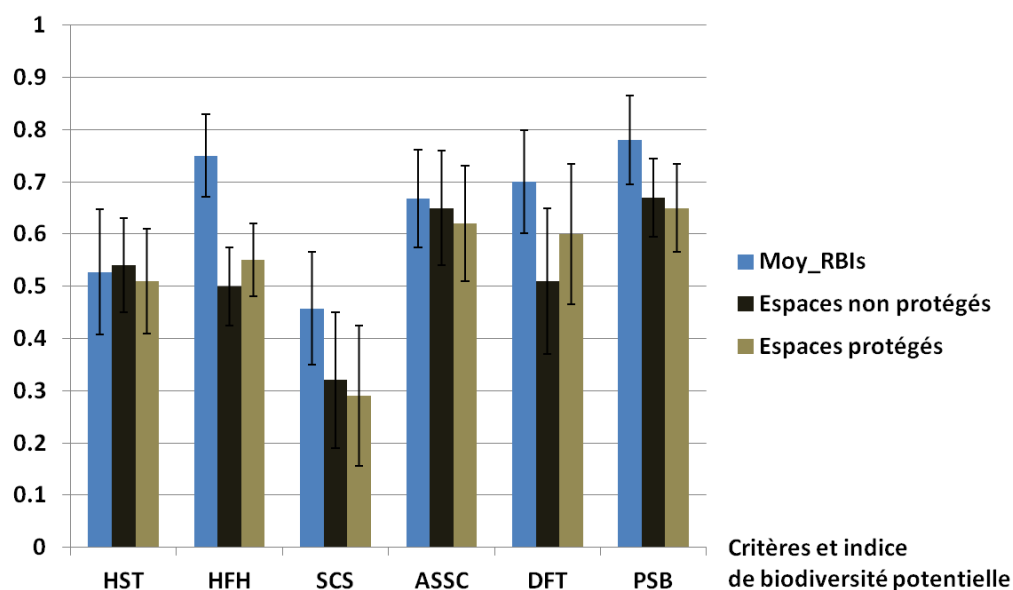


Figure 10. Comparaison des valeurs moyennes des critères entre les RBIs et l'ensemble des secteurs protégés et non protégés de la zone d'étude. Les valeurs ont été ré-échantillonnées entre 0 et 1 pour que les différences soient comparables entre critères. Rappel des abréviations des critères : HST= hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers ; HFH = hétérogénéité spatiale des habitats forestiers ; SCS= complémentarité spatiale des structures de peuplements ; ASSC = complexité moyenne des structures de peuplements ; DFT = diversité des formations forestières et PSB= biodiversité spécifique potentielle.

Comparaison des quatre sites

La comparaison des valeurs moyennes des critères dans chacune des quatre RBIs avec les espaces non protégés montre que l'hétérogénéité spatiale des habitats forestiers est toujours plus élevée dans les RBIs (cf. Tableau 2 pour la description des sites). La complémentarité spatiale des structures de peuplements varie peu entre sites et avec les zones non protégées, sauf pour le Val-Ste-Marie, qui présente une valeur moyenne très élevée pour ce critère. Les sites des Ecouges et d'Engins ont la plus forte diversité des formations forestières. Le critère d'hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers est celui pour lequel les divergences entre sites sont les plus marquées : les sites du Val-Ste-Marie et des Ecouges se démarquent par leurs valeurs moyennes élevées pour ce critère, tandis que les sites des Hauts Plateaux du Vercors et d'Engins présentent au contraire des valeurs très faibles. D'autre part, toutes les RBIs sauf le site d'Engins sont caractérisées par une complexité moyenne des peuplements et une biodiversité potentielle plus élevées que dans les espaces non protégés (Figure 11). Les tendances sont similaires pour la comparaison entre les quatre sites et le reste du réseau de protection.

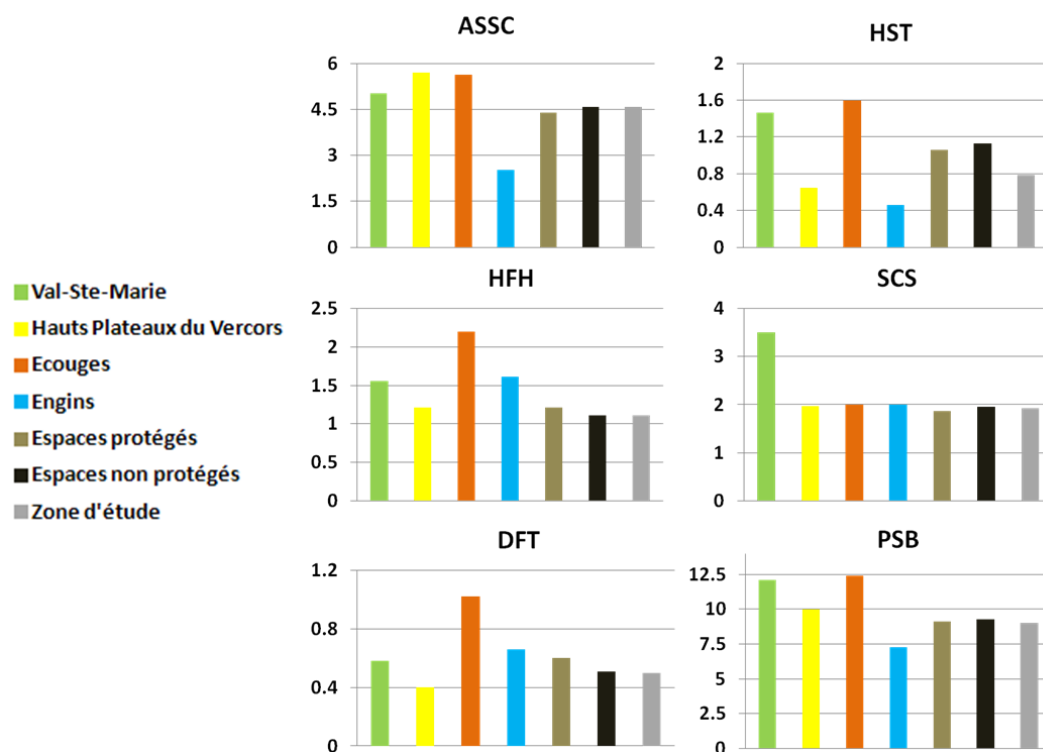


Figure 11. Comparaison des valeurs moyennes des critères et de l'indice de biodiversité spécifique potentielle dans les quatre réserves biologiques intégrales (RBIs) par rapport aux espaces non protégés et à l'ensemble du réseau de protection. Les valeurs pour la zone d'étude sont données à titre de référence.

Contrairement aux trois autres sites, la RBI d'Engins présente donc une biodiversité forestière potentielle plus faible que dans le reste de la zone d'étude, quel que soit le statut de protection (protégé ou non). Ce site se démarque en effet par des valeurs plus faibles de complexité moyenne des structures de peuplements et d'hétérogénéité spatiale des peuplements que les autres RBIs. Seule l'hétérogénéité spatiale des habitats forestiers y est assez élevée mais reste plus faible que dans les Ecouges (Figure 11). Cela peut éventuellement s'expliquer par le fait que ce site est dominé par des pessières plus ou moins clairsemées et entrecoupées de nombreuses zones ouvertes. La croissance des arbres y est difficile en raison des sols calcaires lapiazés. Cela se traduit par une faible complexification des structures et une faible hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers par rapport au reste de la zone d'étude (Figure 11). Dans le cas de cette RBI, la faible biodiversité forestière potentielle prédite pourrait ainsi être liée aux conditions abiotiques peu favorables au développement de forêts hétérogènes, en lien avec de faibles valeurs pour les critères caractérisant les peuplements. Ce résultat ne doit pas occulter le fait que les milieux non forestiers de cette RBI, i.e. milieux ouverts et rocheux, sont favorables à une biodiversité élevée, le site étant connu pour la richesse de son patrimoine naturel.

La caractérisation de la mosaïque forestière dans chacun des sites permet de déterminer s'ils présentent des caractéristiques paysagères complémentaires ou similaires. Cela peut notamment

permettre d'évaluer la représentativité du réseau de protection. Malgré leur petite surface, les RBIs présentent globalement une bonne hétérogénéité des milieux, en lien avec un bon potentiel de biodiversité par rapport aux secteurs non protégés mais aussi par rapport à l'ensemble du réseau de protection de la zone d'étude. Les RBIs semblent également bien représenter la diversité des situations reflétées par les cinq critères, puisque pour l'ensemble des critères, il existe toujours au moins un site avec une valeur moyenne élevée par rapport à l'ensemble de la zone d'étude.

2.3.4 Réserve Naturelle des Hauts Plateaux du Vercors

La réserve, de part sa surface et son important gradient d'altitude, est caractérisée par une grande variabilité des conditions abiotiques. L'accessibilité limitée du site fait que la gestion forestière y a toujours été peu intensive. Cela se traduit par une grande variabilité de valeurs pour l'ensemble des critères, aboutissant à une biodiversité spécifique potentielle très variable entre parcelles (Figure 12).

Pour trois critères et pour l'indice de biodiversité spécifique potentielle, il y a peu de différences entre les valeurs moyennes dans la réserve et dans les espaces non protégés, les valeurs étant généralement un peu plus faibles dans la réserve (Figure 13). L'hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers est particulièrement faible dans la réserve. L'hétérogénéité spatiale des habitats forestiers est le seul critère qui se révèle plus élevé dans la réserve que dans les zones non protégées mais avec une différence là aussi peu marquée (Figure 13).

Par ailleurs, la RNHPV se démarque peu de l'ensemble du réseau de protection, sauf pour l'hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers et la diversité des formations forestières qui sont nettement plus faibles dans la RNHPV.

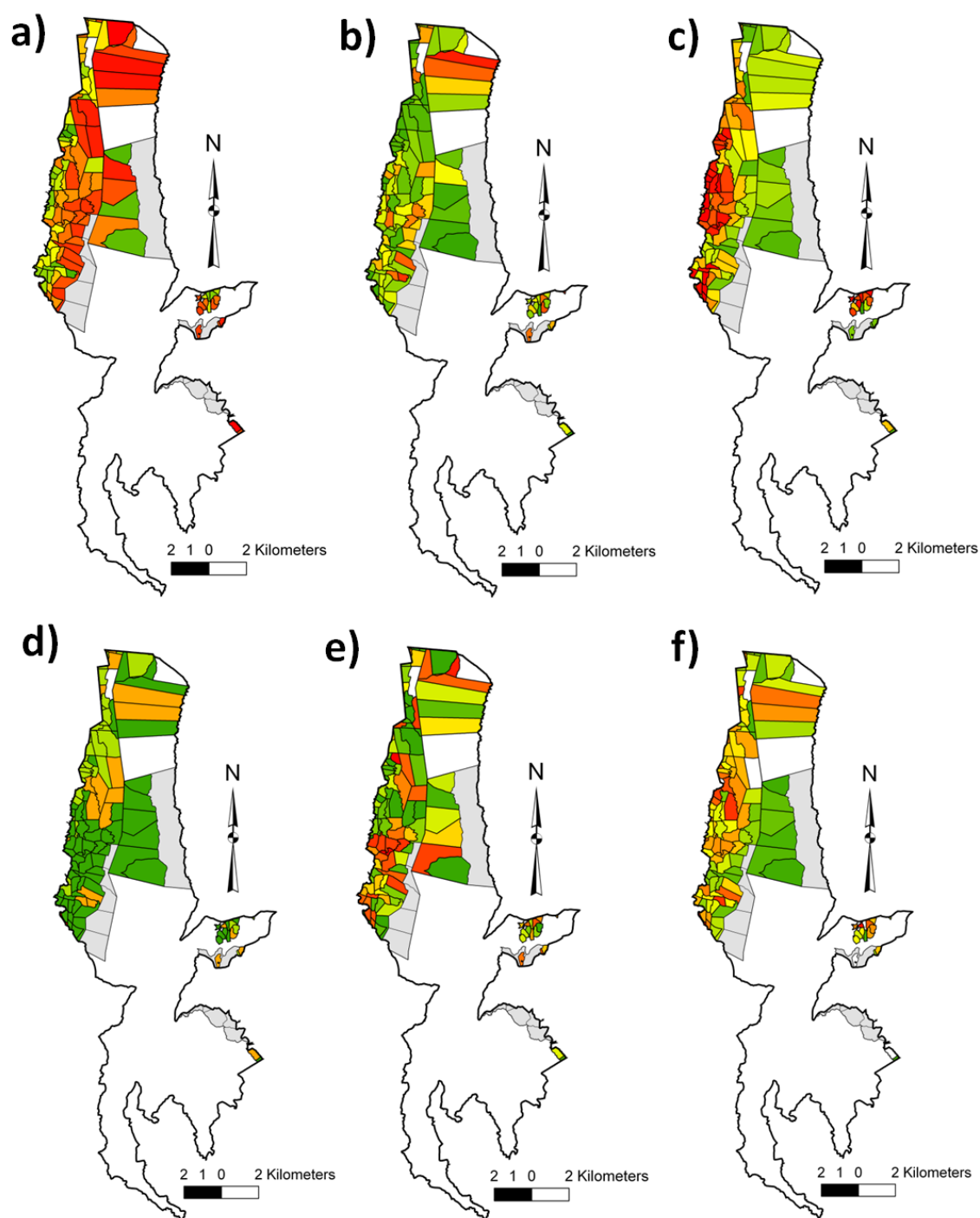


Figure 12. Distribution de la biodiversité spécifique potentielle et des cinq critères décrivant l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque forestière : a) hétérogénéité spatiale des habitats forestiers (HFH) ; b) hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers (HST) ; c) complexité moyenne des structures de peuplements (ASSC) ; d) complémentarité spatiale des structures de peuplements (SCS) ; e) diversité des formations forestières (DFT) et f) indice de biodiversité spécifique potentielle (IBSP), dans la Réserve Naturelle des Hauts Plateaux du Vercors (RNHPV).

Moyennes des valeurs
ré-échantillonnées entre 0 et 1

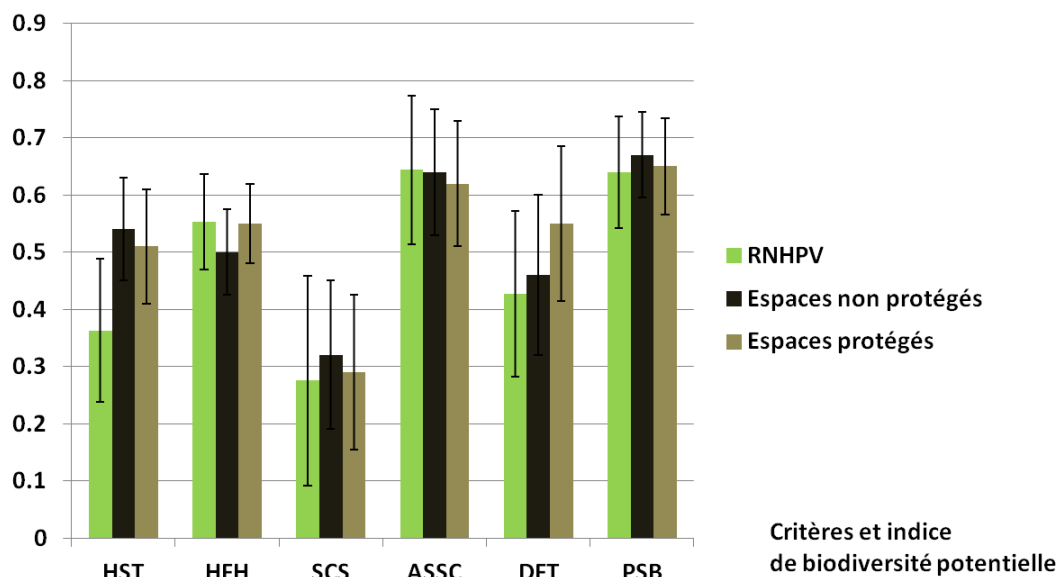


Figure 13. Comparaison de la biodiversité potentielle moyenne prédite et des valeurs moyennes des critères associés entre la RNHPV et l'ensemble des secteurs protégés et non protégés de la zone d'étude. Toutes les valeurs ont été transposées entre 0 et 1 pour que les différences soient comparables entre critères.

Contrairement à la plupart des autres sites, la RNHPV occupe une grande étendue, ce qui permet de dégager des tendances en termes de répartition spatiale des critères d'hétérogénéité de la mosaïque forestière. On remarque par exemple que le critère de complémentarité des peuplements varie assez nettement entre le Nord de la réserve incluant la RBI, où les valeurs sont plutôt faibles à moyennes et les parcelles au Sud de la réserve où les valeurs sont extrêmement faibles pour ce critère (Figure 12), reflétant une plus faible diversité des peuplements dans cette partie sud. Le critère de complexité moyenne des structures est fortement structuré d'Ouest en Est, avec des valeurs très élevées à l'Ouest et faibles à l'Est. Ce patron est cohérent avec la transition de la hêtraie-sapinière-pessière plutôt irrégularisée à l'Ouest vers la pinède à crochets pure, régulière et clairsemée à l'Est. L'hétérogénéité spatiale des habitats apparaît globalement élevée dans la réserve sauf sur la bordure Ouest. L'hétérogénéité spatiale des peuplements est par contre globalement faible, notamment dans la partie centrale. Quelques parcelles présentent tout de même des valeurs élevées pour ce critère au Nord de la réserve ainsi que quelques parcelles dispersées au Sud. On ne remarque par contre aucune tendance particulière dans la distribution du critère de diversité des formations forestière, dont les valeurs sont très variables entre parcelles (Figure 12).

Globalement, le secteur de la RNHPV présente une biodiversité forestière potentielle un peu plus faible que dans les espaces non protégés et que dans le reste du réseau de protection, principalement liée à de faibles valeurs d'hétérogénéité spatiale des peuplements et de diversité des

formations forestières. La principale caractéristique de ce site est un gradient de complexité structurale décroissant d'Ouest en Est, cohérent avec l'évolution des caractéristiques du couvert boisé. Dans le cas d'un espace protégé de grande surface, cette description de la répartition des critères dans l'espace permet de localiser les secteurs potentiellement les plus riches en biodiversité ou les secteurs abritant différentes compositions en espèces en fonction des caractéristiques de la mosaïque paysagère.

2.3.5 Réseau Natura 2000

Ensemble du réseau

La comparaison des valeurs moyennes des cinq critères dans le réseau Natura 2000 et dans les zones non protégées montre des tendances variables entre critères : pour l'hétérogénéité spatiale des peuplements et la diversité des formations forestières, il n'y a pratiquement pas de différences, les valeurs étant légèrement plus élevées dans le réseau Natura 2000. L'hétérogénéité spatiale des habitats forestiers et la complémentarité spatiale des structures sont nettement plus élevées et la complexité moyenne des structures de peuplements est un peu plus faible dans le réseau Natura 2000. L'indice de biodiversité spécifique potentielle est également un peu plus élevé dans le réseau Natura 2000 (Figure 14).

Comparaison des cinq sites

La comparaison des sites Natura 2000 entre eux montre que le Val-Ste-Marie est le site qui comprend la plus grande hétérogénéité globale de la mosaïque forestière (cumul des valeurs le plus élevé), avec notamment la plus grande complémentarité spatiale des structures et la plus grande hétérogénéité spatiale des peuplements. Ce site est également caractérisé par des valeurs moyennes des critères qui sont toutes plus élevées que dans le reste de la zone d'étude, sauf pour le critère de diversité des formations forestières. Les quatre autres sites présentent des hétérogénéités cumulées globales et des valeurs moyennes de l'indice de biodiversité spécifique potentielle (IBSP) similaires, ces dernières étant également très proches de la moyenne de la zone d'étude quel que soit le statut de protection (protégé ou non) (Figure 15).

Moyennes des valeurs
ré-échantillonnées entre 0 et 1

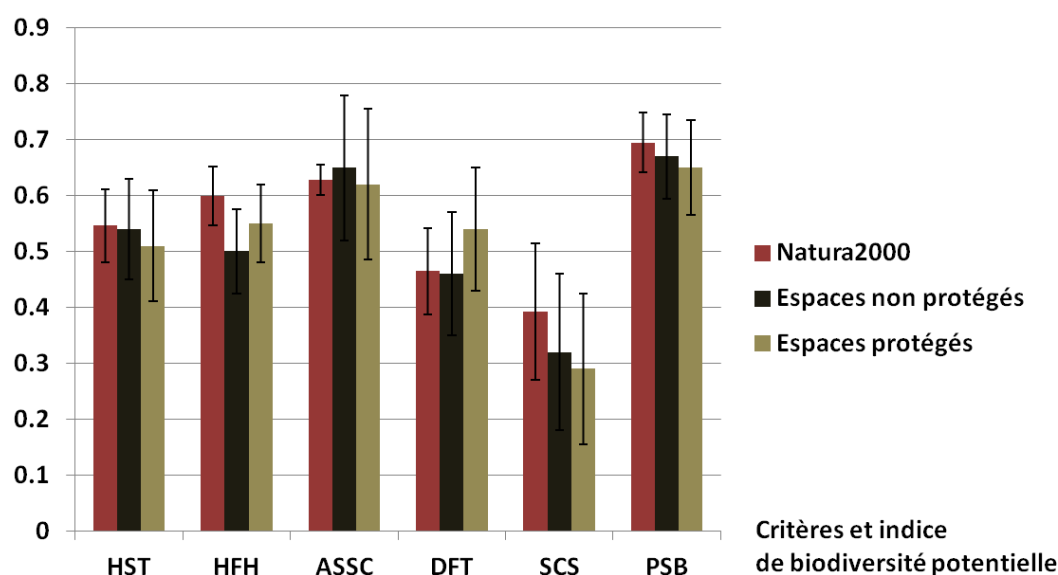


Figure 14. Comparaison de la biodiversité potentielle moyenne prédite et des valeurs moyennes des critères associés entre le réseau Natura 2000 et l'ensemble des secteurs protégés et non protégés de la zone d'étude. Toutes les valeurs ont été transposées entre 0 et 1 pour que les écarts des valeurs soient comparables entre critères.

Cumul des valeurs moyennes
ré-échantillonnées entre 0 et 1

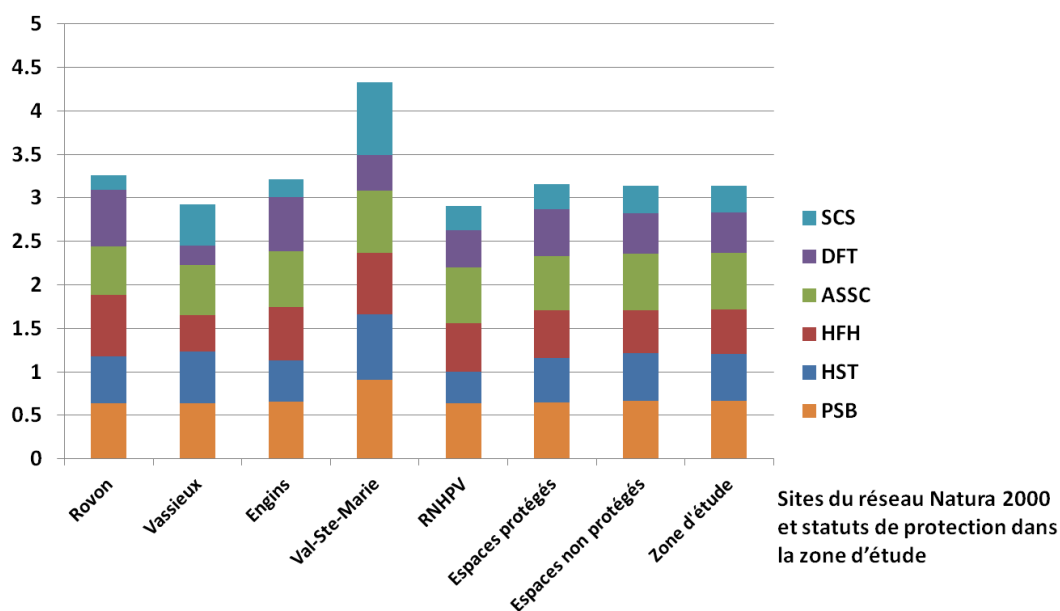


Figure 15. Histogramme des valeurs moyennes cumulées des cinq critères et de l'indice de biodiversité spécifique potentielle pour chaque site du réseau Natura 2000 et pour l'ensemble des secteurs protégés et non protégés de la zone d'étude. Toutes les valeurs ont été ré-échantillonnées entre 0 et 1 pour être comparables entre sites.

Pour quatre des sites Natura 2000 (tous sauf Vassieux), l'hétérogénéité spatiale des habitats forestiers est plus élevée que dans la zone d'étude, quel que soit le statut de protection (protégé ou non). L'hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers est également plus élevée pour trois sites sur cinq. La complexité moyenne des structures varie peu entre les sites et par rapport aux zones protégées ou non de la zone d'étude. Par contre, il y a de grandes disparités entre sites pour les critères de complémentarité spatiale des structures et de diversité des formations forestières : les sites d'Engins, de Rovon et de la RNHPV sont caractérisés par des valeurs particulièrement faibles pour le critère de complémentarité spatiale des structures alors que les sites de Vassieux et du Val-Ste-Marie ont des valeurs beaucoup plus élevées que la moyenne de la zone d'étude pour ce critère. Pour la diversité des formations forestières, le site de Vassieux a une valeur très faible tandis que les sites d'Engins et de Rovon ont des valeurs très élevées pour ce critère (Figure 15).

De la même manière que pour la RNHPV, les sites du réseau Natura 2000 se démarquent globalement peu des espaces non protégés et de la zone d'étude dans son ensemble, à part le site du Val-Ste-Marie qui semble nettement plus hétérogène, et dans une moindre mesure le site de Rovon. Les valeurs des cinq critères et de l'IBSP varient entre sites. Le réseau Natura 2000 présente dans l'ensemble une hétérogénéité de la mosaïque forestière un peu plus élevée que dans le reste de la zone d'étude et les différents sites englobent une grande diversité de caractéristiques de la mosaïque forestière, suggérant une bonne représentativité des situations représentées par les critères dans le réseau.

3 Synthèse des résultats et discussion

3.1 Synthèse des résultats et éléments de discussion

Les résultats montrent que la biodiversité forestière potentielle est en moyenne plus élevée dans le réseau de protection qu'en dehors. Cependant, le niveau de biodiversité potentielle et les valeurs moyennes des critères dans les espaces protégés dépendent souvent du statut de protection et peuvent être très variables entre sites au sein d'un même statut. La plupart des sites sont peu différents des secteurs non protégés, à l'exception de trois RBIs et de deux sites Natura 2000 qui se démarquent nettement par des valeurs de l'IBSP et de plusieurs critères particulièrement élevées. La variation des valeurs des critères entre sites reflète par contre une bonne diversité des caractéristiques de la mosaïque forestière au sein du réseau de protection (RBIs, réseau Natura 2000 et ensemble du réseau de protection ; cf. **Table 2-all** ; Figures 11 et 15), en lien avec différentes compositions et configurations spatiales des habitats et des peuplements dans la mosaïque forestière.

Par ailleurs, les quatre RBIs, qui ont des surfaces en moyenne plus petites que les autres sites, comprennent la plus grande proportion de secteurs à forte potentialité. Ce résultat est d'autant plus marquant que l'on s'attendrait à ce que des secteurs de petites surfaces comprennent une hétérogénéité moins importante que des milieux de grande surface, la diversité des milieux augmentant généralement avec la surface étudiée (Wiens 1989; Storch *et al.* 2007). Dans la zone d'étude et du point de vue des critères d'hétérogénéité utilisés, les RBIs semblent donc localisées dans des sites particulièrement favorables à la conservation de la biodiversité forestière.

Par contre, pour les sites du réseau Natura 2000 et pour la RNHPV, les différences avec la zone d'étude apparaissent beaucoup moins marquées, sauf pour le site du Val-Ste-Marie qui est aussi une RBI et dans une moindre mesure pour le site de Rovon. Ces statuts de protection comprennent la plus grande proportion de secteurs à faible potentialité ainsi qu'une proportion de secteurs à forte potentialité un peu plus élevée que dans les zones non protégées tandis que les trois autres niveaux de biodiversité potentielle (« assez fort », « moyen » et « assez faible ») y sont au contraire moins bien représentés (cf. **Figure 6-all**). Ces résultats indiquent une plus grande disparité des valeurs des critères et de l'IBSP entre parcelles au sein de ces espaces protégés que dans les secteurs non protégés (proportionnellement plus de sites à forte ou faible potentialité). La comparaison de la distribution des niveaux de biodiversité potentielle entre l'intérieur et l'extérieur du réseau de protection aboutissait au même résultat (cf. Figure 9), suggérant des situations plus contrastées dans le réseau de protection.

3.2 Discussion

L'ensemble de ces résultats permet de dégager deux grandes tendances dans la répartition de la biodiversité forestière potentielle dans le réseau des espaces protégés du Vercors : d'une part, la biodiversité potentielle est globalement plus élevée dans les espaces protégés et d'autre part, au sein du réseau de protection, les niveaux de biodiversité potentielle sont plus contrastés entre parcelles que dans le reste de la zone d'étude (cf. Figure 9). De plus, lorsqu'on analyse les différents sites individuellement, certains espaces protégés sont peu différents voire présentent un potentiel moins bon qu'en moyenne dans les espaces non protégés. Ces résultats peuvent s'expliquer par différents facteurs.

Premièrement, ces espaces protégés sont parfois localisés dans des secteurs où le couvert forestier est fortement clairsemé ou partiellement inexistant comme par exemple dans toute la partie Est de la RNHPV et sur environ un tiers de la RBI d'Engins. Dans ces situations, les indicateurs et les critères utilisés pour analyser la biodiversité spécifique potentielle sont forcément faibles puisqu'ils sont adaptés à la description de forêts fermées (cf. article II).

Deuxièmement, certains sites, en particulier les sites Natura 2000, sont souvent désignés pour la protection d'une ou de quelques espèces ou habitats d'intérêt communautaire. Ces derniers ont un intérêt patrimonial en tant que tel, mais ne reflètent pas forcément une forte hétérogénéité des milieux ou des structures de peuplements selon l'écologie des espèces ou les particularités des habitats ayant justifié la désignation des sites. La finalité de la protection est donc un facteur clé à prendre en compte lors de l'application de la méthode développée dans ce travail, qui est plutôt adaptée à l'évaluation de sites dont l'objectif est de laisser les milieux en libre évolution ou de conserver un ensemble d'habitats remarquables en lien avec une grande diversité d'espèces (e.g. dans la zone d'étude, les RBIs, la RNHPV et certains ENS). Dans le cas des sites aux objectifs de protection plus ciblés, cette méthode donne un aperçu global de la situation mais doit être complétée par d'autres approches permettant d'évaluer directement l'état de conservation des groupes taxonomiques ou des habitats ayant justifié la désignation des sites.

Troisièmement, certains statuts de protection n'empêchent pas l'exploitation forestière (sites Natura 2000, certains ENS) et d'autres sites où elle est désormais interdite ont été exploités jusqu'à récemment (e.g. la partie forestière de la RNHPV (2003 environ) et le site des Ecouges (1998 environ)), ce qui peut expliquer qu'ils soient peu différents du reste de la zone d'étude, au moins pour les critères reflétant la complexité et l'hétérogénéité spatiale des peuplements.

De plus, l'observation de la répartition géographique des sites montre qu'ils sont souvent localisés dans des zones peu accessibles et/ou peu productives (e.g. pinèdes à crochets de la RNHPV ou pessières sur lapiaz de la RBI d'Engins), en marge des grands massifs forestiers de production (Figure 16). De ce fait, bien que les espaces protégés comprennent une grande diversité de situations quant aux caractéristiques de la mosaïque paysagère, il est possible que les habitats qui permettent une bonne croissance des arbres (i.e. sols profonds, pentes faibles, pluviométrie importante, etc.) y soient moins bien représentés. C'est une situation fréquente qui peut être liée au fait que ces espaces sont souvent sélectionnés pour des raisons politiques ou sociales plutôt qu'écologiques (Lindenmayer & Franklin 1997; Oldfield *et al.* 2004; Branquart *et al.* 2008; Gaston *et al.* 2008) (cf. article III). Dans la zone d'étude, la conséquence est que les forêts de production sont généralement situées dans des secteurs plus favorables à la diversification des essences et à la complexification des structures de peuplements que les espaces protégés, ce qui peut également expliquer que plusieurs sites protégés soient peu différents voire présentent une plus faible hétérogénéité de la mosaïque forestière que les espaces non protégés (majoritairement constitués de forêts aménagées dans la zone d'étude). De plus, dans la zone d'étude, les pratiques de gestion accentuent le phénomène puisque i) les forêts publiques sont majoritairement traitées en futaies irrégulières, favorisant la diversification des classes de diamètres, ii) ces dernières années ont été marquées par une

capitalisation importante dans plusieurs secteurs où les gros bois peuvent être relativement fréquents et iii) les résidus d'exploitation sont généralement laissés sur place, conduisant à un volume de bois mort parfois plus élevé en forêts exploitées que dans les RBIs (Figure 17). Tous ces facteurs conduisent à des valeurs moyennes des critères d'hétérogénéité spatiale des peuplements, de complexité moyenne des structures et de complémentarité spatiale des structures globalement plutôt élevées dans les zones de production. En particulier, l'hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers est plus élevée dans les zones non protégées (cf. **Table 2-all**).

La situation des espaces protégés en marge des massifs de production n'est toutefois pas une règle générale. Le site des Ecouges, par exemple a été exploité jusqu'récemment et doit l'arrêt de l'exploitation forestière à une initiative départementale. De plus, certains sites, comme les sites Natura 2000 de Rovon et surtout du Val-Ste-Marie sont caractérisés par des conditions environnementales très favorables à la diversification des peuplements (e.g. grande diversité d'habitats, conditions abiotiques favorables à la croissance des arbres). Il apparaît ainsi une grande diversité de situations dans les espaces protégés, qui peut expliquer les forts contrastes de niveaux de biodiversité potentielle que nous avons mis en avant dans les résultats.

Légende

-  Espaces Naturels Sensibles
-  Réserves Biologiques Intégrales
-  Réseau Natura 2000
-  Principales zones de production
-  Zone d'étude
-  Zones non forestières

Biodiversité potentielle

-  Faible
-  Assez_Faible
-  Moyen
-  Assez_fort
-  Fort

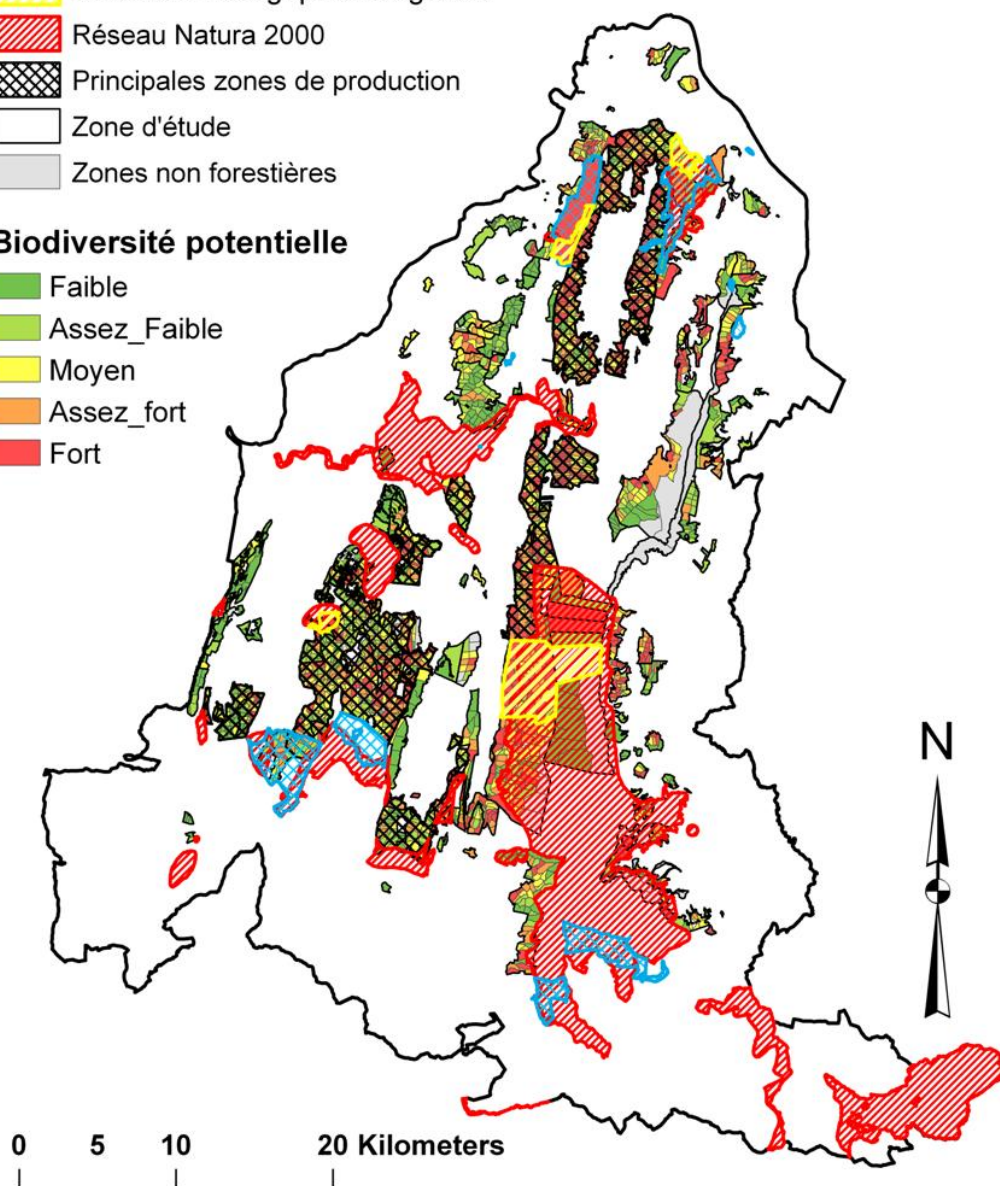


Figure 16. Croisement de la carte de biodiversité potentielle avec le réseau de protection. Les zones en noir correspondent aux principales zones de production de bois.

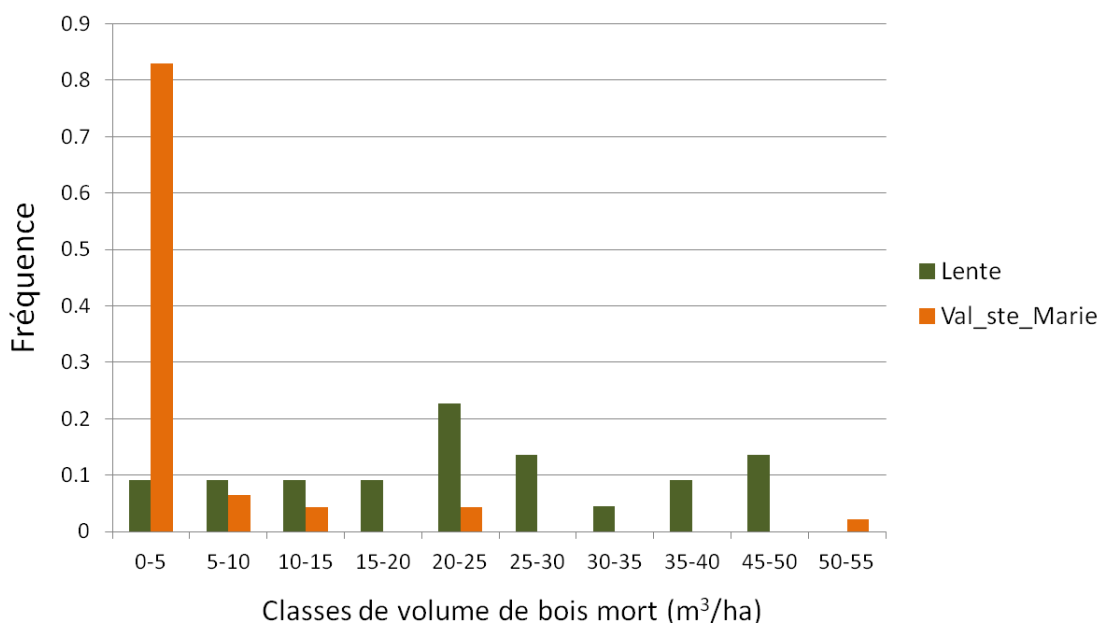


Figure 17. Comparaison de la fréquence par classes de volume de bois mort dans la RBI du Val-St-Marie (pas d'exploitation) et dans la Forêt Domaniale de Lente adjacente (exploitation).

3.3 Conclusion sur l'application de la méthode comme outil d'analyse de la biodiversité forestière potentielle dans les espaces protégés

La méthode développée dans ce travail de thèse a permis de réaliser un état des lieux de la biodiversité forestière dans les réseaux d'espaces protégés, en comparaison avec les espaces non protégés. Elle a également permis de comparer le rôle possible de différents statuts de protection pour la conservation de la biodiversité forestière. Par ailleurs, l'analyse des valeurs des critères au sein des espaces protégés permet de les caractériser et de déterminer quels sont leurs « points forts » et leurs « points faibles » en termes d'hétérogénéité spatiale des habitats et des peuplements dans la mosaïque intra-forestière. Dans le contexte actuel où les objectifs en termes de désignation d'espaces de protection ne sont toujours pas remplis au niveau européen (Gaston *et al.* 2008), cette caractérisation des espaces protégés existants pourrait être utile pour la sélection de nouveaux espaces dédiés à la protection de la biodiversité. Ces derniers pourraient être sélectionnés en fonction de caractéristiques de la mosaïque forestière complémentaires à celles des sites existants, permettant d'obtenir une bonne représentativité du réseau de protection sur le territoire considéré (cf. article II). D'autre part, la mosaïque forestière est dynamique et ses caractéristiques évoluent au cours du temps, notamment celles en lien avec la structure des peuplements forestiers à différentes échelles. L'évaluation de l'IBSP et des différents critères peut alors fournir un état initial de la situation pour la mise en place de suivis à long terme de l'évolution des caractéristiques de la mosaïque paysagère en lien avec le maintien de la biodiversité forestière dans différents sites.

Par ailleurs, les différents points abordés dans cette partie montrent que de manière générale, l'IBSP doit être envisagé comme un outil permettant d'obtenir un aperçu général de l'état de la biodiversité forestière potentiellement présente dans un territoire, qui peut intervenir en complément d'autres approches plus ciblées, notamment : 1/ lorsque les secteurs analysés comportent une proportion importante de zones ouvertes ; dans ce cas, il faudrait envisager le développement d'indicateurs complémentaires décrivant l'hétérogénéité spatiale en milieux ouverts et/ou les caractéristiques de la zone de transition entre milieux ouverts et milieux fermés, et 2/ pour des espaces protégés dont l'objectif de conservation cible des espèces ou des habitats particuliers ; dans ce cas, l'indice peut être complété par des approches qualitatives, basées sur le suivi ou l'inventaire des espèces ou des habitats qui ont justifié la désignation des sites (cf. article II). Dans cette optique, les méthodes permettant de modéliser la distribution spatiale des espèces sont des outils très intéressants, notamment celles qui peuvent fonctionner avec très peu de données d'entrée et sont de ce fait adaptées à l'étude d'espèces rares ou menacées pour lesquelles peu de données d'observation sont disponibles (Hernandez *et al.* 2006; Baldwin 2009; Kumar *et al.* 2009). Dans la zone d'étude, par exemple, la méthode de modélisation utilisée pour prédire la répartition de la Chevêchette d'Europe s'est avérée pertinente pour étudier le rôle des réseaux de protection de la zone d'étude pour la conservation de cette espèce (cf. article III). La carte de probabilité de présence obtenue pour cette espèce est un exemple d'outil qui peut intervenir en complément de l'IBSP dans le cas de sites où cette espèce ou d'autres espèces forestières associées seraient protégées.

PARTIE IV

DISCUSSION GÉNÉRALE : PARTICULARITÉS ET AMÉLIORATIONS POSSIBLES DE L'INDICE DE BIODIVERSITÉ SPÉCIFIQUE POTENTIELLE POUR LE DIAGNOSTIC DE L'ÉTAT DE LA BIODIVERSITÉ DANS LES FORÊTS DE MONTAGNE

1 Caractéristiques et originalités de la méthode

La méthode développée dans ce travail de thèse est fondée sur une démarche hiérarchique qui combine l'étude de l'hétérogénéité spatiale des habitats et des peuplements forestiers à celle de la complexité de la structure des peuplements pour réaliser un diagnostic quantitatif et spatialisé de l'état de la biodiversité potentiellement présente dans la mosaïque intra-forestière à différentes échelles (cf. articles I et II). L'hypothèse sous-jacente est qu'il existe des relations positives à différentes échelles entre l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque intra-forestière et la diversité des espèces cohabitant dans cette mosaïque ; la mesure de l'hétérogénéité spatiale à différentes échelles pouvant alors être envisagée comme une méthode de diagnostic indirect de l'état de la biodiversité dans une mosaïque paysagère donnée, à un instant donné. L'indice de biodiversité spécifique potentielle résultant peut être adapté à différentes situations et facilite une comparaison rapide d'environnements très hétérogènes sur de grandes étendues.

Par rapport aux autres méthodes d'évaluation de la biodiversité basées sur les relations entre l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère et la diversité des espèces, l'approche développée dans ce travail présente plusieurs originalités : 1/ elle intègre deux « dimensions » de l'hétérogénéité : l'hétérogénéité locale « intra-patches » et l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque dans son ensemble, qui font appel à des notions issues de différentes disciplines en écologie, 2/ elle est basée sur un ensemble de critères reflétant différentes composantes de l'hétérogénéité, résultant notamment des gradients environnementaux et des pratiques de gestion forestière, et 3/ elle inclut trois échelles spatiales d'analyse : l'échelle locale (peuplements forestiers), l'échelle intermédiaire (parcelles) et l'échelle de la forêt aménagée. Ces trois caractéristiques contribuent certainement à améliorer la pertinence de l'Indice de Biodiversité Spécifique Potentielle comme outil de diagnostic indirect de la biodiversité et constituent un atout de la méthodologie développée dans cette thèse. Nous proposons ici de discuter de ces atouts et d'envisager des améliorations possibles qui pourront être mises en place lors de l'application de la méthode dans d'autres sites d'études.

2 Atouts de la méthode et perspectives d'amélioration

2.1 Importance de la diversification des critères et des échelles d'analyse pour le diagnostic de la biodiversité

Le choix des critères utilisés pour analyser l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque forestière s'est avéré déterminant pour la forme et la magnitude des relations entre l'hétérogénéité et les groupes taxonomiques étudiés et a certainement un effet important sur le diagnostic de l'état de la biodiversité forestière.

Dans ce travail, nous avons choisi d'utiliser plusieurs critères reflétant des aspects non redondants de l'hétérogénéité d'un point de vue quantitatif (pas de corrélations) et du point de vue de leur signification écologique ; chaque critère apporte une information indépendante pour l'analyse de l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque forestière. Les critères utilisés reflètent notamment deux types d'hétérogénéité : une hétérogénéité d'origine « naturelle » en lien avec l'effet des gradients environnementaux (diversité des formations forestières et hétérogénéité spatiale des habitats forestiers) et une hétérogénéité d'origine « anthropique », résultant des pratiques de gestion forestière (hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers, complexité moyenne des structures et complémentarité spatiale des structures). Ces deux sources d'hétérogénéité contribuent différemment à la diversification des patrons spatiaux forestiers à différentes échelles. D'une part, les principaux gradients environnementaux (e.g. altitude, pente, précipitations) influencent les patrons de végétation ainsi que la composition en essences et celle du sous-bois à grande échelle spatiale (Burnett *et al.* 1998; Chipman & Johnson 2002; Pausas *et al.* 2003; Coop *et al.* 2010). Ces gradients déterminent également le potentiel de croissance des forêts et affectent directement certaines caractéristiques structurales (diamètre et hauteur des arbres...) tout en contraignant les interventions sylvicoles (accessibilité...) (Gauquelin & Courbaud 2006). D'autre part, les actions de gestion ont des effets à la fois sur la structure locale des peuplements et sur la composition et la structure spatiale des massifs forestiers (Gustafson & Crow 1994; Öhman & Eriksson 1998; Elkie & Rempel 2001; Paillet *et al.* 2009), où elles peuvent conduire à une forte diversification ou au contraire à une forte homogénéisation de la structure forestière dans l'ensemble de la mosaïque (cf. article I). Les deux sources d'hétérogénéité, "naturelle" et "anthropique", sont de ce fait étroitement liées mais avec des conséquences différentes sur la physionomie de la mosaïque forestière. Par conséquent, dans une mosaïque paysagère donnée, l'hétérogénéité détectée pourra être liée à différentes combinaisons de critères, chacun d'eux contribuant de façon spécifique à l'augmentation de l'hétérogénéité dans la mosaïque.

L'application de l'Indice de Biodiversité Spécifique Potentielle (IBSP) au cas du Vercors montre en effet qu'un même niveau de biodiversité potentielle prédite à l'échelle de la parcelle ou de la forêt, peut résulter de différentes combinaisons de valeurs de critères, en lien avec différentes composition et configuration de la mosaïque paysagère (Figure 18). Deux sites caractérisés par un même niveau de biodiversité spécifique potentielle prédite à une échelle spatiale donnée pourront alors abriter des compositions en espèces très variables, en fonction de différents facteurs tels que l'adaptation de ces dernières aux conditions locales, les caractéristiques de la mosaïque paysagère et la compétition entre espèces (Harner & Harper 1976; Holt 1997; Polechová & Storch 2008; Lundholm 2009; Costanza *et al.* 2011). Cela implique également qu'une biodiversité potentielle élevée dans la mosaïque paysagère dépend en réalité d'une diversité de niveaux d'hétérogénéité à chaque échelle : en effet, si tous les peuplements sont très diversifiés mais de manière identique (valeurs élevées pour les mêmes indicateurs dans tous les peuplements), il en résultera une faible hétérogénéité spatiale à l'échelle de la parcelle (cf. article I). De la même manière, si toutes les parcelles présentent une forte hétérogénéité de peuplements et d'habitats forestiers mais qui se répète à l'identique dans l'ensemble de la mosaïque intra-forestière (toujours la même combinaison de valeurs des critères), l'hétérogénéité spatiale évaluée à l'échelle de la forêt sera faible. L'augmentation de l'hétérogénéité spatiale dans la mosaïque à différentes échelles semble donc bien liée à la variabilité spatiale des facteurs d'hétérogénéité à chaque échelle. De plus, il existe des groupes d'espèces adaptées à différents niveaux d'hétérogénéité de la mosaïque paysagère, avec des espèces plutôt liées à des milieux hétérogènes tandis que d'autres sont plutôt présentes dans des milieux homogènes (Holt 1997; Vivian-Smith 1997; Harrison 1999; Clavel *et al.* 2010; Devictor *et al.* 2010). Cette répartition des espèces sur un gradient d'homogénéité – hétérogénéité des milieux montre également qu'à une échelle spatiale donnée, la coexistence de différents cortèges d'espèces peut dépendre de la présence d'une diversité de niveaux d'hétérogénéité de la mosaïque paysagère, bien que cette hypothèse semble avoir été peu étudiée dans la littérature.

Par ailleurs, de la même manière qu'un même niveau de biodiversité spécifique potentielle peut résulter de différentes combinaisons de valeurs de critères, il apparaît qu'une même valeur de l'indice à l'échelle des forêts peut résulter de différentes situations à l'échelle des parcelles (cf. article II). Par exemple, une forte biodiversité potentielle dans une forêt donnée peut résulter de l'agrégation de parcelles toutes spatialement homogènes mais selon des critères différents ; dans ce cas, l'hétérogénéité spatiale est élevée à l'échelle de la forêt, mais faible à l'échelle de la parcelle. Or, dans une mosaïque paysagère donnée, la présence d'une variété de groupes d'espèces dépend de la disponibilité d'une diversité d'habitats et de ressources à différentes échelles (Wiens 1989; Hinsley *et al.* 1995; Grand & Cushman 2003; Holland *et al.* 2004; Gazol & Ibáñez 2010). Dans notre cas, la forêt

« idéale » en termes de support de biodiversité devrait donc être caractérisée par une hétérogénéité élevée aux trois échelles analysées : peuplement, parcelle, forêt. Selon ce principe, plusieurs secteurs semblent particulièrement favorables au maintien de la biodiversité dans la zone d'étude, e.g. une partie de la série 1 de la forêt communale d'Autrans, une partie des futaies irrégularisées de la forêt communale de Lans-en-Vercors et de nombreuses parcelles dispersées de la forêt domaniale de Lente, qui sont toutes caractérisées par des types de peuplements à structure plutôt complexe et un IBSP élevé à l'échelle de la parcelle et de la forêt.

Le maintien d'une hétérogénéité favorable à la biodiversité dans une mosaïque forestière donnée semble donc dépendre d'un compromis entre l'augmentation de l'hétérogénéité spatiale globale dans la mosaïque paysagère à différentes échelles et la diversification des niveaux d'hétérogénéité issus de la variabilité spatiale de différents facteurs à chaque échelle, nécessaire à l'obtention d'une hétérogénéité élevée à l'échelle supérieure. La conséquence pour l'interprétation de l'IBSP est que le diagnostic d'une mosaïque intra-forestière à fort potentiel de biodiversité spécifique dépendra à la fois d'une hétérogénéité spatiale globalement élevée (i.e. valeurs élevées pour plusieurs critères à différentes échelles) et d'une variabilité spatiale des facteurs contribuant à cette hétérogénéité, conduisant à la présence d'une mosaïque de zones homogènes ou hétérogènes selon les facteurs considérés à différentes échelles.

Ainsi, les méthodes d'évaluation indirecte de la biodiversité basées sur l'analyse de l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère devraient toujours intégrer : 1/ plusieurs critères reflétant différents facteurs d'hétérogénéité complémentaires, en lien avec différentes composantes de la biodiversité ; la variation en simultané des différents critères dans l'espace reflétant différentes situations quant à l'hétérogénéité globale de la mosaïque en lien avec la spécificité de sa composition en espèces et 2/ plusieurs échelles spatiales d'analyse comme généralement recommandé pour l'étude d'autres phénomènes écologiques complexes (Wiens 1989; Noss 1990; Wu 1999; Purtauf *et al.* 2005). Cela permettrait notamment de distinguer les situations où une forte hétérogénéité est perçue simultanément à différentes échelles (potentiellement très favorables à la biodiversité) de celles où l'hétérogénéité mesurée est forte à une seule échelle spatiale analysée (potentiellement moins favorables à la biodiversité).

Dans cette optique, la méthode développée dans ce travail pourrait être améliorée en intégrant d'autres échelles d'analyse ; par exemple une ou plusieurs échelles intermédiaires entre la parcelle et la forêt, représentant différents niveaux d'agrégation des parcelles. Un zonage basé sur des limites « naturelles » ayant du sens d'un point de vue écologique (e.g. lignes de crête, changements de formations végétales ou de densité du couvert forestier) serait aussi intéressant à tester. D'autre part, le diagnostic pourrait être approfondi en intégrant de nouveaux critères reflétant des

caractéristiques de la mosaïque forestière en lien avec des phénomènes non pris en compte dans ce travail. Les perturbations naturelles, par exemple, sont des processus prépondérants dans la structuration locale et spatiale de la mosaïque forestière à différentes échelles (Noss 1987; Coates & Burton 1997; Peterson *et al.* 1998; Bengtsson *et al.* 2000; Luque 2000; Siitonen 2001; Humphrey *et al.* 2004; Takafumi & Hiura 2009). Plusieurs études ont mis en évidence un effet de la présence de trouées et de leurs dimensions sur la richesse et sur la composition de l'avifaune forestière (Fuller 2000; Greenberg & Lanham 2001; Hirao *et al.* 2008) et de la flore de sous-bois (Decocq *et al.* 2004; Naaf & Wulf 2007). Le nombre de trouées et la variabilité de leurs tailles, la fréquence ou la diversité des perturbations pourraient alors être envisagés comme facteurs de diagnostic de la biodiversité potentielle dans la mosaïque forestière. Par ailleurs, d'autres facteurs tels que l'ancienneté de l'état boisé et la continuité du couvert forestier sont liés à la présence de plusieurs groupes taxonomiques tels que de nombreuses espèces de la flore de sous-bois, les lichens et les insectes saproxyliques (Peterken & Game 1984; Brunet 1993; Honnay *et al.* 1998; Hermy *et al.* 1999; Susanne & Lawesson 2000; Siitonen 2001; Sverdrup-Thygeson 2002; McMullin *et al.* 2010), et pourraient apporter des informations complémentaires. Dans le cas des secteurs actuellement non-exploités, l'ancienneté de la dernière coupe semble être un facteur déterminant dans l'apparition de caractéristiques structurales favorables à la biodiversité et serait également intéressante à intégrer dans l'analyse (Siitonen *et al.* 2000; Rouvinen *et al.* 2002; Paillet *et al.* 2009).

2.2 Pondération des critères : un besoin d'améliorer les connaissances sur la magnitude des relations hétérogénéité - biodiversité

L'ajout de nouveaux critères pose la question de leur importance relative pour l'évaluation de la biodiversité. Dans ce travail, nous avons choisi de construire l'IBSP selon une somme non pondérée de critères (eux-mêmes parfois issus d'une somme non pondérée d'indices quantitatifs), chacun ayant la même importance pour le diagnostic de l'état de la biodiversité (cf. article II). Il existe à ce jour très peu de supports théoriques ou empiriques permettant de classer objectivement les critères utilisés en fonction de l'importance de leur influence sur la biodiversité. Des méthodes de pondération et de hiérarchisation ont été développées dans le cadre des analyses multicritères, mais elles sont souvent basées sur des approches subjectives faisant intervenir les préférences des décideurs ou des acteurs sur un territoire donné (Howard 1991; Kuusipalo & Kangas 1994). Quelques études s'intéressant à la construction d'indices de biodiversité globale ou de naturalité ont adapté ces méthodes pour pondérer leurs critères ou indicateurs, mais sans définir de relations claires avec des composantes précises de la biodiversité (Van Den Meerssehaut & Vandekerckhove 1998; McCleary & Mowat 2002; Geburek *et al.* 2010). Cette situation reflète des lacunes importantes dans

les connaissances sur la magnitude des relations entre la richesse ou la composition en espèces et les nombreux facteurs d'hétérogénéité spatiale en milieux forestiers. Des études permettant d'approfondir ces connaissances pour différents taxons et pour la biodiversité globale sur un gradient d'échelles spatiales seraient très informatives, dans la lignée des travaux de Schindler (2009) ; cela permettrait d'une part d'apporter des informations sur les rôles respectifs des différents facteurs testés comme indicateurs indirects de biodiversité et d'autre part d'approfondir les connaissances sur la magnitude des relations entre ces facteurs et différentes composantes de la biodiversité (e.g. richesse, occurrence, composition). Il deviendrait alors possible d'associer à chaque niveau d'augmentation d'un critère donné à une échelle spatiale donnée, un nombre d'espèces supplémentaires ou un pourcentage d'augmentation de l'abondance de différentes espèces, fournissant un support objectif à l'attribution de poids pour différents critères.

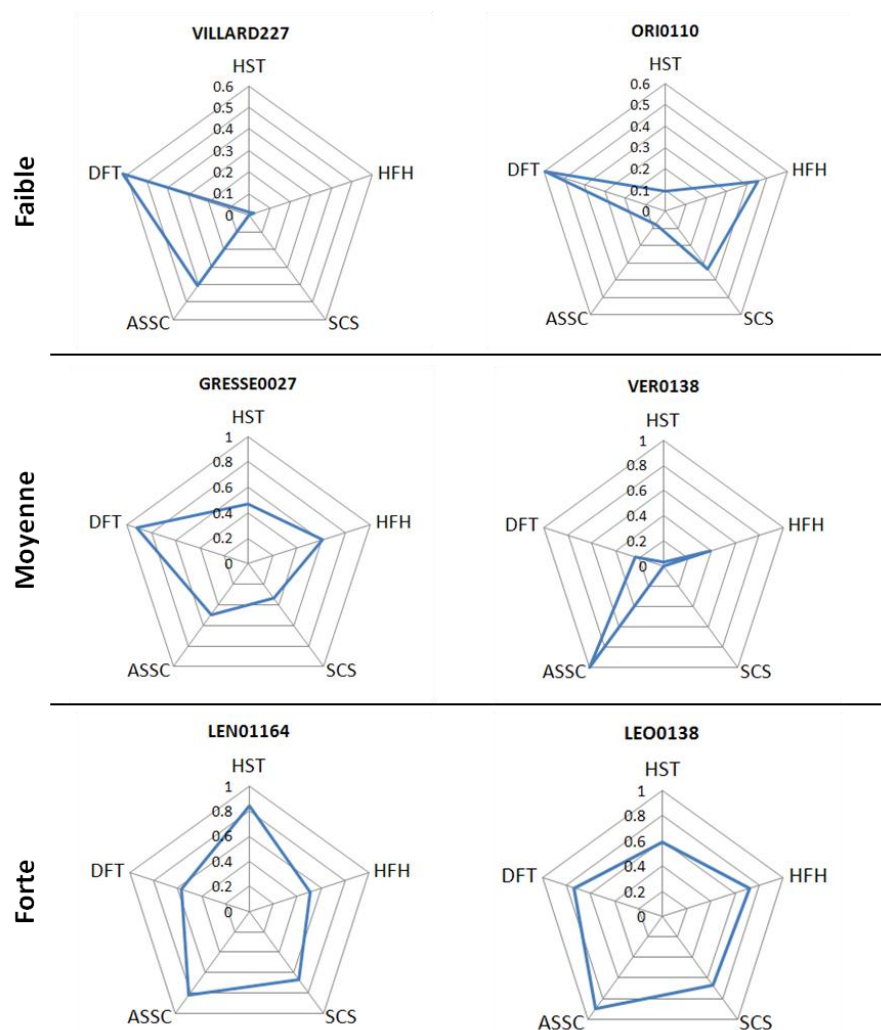


Figure 18. Exemples de parcelles forestières caractérisées par trois niveaux d'hétérogénéité spatiale croissante, montrant qu'un même niveau d'hétérogénéité spatiale peut être déterminé par différentes combinaisons de valeurs des critères. HST : hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers ; HFH : hétérogénéité spatiale des habitats forestiers ; DFT : diversité des formations forestières ; SCS : complémentarité spatiale des structures de peuplements ; ASSC : complexité moyenne des structures de peuplements.

PARTIE V

AUTRES PERSPECTIVES POUR L'APPLICATION DE LA MÉTHODE DANS LE CADRE DE LA CONSERVATION ET DE LA GESTION FORESTIÈRE

1 Synthèse des perspectives d'application de la méthode dans le cadre de la conservation de la biodiversité

La méthode développée dans ce travail de thèse fournit un support objectif représentant la répartition spatiale de la biodiversité forestière potentielle sur un grand territoire hétérogène. Ce type d'outil répond à un besoin avéré pour améliorer la conservation de la biodiversité dans les espaces gérés et protégés (Debinski *et al.* 1999; Moser *et al.* 2002; Ewers *et al.* 2005; Gaston *et al.* 2008) et nous avons vu tout au long de ce document de nombreux exemples d'applications de l'indice de biodiversité spécifique potentielle (IBSP) dans les domaines de la conservation et de la gestion forestière (cf. Introduction et article II). La partie III, notamment, montre comment l'indice peut être utilisé pour la réalisation d'expertises de l'état de la biodiversité forestière dans les espaces protégés, contribuant à l'évaluation de leur rôle dans la préservation d'un bon potentiel de biodiversité. Dans le domaine de la conservation de la biodiversité, l'indice peut également fournir un support d'échantillonnage de la biodiversité pour orienter les prospections naturalistes, pour définir des sites d'étude privilégiés pour approfondir les connaissances sur les relations entre la richesse ou la composition en espèces et l'hétérogénéité du milieu ou encore pour déterminer des secteurs sensibles où des efforts de préservation du patrimoine naturel peuvent être envisagés.

Par ailleurs, cette méthode a été conçue pour la réalisation de diagnostics en milieux forestiers et nous avons choisi de calculer l'indice à l'échelle de la forêt aménagée et de la parcelle, qui correspondent aux échelles de planification des aménagements forestiers et de leur mise en œuvre sur le terrain. La spatialisation de l'indice peut certainement apporter des éléments pour aider à concilier des objectifs de production de bois et de maintien de la biodiversité dans le cadre de la gestion forestière multifonctionnelle. En particulier, elle constitue un support intéressant pour analyser les effets de différentes pratiques de gestion forestière (i.e. différentes intensités ou types de traitements sylvicoles) sur le maintien de caractéristiques de la mosaïque forestière en lien avec la biodiversité à différentes échelles.

2 L'indice de biodiversité spécifique potentielle comme support d'étude des effets de la gestion forestière sur les caractéristiques de la mosaïque forestière en lien avec la biodiversité

2.1 Contexte

La perception des forêts comme des écosystèmes multifonctionnels fournissant toute une diversité de services marchands et non marchands a profondément modifié les approches de planification de la gestion. L'intégration d'objectifs de préservation de la biodiversité dans les actions de gestion est devenue incontournable, conduisant au développement de bonnes pratiques et à une évolution des systèmes sylvicoles vers des modes de gestion favorisant le maintien d'un couvert forestier continu, la diversification de la structure des peuplements et la prise en compte d'informations spatialisées (Kangas & Kuusipalo 1993; Lähde *et al.* 1999a; Kurttila 2001; Bagnaresi *et al.* 2002). La préservation de la biodiversité dans les espaces dédiés à la production de bois est aujourd'hui d'autant plus importante que les réseaux d'espaces protégés existants apparaissent insuffisants pour la préservation de la biodiversité : ils couvrent souvent de trop petites surfaces pour assurer la conservation à long terme de populations viables, et ne sont pas toujours représentatifs de la diversité des milieux présents sur un territoire donné, souvent au détriment des habitats forestiers fournissant des conditions favorables à la production (Hansen *et al.* 1991; Lindenmayer & Franklin 1997; Bengtsson *et al.* 2000; Siitonen 2003; Oldfield *et al.* 2004; Gaston *et al.* 2008).

Dans ce contexte, de nombreux travaux ont cherché à approfondir les connaissances sur les effets de différentes pratiques de gestion sur la biodiversité forestière, cherchant à déterminer les modes de traitement sylvicoles qui pourraient être les plus adaptés pour concilier des objectifs économiques et écologiques. Certaines études se sont penchées sur les effets de différents systèmes sylvicoles ou d'un gradient d'intensité de gestion sur la richesse ou l'abondance de plusieurs groupes taxonomiques forestiers (Beese & Bryant 1999; Martikainen *et al.* 2000; Deal 2001; Reich *et al.* 2001; Rouvinen *et al.* 2002; Decocq *et al.* 2004; Macdonald & Fenniak 2007; Eyre *et al.* 2010). D'autres travaux se sont plutôt intéressés aux effets de la gestion sur des caractéristiques de la structure locale ou spatiale des peuplements en lien avec la biodiversité forestière: par exemple le volume de bois mort, l'hétérogénéité des diamètres ou la densité des gros bois vivants à l'échelle des peuplements (Siitonen *et al.* 2000; Rouvinen *et al.* 2002; Atlegrim & Sjöberg 2004; Torras & Saura 2008), et la composition ou l'agencement spatial des peuplements à l'échelle du paysage forestier (Franklin & Forman 1987; Ripple *et al.* 1991; Mladenoff *et al.* 1993; Spies *et al.* 1994). Dans l'ensemble, ces travaux montrent que l'exploitation forestière entraîne des modifications de la

mosaïque forestière à différentes échelles, avec des effets potentiellement négatifs sur plusieurs groupes taxonomiques forestiers (Gustafson & Crow 1994; Enoksson *et al.* 1995; Christensen & Emborg 1996; Öhman & Eriksson 1998; Siitonen 2001; Similä *et al.* 2003; Humphrey *et al.* 2004; Penttilä *et al.* 2004; Rouvinen & Kuuluvainen 2005).

Cependant, dans le cas des systèmes sylvicoles où l'exploitation se fait par prélèvements pied-à-pied ou par petites trouées (i.e. type futaie irrégulière ou jardinée), la structure des peuplements est hétérogène et souvent considérée comme favorable au maintien de la biodiversité forestière (Buongiorno *et al.* 1995; Lähde *et al.* 1999a; Atlegrim & Sjöberg 2004; Torras & Saura 2008; Gazol & Ibáñez 2010). Plusieurs études ont d'ailleurs montré un effet positif de la diversification des caractéristiques structurales liée la gestion sur la richesse ou l'abondance de plusieurs groupes de vertébrés forestiers (e.g. herpétofaune (Loehle *et al.* 2005), oiseaux (Haveri & Carey 2000), écureuils (Carey 2001a) et petits mammifères (Carey 2001b; Fuller *et al.* 2004)), et de la végétation de sous-bois (Battles *et al.* 2001; Thysell & Carey 2001; Bagnaresi *et al.* 2002).

Dans le massif du Vercors, la grande majorité des forêts publiques est aujourd'hui gérée en futaies irrégulières ou jardinées, incluant les forêts les plus productives dont la structure évolue également vers une physionomie à plusieurs strates. A ce jour, peu d'études ont été entreprises pour étudier l'effet d'une telle irrégularisation des peuplements sur la biodiversité forestière dans les forêts de montagne (e.g. Bagnaresi (2002) dans les Alpes italiennes, Buongiorno (1995) dans le Jura, Hansen (1995) dans l'Oregon, USA). Les études de Hansen (1995) et de Bagnaresi (2002) semblent montrer un effet globalement positif de ces pratiques sur l'avifaune et sur la flore de sous-bois. Dans les résultats obtenus tout au long de ce travail de thèse, plusieurs pistes suggèrent également que la biodiversité potentielle prédite pourrait être élevée dans les grands massifs forestiers de production (e.g. Autrans, Méaudre, Villard-de-Lans) de la zone d'étude. Tout d'abord, la distribution spatiale de l'IBSP aux échelles de la parcelle et de la forêt montre que l'indice est souvent élevé dans ces massifs forestiers (Figure 4-all). De plus, les critères reflétant la complexité et l'hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers sont en moyenne plus élevés dans les espaces non protégés, pour la plupart exploités. Or, dans la grande majorité des massifs forestiers, ces caractéristiques semblent bien liées à la gestion forestière puisque les perturbations naturelles, notamment, sont reconnues comme étant assez rares dans une grande partie de la zone d'étude. Les secteurs les plus impactés (par des tempêtes notamment), sont localisés sur les contreforts Ouest et sur le massif de Lente qui a subi d'importants chablis. La diversité spatiale des types de peuplements semble principalement héritée des pratiques de gestion anciennes (une partie des structures observées est certainement issue du traitement en taillis qui a perduré parfois jusqu'à la fin de la 2^{ème} guerre mondiale), qui se superposent aux pratiques actuelles telles que le traitement en futaie irrégulière. Le développement

de ce dernier a par contre un effet sur la complexification de la structure des peuplements. Les conditions environnementales (i.e. étage montagnard, pente faible, précipitations élevées) et certaines habitudes de gestion telles que l'abandon des rémanents sur place semblent également favoriser une forte hétérogénéité des structures de peuplements dans les forêts de production (cf. partie III).

2.2 Perspectives pour l'utilisation de l'indice de biodiversité spécifique potentielle comme outil d'étude de la biodiversité en forêts aménagées

Ces pistes suggèrent que la gestion forestière pratiquée dans la zone d'étude et son héritage de la gestion passée seraient à l'origine du développement de caractéristiques de la mosaïque forestière favorables à la biodiversité forestière. Cependant, l'effet des traitements irréguliers et de manière plus générale des nouvelles pratiques de gestion permettant le maintien d'un couvert forestier continu sur la biodiversité sont encore mal connues. La représentation spatiale de l'IBSP à différentes échelles peut fournir un support d'étude approprié pour approfondir les connaissances sur ces relations.

Par exemple, l'analyse détaillée de la distribution spatiale de l'indice et des critères associés pourrait être utilisée pour déterminer l'effet de différentes intensités de prélèvements (quantifié en termes de volume de bois, par exemple) sur la présence de caractéristiques de la mosaïque forestière considérées comme favorables au maintien de la biodiversité forestière. Cela pourrait se traduire par la réalisation d'un échantillonnage par niveaux d'intensité de gestion pour comparer les valeurs des différents critères et de la biodiversité potentielle prédite résultante entre niveaux d'intensité. L'analyse pourrait aller plus loin en effectuant des inventaires de biodiversité sur différentes modalités de l'échantillonnage, afin d'être en mesure de relier directement un gradient d'intensité de gestion avec la richesse ou l'abondance de différents groupes taxonomiques. Il n'existe actuellement pas de cartographie de l'intensité de la gestion dans les forêts de la zone d'étude, mais des indicateurs d'intensité pourraient être créés à partir d'autres données disponibles telles que le volume de bois prélevé, la densité de la desserte, le degré d'accessibilité des parcelles ou l'historique des traitements pratiqués, qui ont été récemment cartographiées sur le secteur des Quatre-Montagnes dans le Nord-est de la zone d'étude.

D'autre part, la cartographie de l'IBSP pourrait être utilisée pour comparer l'effet de différents traitements sylvicoles sur les caractéristiques locales et spatiales de la mosaïque forestière en lien avec la biodiversité. L'étude de l'effet de différentes combinaisons spatiales de traitements sur la biodiversité forestière potentielle pourrait être particulièrement intéressante pour évaluer s'il est possible de déterminer des règles de composition et de configuration spatiale de la mosaïque

paysagère qui permettraient d'optimiser l'hétérogénéité de la mosaïque en lien avec la biodiversité, dans la continuité des travaux présentés dans l'article I.

Ces différentes pistes devraient apporter des informations utiles pour définir des préconisations de gestion en faveur de l'intégration d'objectifs de maintien de la biodiversité dans la planification des interventions en forêts, afin de contribuer au développement de la gestion forestière multifonctionnelle.

3 Conclusion générale

L'indice de biodiversité spécifique potentielle présenté dans ce travail comporte de nombreuses originalités qui le démarquent nettement des autres méthodes de diagnostic indirect de la biodiversité existantes. C'est un outil adapté pour l'évaluation de l'état de la biodiversité forestière dans les forêts hétérogènes de montagne à l'échelle des territoires. Il permet de quantifier et de spatialiser les niveaux de biodiversité potentiellement présente dans la mosaïque forestière, avec de nombreuses applications dans les domaines de la conservation de la biodiversité et de la gestion forestière. Cet indice aborde le diagnostic de l'état de la biodiversité avec une vision holistique, qui évalue une potentialité en regard d'un maximum théorique dépendant des caractéristiques de la mosaïque intra-forestière à différentes échelles. Il peut être complété par d'autres méthodes plus ciblées de diagnostic de la biodiversité, notamment dans les secteurs partiellement non forestiers ou lorsque l'évaluation porte sur une biodiversité patrimoniale ou menacée.

Cet indice permet notamment de comparer les situations dans différents sites et de réaliser des diagnostics de l'état de la biodiversité forestière dans les réseaux d'espaces protégés. De nombreuses études remettent en question l'efficacité des espaces protégés pour la protection de la biodiversité ; l'analyse de la distribution spatiale de l'indice et des critères associés montre que leur rôle pour la conservation de la biodiversité forestière pourrait être amélioré en faisant porter le choix de nouveaux sites sur : 1/ des sites à fort potentiel de biodiversité (globalement hétérogènes), assurant la présence d'une grande diversité d'habitats et de ressources pour les espèces et 2/ des sites aux caractéristiques contrastées (variation des valeurs des critères et indicateurs) assurant une bonne représentation des situations présentes sur un territoire donné.

L'application de l'indice dans le massif du Vercors permet par ailleurs de dégager des pistes pour aider à maintenir un bon potentiel de biodiversité forestière dans l'ensemble des écosystèmes forestiers : 1/ une augmentation globale de l'hétérogénéité de la mosaïque forestière à différentes échelles mais dans une limite qui reste à déterminer prenant en compte la taille minimale des patches d'habitats nécessaire aux espèces inféodées à ces habitats et 2/ maintenir une diversité de niveaux d'hétérogénéité à différentes échelles, reflétant la présence simultanée de milieux hétérogènes et homogènes. L'augmentation globale de l'hétérogénéité spatiale dans la mosaïque intra-forestière dépendra notamment de traitements sylvicoles favorisant la complexification de la structure des peuplements et de la diversification des traitements dans l'espace en lien avec le maintien d'une forte complémentarité spatiale des structures de peuplement.

Les méthodes de diagnostic indirect de la biodiversité basées sur les relations entre l'hétérogénéité des milieux et la diversité des espèces ouvrent de nombreuses perspectives pour l'amélioration de la protection de la biodiversité. D'une part, elles contribuent à l'amélioration des connaissances sur la répartition géographique des enjeux de biodiversité dans les territoires et sur les relations entre la diversité spécifique et les caractéristiques de la mosaïque paysagère. D'autre part, elles apportent des informations utiles à l'évaluation et au suivi de caractéristiques de la mosaïque paysagère favorables au maintien de la biodiversité. Par ailleurs, la méthode développée dans ce travail de thèse permet de réaliser des diagnostics en forêts aménagées, où elle peut être utilisée comme un support pour la définition de stratégies de gestion respectueuses de la biodiversité.

Le maintien de la biodiversité forestière représente un enjeu essentiel pour le fonctionnement des écosystèmes forestiers à long terme et pour la pérennité des services écosystémiques qui en dépendent. La méthodologie développée dans ce travail de thèse apporte un cadre conceptuel pour le développement d'outils opérationnels de diagnostic et de suivi de la biodiversité forestière. Elle permet également de réfléchir aux moyens d'atteindre des objectifs de gestion forestière multifonctionnelle en lien avec le maintien des nombreux services rendus par les écosystèmes forestiers.

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figures

Figure 1. Illustration des tendances en termes d'état de conservation de la biodiversité en Europe des 25, par groupe taxonomique (adapté de EEA (2010)).	17
Figure 2. Illustration de la variation de l'hétérogénéité perçue dans la mosaïque paysagère : a) diminution de l'hétérogénéité avec l'augmentation de la taille du grain (diminution de la résolution) ; b) augmentation de l'hétérogénéité avec l'augmentation de l'étendue (adapté de Turner <i>et al.</i> (1989)).	23
Figure 3. Représentation du principe général de la théorie de la hiérarchie (d'après Wu (1999)).	24
Figure 4. Illustration de l'effet de la diversification des types d'habitats dans la mosaïque paysagère sur la biodiversité animale (adapté de Fahrig <i>et al.</i> (2011)). Une diversité d'habitats permet la cohabitation d'espèces inféodées à chacun des habitats présents, ainsi que d'espèces pouvant utiliser les différents habitats et d'autres espèces nécessitant absolument la présence simultanée des deux types d'habitats. Les espèces liées à la présence de plusieurs habitats dans la mosaïque représentent la « plus-value » de biodiversité liée à la diversification des habitats.	28
Figure 5. Rôle écologique et fonctionnel de quelques éléments de la structure d'un peuplement forestier (adapté de Franklin <i>et al.</i> (1981)).	30
Figure 6. Illustration des relations quadratiques entre la richesse floristique forestière locale et l'indice de biodiversité spécifique potentielle calculé à l'échelle de la parcelle dans le cas a) de tous les habitats confondus et b) des hêtraies et hêtraies mixtes.	128
Figure 7. Le réseau des espaces protégés du massif du Vercors.	138
Figure 8. Répartition des cinq niveaux de biodiversité potentielle dans l'ensemble de la zone d'étude (espaces protégés et non protégés confondus). Les valeurs représentent le pourcentage de la surface totale caractérisée par différents niveaux de biodiversité potentielle.	141
Figure 9. Comparaison de la proportion des différents niveaux de biodiversité potentielle à l'intérieur et à l'extérieur du réseau d'espaces protégés. Les valeurs représentent le pourcentage de la surface totale caractérisée par différents niveaux de biodiversité potentielle.	141
Figure 10. Comparaison des valeurs moyennes des critères entre les RBIs et l'ensemble des secteurs protégés et non protégés de la zone d'étude. Les valeurs ont été ré-échantillonnées entre 0 et 1 pour que les différences soient comparables entre critères. Rappel des abréviations des critères : HST= hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers ; HFH = hétérogénéité spatiale des habitats forestiers ; SCS= complémentarité spatiale des structures de peuplements ; ASSC = complexité moyenne des structures de peuplements ; DFT = diversité des formations forestières et PSB= biodiversité spécifique potentielle.	143
Figure 11. Comparaison des valeurs moyennes des critères et de l'indice de biodiversité spécifique potentielle dans les quatre réserves biologiques intégrales (RBIs) par rapport aux espaces non protégés et à l'ensemble du réseau de protection. Les valeurs pour la zone d'étude sont données à titre de référence.	144

Figure 12. Distribution de la biodiversité spécifique potentielle et des cinq critères décrivant l'hétérogénéité spatiale de la mosaïque forestière : a) hétérogénéité spatiale des habitats forestiers (HFH) ; b) hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers (HST) ; c) complexité moyenne des structures de peuplements (ASSC) ; d) complémentarité spatiale des structures de peuplements (SCS) ; e) diversité des formations forestières (DFT) et f) indice de biodiversité spécifique potentielle (IBSP), dans la Réserve Naturelle des Hauts Plateaux du Vercors (RNHPV). 146

Figure 13. Comparaison de la biodiversité potentielle moyenne prédite et des valeurs moyennes des critères associés entre la RNHPV et l'ensemble des secteurs protégés et non protégés de la zone d'étude. Toutes les valeurs ont été transposées entre 0 et 1 pour que les différences soient comparables entre critères. 147

Figure 14. Comparaison de la biodiversité potentielle moyenne prédite et des valeurs moyennes des critères associés entre le réseau Natura 2000 et l'ensemble des secteurs protégés et non protégés de la zone d'étude. Toutes les valeurs ont été transposées entre 0 et 1 pour que les écarts des valeurs soient comparables entre critères. 149

Figure 15. Histogramme des valeurs moyennes cumulées des cinq critères et de l'indice de biodiversité spécifique potentielle pour chaque site du réseau Natura 2000 et pour l'ensemble des secteurs protégés et non protégés de la zone d'étude. Toutes les valeurs ont été ré-échantillonnées entre 0 et 1 pour être comparables entre sites. 149

Figure 16. Croisement de la carte de biodiversité potentielle avec le réseau de protection. Les zones en noir correspondent aux principales zones de production de bois. 154

Figure 17. Comparaison de la fréquence par classes de volume de bois mort dans la RBI du Val-Ste-Marie (pas d'exploitation) et dans la Forêt Domaniale de Lente adjacente (exploitation). 155

Figure 18. Exemples de parcelles forestières caractérisées par trois niveaux d'hétérogénéité spatiale croissante, montrant qu'un même niveau d'hétérogénéité spatiale peut être déterminé par différentes combinaisons de valeurs des critères. HST : hétérogénéité spatiale des peuplements forestiers ; HFH : hétérogénéité spatiale des habitats forestiers ; DFT : diversité des formations forestières ; SCS : complémentarité spatiale des structures de peuplements ; ASSC : complexité moyenne des structures de peuplements. 163

Tableaux

Tableau 1. Synthèse des relations entre l'indice de biodiversité spécifique potentielle et la richesse floristique locale en fonction du type de richesse et du groupe d'habitats considérés. 129

Tableau 2. Description des espaces protégés retenus pour l'étude de la biodiversité potentielle dans le réseau de protection de la zone d'étude. 140

Bibliographie

- AEE (2011) Access information about species of interest for biodiversity and nature protection. accessed July 2011 <http://eunis.eea.europa.eu/species/1067/general>
- Alard D, Poudevigne I (2002) Biodiversity in changing landscapes: from species or patch assemblages to system organisation. In: Leuven RSEW, Poudevigne I, Teeuw RM (eds) Application of geographic information systems and remote sensing in river studies. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp 9-24
- Anderson RP, Lew D, Peterson AT (2003) Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling* 162 (3):211-232
- André J (2005) Activité et diversité des organismes hétérotrophes : les clés du bouclage des cycles biogéochimiques et sylvigénétiques. In: Bois mort et à cavité - une clé pour les forêts vivantes. Lavoisier, Paris, pp 89 - 98
- Archaux F, Bakkaus N (2007) Relative impact of stand structure, tree composition and climate on mountain bird communities. *Forest Ecology and Management* 247:72-79
- Ares A, Shanti B, Puettmann KJ (2009) Understory vegetation response to thinning disturbance of varying complexity in coniferous stands. *Applied Vegetation Science* 12:472-487
- Atleglim O, Sjöberg K (2004) Selective felling as a potential tool for maintaining biodiversity in managed forests. *Biodiversity and Conservation* 13:1123-1133
- Aubin I, Gachet S, Messier C, Bouchard A (2007) How resilient are northern hardwood forests to human disturbance ? An evaluation using a plant functional group approach. *Ecoscience* 14 (2):259-271
- Augusto L, Dupouey JL, Ranger J (2003) Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals for Forest Science* 60:823-831
- Bagnaresi U, Giannini R, Grassi G, Minotta G, Paffetti D, Pini Prato E, Proietti Placidi AM (2002) Stand structure and biodiversity in mixed, uneven-aged coniferous forests in the eastern Alps. *Forestry* 75 (4):357-364
- Baldwin RA (2009) Use of Maximum Entropy Modeling in Wildlife Research. *Entropy* 11:854-866
- Barbaro L, Rossi JP, Vetillard F, Nezan J, Jactel H (2007) The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *Journal of Biogeography* 34:652-664
- Barbaro L, Van Halder I (2009) Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography* 32 (2):321-333
- Barbier S, Chevalier R, Loussot P, Bergès L, Gosselin F (2009) Improving biodiversity indicators of sustainable forest management: Tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam forests. *Forest Ecology and Management* 258 (Supplement 1):S176-S186
- Barbier S, Gosselin F, Balandier P (2008) Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254 (1):1-15
- Baskent EZ, Keles S (2005) Spatial forest planning: A review. *Ecological Modelling* 188 (2-4):145-173
- Baskent J, Jordan GA (1995) Characterizing spatial structure of forest landscapes. *Canadian Journal of Forest Research* 25:1830-1849
- Battin J, Sisk TD (2011) One-side edge responses in forest birds following restoration treatments. *The Condor* 113 (3):501-510
- Battles JJ, Shlisky AJ, Barrett RH, Heald RC, Allen-Diaz BH (2001) The effects of forest management on plant species diversity in a Sierran conifer forest. *Forest Ecology and Management* 146:211-222
- Baudry J, Burel F (1999) *Ecologie du paysage - Concepts, méthodes et applications*. Tec & Doc, Paris. 259 p.

- Bazzaz FA (1975) Plant Species Diversity in Old-Field Successional Ecosystems in Southern Illinois. *Ecology* 56 (2):485-488
- Beatty SW (1984) Influence of Microtopography and Canopy Species on Spatial Patterns of Forest Understory Plants. *Ecology* 65 (5):1406-1419
- Beese WJ, Bryant AA (1999) Effect of alternative silvicultural systems on vegetation and bird communities in coastal montane forests of British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* 115:231-242
- Bélisle M, Desrochers A (2002) Gap-crossing decisions by forest birds: an empirical basis for parameterizing spatially-explicit, individual-based models. *Landscape Ecology* 17:219-231
- Bender DJ, Contreras TA, Fahrig L (1998) Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79 (2):517-533
- Bengtsson J, Nilsson SG, Franc A, Menozzi P (2000) Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132 (1):39-50
- Berger AL, Puettmann KJ (2000) Overstory Composition and Stand Structure Influence Herbaceous Plant Diversity in the Mixed Aspen Forest of Northern Minnesota. *American Midland Naturalist* 143 (1):111-125
- Birdlife I (2004) Birds in the European Union: a status assessment. BirdLife International, Wageningen, the Netherlands, 50 p, doi: http://www.birdlife.org/action/science/species/birds_in_europe/birds_in%20the_eu.pdf
- Borgesa JG, Hoganson HM (2000) Structuring a landscape by forestland classification and harvest scheduling spatial constraints. *Forest Ecology and Management* 130:269-275
- Boscolo D, Metzger JP (2009) Is bird incidence in Atlantic forest fragments influenced by landscape patterns at multiple scales ? *Landscape Ecology* 24:907-918
- Bouchon J (1979) Structure des peuplements forestiers. *Annals of Forest Science* 36 (3):175-209
- Branquart E, Liégeois S (2005) Normes de gestion pour favoriser la biodiversité dans les bois soumis au régime forestier (complément à la circulaire n°2619) Ministère de la Région Wallonne, DGRNE, 84 p., doi: <http://environnement.wallonie.be/publi/dnf/normes.pdf>
- Branquart E, Verheyen K, Latham J (2008) Selection criteria of protected forest areas in Europe: The theory and the real world. *Biological Conservation* 141 (11):2795-2806
- Breton V, Renaud J, Luque S (2011) Comment les outils de la télédétection peuvent aider à la cartographie des habitats forestiers ? Mise au point d'une méthode sur le massif du Vercors. *Rendez-Vous Techniques de l'ONF* 31:69-73
- Brooks DJ, Dunn E, Gillmor R, Hollom PAD, Hudson R, Nicholson EM, Ogilvie MA, Olney PJS, Roselaar CS, Simmons KEL, Voous KH, Wallace DIM, Wattel J, Wilson MG (1994) Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa - The birds of the Western Pacific, vol IV - Terns to Woodpeckers. Oxford University Press. 956 p.
- Brosfokske KD, Chen J, Crow TR (2001) Understory vegetation and site factors: implications for a managed Wisconsin landscape. *Forest Ecology and Management* 146 (1-3):75-87
- Brossard T, Chambaud F, Joly D, Lemaire E Interdisciplinarité et recherche opérationnelle sur le paysage : l'exemple du potentiel ornitho-écologique du pays d'Apance-Amance en Haute-Marne. In: *Paysages & valeurs : de la représentation à la simulation*, 2005. Nouveaux Actes Sémiotiques. doi:<http://revues.unilim.fr/nas/document.php?id=2283>
- Bruciamacchie M (2005) Protocole de suivi des espaces naturels protégés Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, 23 p. and appendices
- Bruneau G (1998) Analyse bibliographique sur l'éco-éthologie de la Chevêchette d'Europe (*Glaucidium passerinum*) et synthèse des données dans la réserve des Hauts Plateaux du Vercors Centre Ornithologique Rhône-Alpes, Réserve naturelle des Hauts-Plateaux du Vercors, 22 p.
- Brunet J (1993) Environmental and historical factors limiting the distribution of rare forest grasses in south Sweden. *Forest Ecology and Management* 61:263-275
- Bücking W (2003) Are there threshold numbers for protected forests ? *Journal of Environmental Management* 67:37-45

- Bunnell FL, Huggard DJ (1999) Biodiversity across spatial and temporal scales: problems and opportunities. *Forest Ecology and Management* 115 (2-3):113-126
- Buongiorno J, Dahir S, Lu H-C, Lin C-R (1994) Tree size diversity and economic returns in uneven-aged forest stands. *Forest Science* 40 (1):83-103
- Buongiorno J, Peyron J-L, Houllier F, Bruciamacchie M (1995) Growth and management of mixed-species, uneven-aged forests in the French Jura: implications for economic returns and tree diversity. *Forest Science* 41 (3):397-429
- Burnett MR, August PV, Brown JH, Killingbeck KT (1998) The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity: a patch-scale perspective. *Conservation Biology* 12 (2):363-370
- Butchart SHM, Walpole M, Collen B, van Strien A, Scharlemann JPW, Almond REA, Baillie JEM, Bomhard B, Brown C, Bruno J, Carpenter KE, Carr GM, Chanson J, Chenery AM, Csirke J, Davidson NC, Dentener F, Foster M, Galli AE, Galloway JN, Genovesi P, Gregory RD, Hockings M, Kapos V, Lamarque J-L, Leverington F, Loh J, McGeoch MA, McRae L, Minasyan A, Hernández Morcillo M, Oldfield TEE, Pauly D, Quader S, Revenga C, Sauer JR, Skolnik B, Spear D, Stanwell-Smith D, Stuart SN, Symes A, Tierney M, Tyrrell TD, Vié J-C, Watson R (2010) Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science* 328:1164-1168
- Bütler R, Angelstam P, Ekelund P, Schlaepfer R (2004) Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biological Conservation* 119 (3):305-318
- Cantarello E, Newton AC (2008) Identifying cost-effective indicators to assess the conservation status of forested habitats in Natura 2000 sites. *Forest Ecology and Management* 256:815-826
- Carey AB (2001a) Experimental manipulation of spatial heterogeneity in Douglas-fir forests: effects on squirrels. *Forest Ecology and Management* 152:13-30
- Carey AB (2001b) Induced spatial heterogeneity in forest canopies: responses of small mammals. *Journal of wildlife management* 65 (4):1014-1027
- Carpenter G, Gillison AN, Winter J (1993) DOMAIN: a flexible modelling procedure for mapping potential distribution of plants and animals. *Biodiversity and Conservation* 2:667-680
- Carroll C, Noss RF, Paquet PC, Schumaker NH (2003) Use of population viability analysis and reserve selection algorithms in regional conservation plans. *Ecological Applications* 13 (6):1773-1789
- CBD (2002) The United Nations Convention on Biological Diversity - 2010 Biodiversity target United Nations Environment Programme, doi: <http://www.cbd.int/2010-target/>
- CBD (2005) Protected areas for achieving biodiversity targets. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, 26 p., doi: <http://www.cbd.int/doc/publications/news-pa-supplement-en.pdf>
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Diaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242
- Chávez V, Macdonald SE (2010) The influence of canopy patch mosaics on understory plant community composition in boreal mixed wood forest. *Forest Ecology and Management* 259:1067-1075
- Chipman SJ, Johnson EA (2002) Understory vascular plant species diversity in the mixedwood boreal forest of Western Canada. *Ecological Applications* 12 (2):588-601
- Christensen M, Emborg J (1996) Biodiversity in natural versus managed forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 85:47-51
- Clavel J, Julliard R, Devictor V (2010) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9:222-228
- Coates KD, Burton PJ (1997) A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *Forest Ecology and Management* 99:337-354
- Coop JD, Massati RT, Schoettle AW (2010) Subalpine vegetation pattern three decades after stand-replacing fire: effects of landscape context and topography on plant community composition, tree regeneration, and diversity. *Journal of Vegetation Science* 21:472-487

- Cordonnier T, Courbaud B, Berger F, Franc A (2008) Permanence of resilience and protection efficiency in mountain Norway spruce forest stands: A simulation study. *Forest Ecology and Management* 256:347-354
- Coreau A, Martin J-L (2007) Multi-scale study of bird species distribution and of their response to vegetation change: a Mediterranean example. *Landscape Ecology* 22:747-764
- Costanza JK, Moody A, Peet RK (2011) Multi-scale environmental heterogeneity as a predictor of plant species richness. *Landscape Ecology* 26 (6):851-864
- Crozier CR, Boerner REJ (1984) Correlations of Understory Herb Distribution Patterns with Microhabitats under Different Tree Species in a Mixed Mesophytic Forest. *Oecologia* 62 (3):337-343
- Dajoz R (2007) Les insectes et la forêt, rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier. 2ème édition edn. Lavoisier, Paris. 668 p.
- Deal RL (2001) The effects of partial cutting on forest plant communities of western hemlock–Sitka spruce stands in southeast Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* 31:2067-2079
- Debeljak M (2006) Coarse woody debris in virgin and managed forest. *Ecological Indicators* 6 (4):733-742
- Debinski DM, Kindscher K, Jakubauskas ME (1999) A remote sensing and GIS-based model of habitats and biodiversity in the Greater Yellowstone Ecosystem. *International Journal of Remote Sensing* 20 (17):3281-3291
- Decocq G, Aubert M, Dupont F, Alard D, Saguez R, Wattez-Franger A, de Foucault B, Delelis-Dusollier A, Bardat J (2004) Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understory response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology* 41:1065-1079
- Deconchat M, Balent G (2004) Critères et indicateurs de gestion durable des forêts : la biodiversité. *Revue Forestière Française* 56 (5):419-430
- Deguisse IE, Kerr JT (2006) Protected areas and prospects for endangered species conservation in Canada. *Conservation Biology* 20 (1):48-55
- Devictor V, Clavel J, Julliard R, Lavergne S, Mouillot D, Thuiller W, Venail P, Villéger S, Mouquet N (2010) Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47:15-25
- Devictor V, Godet L, Julliard R, Couvet D, Jiguet F (2007) Can common species benefit from protected areas? *Biological Conservation* 139 (1-2):29-36
- Devictor V, Julliard R, Jiguet F (2008) Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117:507-514
- Di Ciccio TJ, Romano JP (1988) A Review of Bootstrap Confidence Intervals. *Journal of the Royal Statistical Society Series B* 50:338-354
- Diaz-Varela ER, Marey-Pérez MF, Rigueiro-Rodriguez A, Álvarez-Álvarez P (2009) Landscape metrics for characterization of forest landscapes in a sustainable management framework: potential application and prevention of misuse. *Annals for Forest Science* 66 (3):10 p. doi:<http://dx.doi.org/10.1051/forest/2009004>
- Drolet B, Desrochers A, Fortin M-J (1999) Effects of landscape structure on nesting songbirds distribution in a harvested boreal forest. *The Condor* 101:699-704
- Duelli P (1997) Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: An approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 62 (2-3):81-91
- Dufour A, Gadallah F, Wagner HH, Guisan A, Buttler A (2006) Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. *Ecography* 29:573-584
- Dzwonko Z, Loster S (1992) Species Richness and Seed Dispersal to Secondary Woods in Southern Poland. *Journal of Biogeography* 19 (2):195-204
- EEA (2008) European forests — ecosystem conditions and sustainable use European Environmental Agency, Copenhagen, 110 p., doi: http://www.eea.europa.eu/publications/eea_report_2008_3
- EEA (2010) Assessing Biodiversity in Europe - the 2010 report. EEA, 58 p., doi: <http://www.eea.europa.eu/publications/assessing-biodiversity-in-europe-84>

- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick JR, Lehmann A, Li J, Lohmann LG, Loiselle BA, Manion G, Moritz C, Nakamura M, Nakazawa Y, McC. Overton J, Peterson AT, Phillips SJ, Richardson K, Scachetti-Pereira R, Schapire RE, Soberoén J, Williams S, Wisz MS, Zimmermann NE (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129-151
- Elkie PC, Rempel RS (2001) Detecting scales of pattern in boreal forest landscapes. *Forest Ecology and Management* 147 (2-3):253-261
- Enoksson B, Angelstam P, Larsson K (1995) Deciduous forest and resident birds: the problem of fragmentation within a coniferous forest landscape. *Landscape Ecology* 10 (5):267-275
- Esseen PA, Ehnström B, Ericson L, Sjöberg K (1997) Boreal forests. *Ecological Bulletins* 46:16-47
- EU (2006) Halting the loss of biodiversity by 2010 and beyond. European Commission, Brussels, doi: http://ec.europa.eu/environment/nature/biodiversity/comm2006/bap_2010.htm
- EU (2011) Forestry in the EU and the world. European Union, Luxembourg, doi: http://epp.eurostat.ec.europa.eu/cache/ITY_OFFPUB/KS-31-11-137/EN/KS-31-11-137-EN.PDF
- Ewers RM, Didham RK, Wratten SD, Tylianakis JM (2005) Remotely sensed landscape heterogeneity as a rapid tool for assessing local biodiversity value in a highly modified New Zealand landscape. *Biodiversity and Conservation* 14:1469-1485
- Eyre TJ, Butler DW, Kelly AL, Wang J (2010) Effects of forest management on structural features important for biodiversity in mixed-age hardwood forests in Australia's subtropics. *Forest Ecology and Management* 259:534-546
- Fahrig L (2001) How much habitat is enough? *Biological Conservation* 100:65-74
- Fahrig L (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecological Evolution and Systematics* 34:487-515
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena GM, Martin J-L (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14:101-112
- Failing L, Gregory R (2003) Ten common mistakes in designing biodiversity indicators for forest policy. *Journal of Environmental Management* 68 (2):121-132
- Fan Z, Larsen DR, Shifley SR, Thompson FR (2003) Estimating cavity tree abundance by stand age and basal area, Missouri, USA. *Forest Ecology and Management* 179:231-242
- Fangliang H, Condit R (2007) The distribution of species: occupancy, scale, and rarity. In: Storch D, Marquet PA, Brown JH (eds) *Scaling Biodiversity*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 32-50
- FAO (2011) Situation des forêts dans le monde Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, Rome, 176 p., doi: <http://www.fao.org/docrep/013/i2000f/i2000f.pdf>
- Fearer TM, Prisley SP, Stauffer DF, Keyser PD (2007) A method for integrating the Breeding Bird Survey and Forest Inventory and Analysis databases to evaluate forest bird-habitat relationships at multiple spatial scales. *Forest Ecology and Management* 243:128-143
- Ferris R, Humphrey JW (1999) A review of potential biodiversity indicators for application in British forests. *Forestry* 72 (4):313-328
- Fleishman E, Mac Nally R, Fay JP, Murphy DD (2001) Modeling and predicting species occurrence using broad-scale environmental variables: an example with butterflies of the Great Basin. *Conservation Biology* 15 (6):1674-1685
- Fleishman E, Noss RF, Noon BR (2006) Utility and limitations of species richness metrics for conservation planning. *Ecological Indicators* 6 (3):543-553
- Forman RTT (1995) *Land mosaics: the ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press.
- Fortin M-J, Dale M (2005) *Spatial analysis: A guide for Ecologists*. Cambridge University press. 365
- Fox J (2002) *Bootstrapping Regression Models*. Appendix to An R and S-PLUS Companion to Applied Regression. <http://cran.r-project.org/doc/contrib/Fox-Companion/appendix-bootstrapping.pdf>. accessed february 2010

- Fox LR, Morrow PA (1981) Specialization: species property or local phenomenon? *Science* 211:887-893
- Franklin J (2009) Mapping species distributions. Cambridge University Press, New York. 320 p.
- Franklin JF, Cromack K, Denison JW, McKee A, Maser C, Sedell J, Swanson F, Juday G (1981) Ecological characteristics of old-growth Douglas-Fir forests. United States Department of Agriculture Forest Service, 48 p., doi: http://www.fs.fed.us/pnw/publications/pnw_gtr118/
- Franklin JF, Forman RTT (1987) Creating landscape patterns by forest cutting: Ecological consequences and principles. *Landscape Ecology* 1 (1):5 - 18
- Franklin JF, Spies TA, Pelt RV, Carey AB, Thornburgh DA, Berg DR, Lindenmayer DB, Harmon ME, Keeton WS, Shaw DC, Bible K, Chen J (2002) Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* 155 (1-3):399-423
- Fraser RH (1998) Vertebrate Species Richness at the Mesoscale: Relative Roles of Energy and Heterogeneity. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7 (3):215-220
- Freemark KE, Merriam HG (1986) Importance of Area and Habitat Heterogeneity to Bird Assemblages in Temperate Forest Fragments. *Biological Conservation* 36:115 - 141
- Fuller AK, Harrison DJ, Lachowski HJ (2004) Stand scale effects of partial harvesting and clearcutting on small mammals and forest structure. *Forest Ecology and Management* 191 (1-3):373-386
- Fuller RJ (2000) Influence of treefall gaps on distributions of breeding birds within interior old-growth stands in Bialowieza forest, Poland. *The Condor* 102:267-274
- Gaston KJ, Charman K, Jackson SF, Armsworth PR, Bonn A, Briers RA, Callaghan CSQ, Catchpole R, Hopkins J, Kunin WE, Latham J, Opdam P, Stoneman R, Stroud DA, Tratt R (2006) The ecological effectiveness of protected areas: The United Kingdom. *Biological Conservation* 132 (1):76-87
- Gaston KJ, Jackson SF, Nagy A, Cantù-Salazar L, Johnson M (2008) Protected areas in Europe - Principle and Practice. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1134:97-119
- Gauquelin X, Courbaud B (2006) Guide des Sylvicultures de Montagne. Alpes du Nord françaises. Cemagref, CRPF Rhône-Alpes, ONF, Grenoble, France. 289 p.
- Gazol A, Ibáñez R (2010) Variation of plant diversity in a temperate unmanaged forest in northern Spain: behind the environmental and spatial explanation. *Plant Ecology* 207:1-11
- Geburek T, Milasowszky N, Konrad H, Schadauer K (2010) The Austrian Forest Biodiversity Index: All in one. *Ecological Indicators* 10:753-761
- Gégout J-C, Renaux B (2010) Les habitats forestiers de la France tempérée : typologie et caractérisation phytoécologique. *Revue Forestière Française* 62 (3-4):365-374
- Gibson LA, Wilson BA, Cahill DM, Hill J (2004) Spatial prediction of rufous bristlebird habitat in a coastal heathland: a GIS-based approach. *Journal of Applied Ecology* 41:213-223
- Gilg O (2004) Forêts à caractère naturel : caractéristiques, conservation et suivi. Cahiers techniques n°74 GIP ATEN, Montpellier, France, 96 p., doi: http://ct74.espaces-naturels.fr/sites/default/files/documents/ct74/cahier_n74bis.pdf
- Godet L, Devictor V, Jiguet F (2007) Estimating relative population size included within protected areas. *Biological Conservation* 16:2587-2598
- Good JA, Speight MCD (1996) Saproxyllic invertebrates and their conservation throughout Europe. Conseil de l'Europe, Strasbourg. 58 p.
- Gosselin F, Laroussinie O (2004) Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver. Cemagref, INRA, Nogent-sur-Vernisson. 381 p.
- Gough AD, Innes JL, Allen SD (2008) Development of common indicators of sustainable forest management. *Ecological Indicators* 8 (5):425-430
- Graae BJ, Okland RH, Petersen PM, Jensen K, Fritzboeger B (2004) Influence of historical, geographical and environmental variables on understorey composition and richness in Danish forests. *Journal of Vegetation Science* 15:465-474
- Grand J, Cummings MP, Rebelo TG, Ricketts TH, Neel MC (2007) Biased data reduce efficiency and effectiveness of conservation reserve networks. *Ecology Letters* 10 (5):364-374

- Grand J, Cushman SA (2003) A multi-scale analysis of species-environment relationships: breeding birds in a pitch pine-scrub oak (*Pinus rigida-Quercus ilicifolia*) community. *Biological Conservation* 112 (3):307-317
- Green MJB, Paine J State of the world's protected areas at the end of the twentieth century. In: *Protected areas in the 21st Century: from islands to networks*, Albany, Australia, 1997. World Conservation Monitoring Centre, Cambridge, UK
- Greenberg CH, Lanham JD (2001) Breeding bird assemblages of hurricane-created gaps and adjacent closed canopy forest in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management* 154:251-260
- Griffis KL, Crawford JA, Wagner MR, Moir WH (2001) Understory response to management treatments in northern Arizona ponderosa pine forests. *Forest Ecology and Management* 146 (1-3):239-245
- Grinnell J (1917) Field Tests of Theories Concerning Distributional Control. *The American Naturalist* 51 (602):115-128
- Grove SJ (2002) Tree basal area and dead wood as surrogate indicators of saproxylic insect faunal integrity: a case study from the Australian lowland tropics. *Ecological Indicators* 1 (3):171-188
- Gustafson EJ (1998) Quantifying Landscape Spatial Pattern: What Is the State of the Art ? *Ecosystems* 1:143-156
- Gustafson EJ, Crow TR (1994) Modeling the effects of forest harvesting on landscape structure and the spatial distribution of cowbird brood parasitism. *Landscape Ecology* 9 (4):237-248
- Gustafson EJ, Parker GR (1992) Relationships between landcover proportion and indices of landscape spatial pattern. *Landscape Ecology* 7 (2):101-110
- Hagan JM, Meehan AL (2002) The effectiveness of stand-level and landscape-level variables for explaining bird occurrence in an industrial forest. *Forest Science* 48 (2):231-242
- Hakkarainen H, Korpimäki E, Laaksonen T, Nikula A, Suorsa P (2008) Survival of male Tengmalm's owls increases with cover of old forest in their territory. *Oecologia* 155:479-486
- Hansen AJ, McComb WC, Vega R, Raphael MG, Hunter M (1995) Bird Habitat Relationships in Natural and Managed Forests in the West Cascades of Oregon. *Ecological Applications* 5 (3):555-569
- Hansen AJ, Spies TA, Swanson FJ, Ohmann JL (1991) Conserving biodiversity in managed forests. *BioScience* 41 (6):382-392
- Hanski I (2000) Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Annales Zoologici Fennici* 37:271-280
- Hanski I (2005) Landscape fragmentation, biodiversity loss and the societal response. *EMBO reports* 6 (5):388-392
- Hanski I, Hammond P (1995) Biodiversity in Boreal forests. *Trends in Ecology & Evolution* 10:5-6
- Hanski I, Walsh M (2004) How much, How to? - Practical tools for forest conservation. BirdLife European Forest Task Force, Latvia. 48 p.
- Hardt RA, Forman RTT (1989) Boundary Form Effects on Woody Colonization of Reclaimed Surface Mines. *Ecology* 70 (5):1252-1260
- Harner RF, Harper KT (1976) The Role of Area, Heterogeneity, and Favorability in Plant Species Diversity of Pinyon-Juniper Ecosystems. *Ecology* 57 (6):1254-1263
- Harrison S (1999) Local and regional diversity in a patchy landscape: native, alien and endemic herbs on serpentine. *Ecology* 80 (1):70-80
- Haveri BA, Carey AB (2000) Forest management strategy, spatial heterogeneity, and winter birds in Washington. *Wildlife Society Bulletin* 28 (3):643-652
- Helzer CJ, Jelinski DE (1999) The relative importance of patch area and perimeter-area ratio to grassland breeding birds. *Ecological Applications* 9 (4):1448-1458
- Henrioux P, Henrioux J-D, Walder P, Chopard G (2003) Effects of forest structure on the ecology of Pygmy Owl *Glaucidium passerinum* in the Swiss Jura Mountains. *Vogelwelt* 124:309-312
- Hermý M, Honnay O, Firbank L, Grashof-Bokdam C, Lawesson JE (1999) An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91 (1):9-22

- Hernandez PA, Graham CH, Master LL, Albert DL (2006) The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29:773-785
- Hinsley SA, Bellamy PE, Newton I, Sparks TH (1995) Habitat and landscape factors influencing the presence of individual breeding bird species in woodland fragments. *Journal of Avian Biology* 26 (2):94-104
- Hirao T, Murakami M, Oguma H (2008) Functional spatial scale of community composition change in response to windthrow disturbance in a deciduous temperate forest. *Ecological Research* 23:249-258
- Hirzel AH, Hausser J, Chessel D, Perrin N (2002) Ecological-niche Factor Analysis: How to compute habitat-suitability maps without absence data ? *Ecology* 83 (7):2027-2036
- Hirzel AH, Le Lay G (2008) Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology* 45:1372-1381
- Hobson KA, Kirk DA, Smith AR (2000) A multivariate analysis of breeding bird species of western and central Canadian boreal forests: stand and spatial effects. *Ecoscience* 7 (3):267-280
- Holland JD, Bert DG, Fahrig L (2004) Determining the spatial scale of species' response to habitat. *Bioscience* 54 (3):227-233
- Holling CS (1992) Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs* 62 (4):447-502
- Holm S (1979) A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6:65-70
- Holt RD (1997) From metapopulation dynamics to community structure: Some consequences of spatial heterogeneity. In: Hanski I, Gilpin ME (eds) *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press, San Diego, pp 149-165
- Holt RD, Lawton JH, Polis GA, Martinez ND (1999) Trophic rank and the species-area relationship. *Ecology* 80 (5):1495-1504
- Honnay O, Degroote B, Hermy M (1998) Ancient-forest plant species in Western Belgium: a species list and possible ecological mechanisms. *Belgium Journal of Botany* 130 (2):139-154
- Honnay O, Endels P, Vereecken H, Hermy M (1999) The role of patch area and habitat diversity in explaining native plant species richness in disturbed suburban forest patches. *Diversity and Distributions* 5:129-141
- Honnay O, Jacquemyn H, Bossuyt B, Hermy M (2005) Forest fragmentation effects on patch occupancy and population viability of herbaceous plant species. *New Phytologist* 166:723-736
- Howard AF (1991) A critical look at multiple criteria decision making techniques with reference to forestry applications. *Canadian Journal of Forest Research* 21:1649-1659
- Hu J, Jiang Z (2010) Predicting the potential distribution of the endangered Przewalski's gazelle. *Journal of Zoology* 282:54-63
- Hughes JB (2000) The scale of resource specialization and the distribution and abundance of lycaenid butterflies. *Oecologia* 123:375-383
- Humphrey JW, Sippola AL, Lemperiere G, Dodelin B, Alexander KNA, Butler JE (2004) Deadwood as an Indicator of biodiversity in european forests : from theory to operational guidance. In: Marchetti M (ed) *Monitoring and Indicators of Forest Biodiversity in Europe - From Ideas to Operationality*, vol 51. European Forest Institute, Joensuu, pp 193-206
- Humphrey JW, Watts K (2004) Biodiversity indicators for UK managed forests: development and implementation at different spatial scales. In: Marchetti M (ed) *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe - from ideas to operationality*, vol 51. European Forest Institute, Joensuu, Finland, pp 79-89
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks, Cold Spring Harbor Symposium. *Quantitative Biology* 22:415-427
- Jackson SF, Walker K, Gaston KJ (2009) Relationship between distributions of threatened plants and protected areas in Britain. *Biological Conservation* 142:1515-1522

- Jiménez-Valverde A, Lobo JM, Hortal J (2008) Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions* 14:885-890
- Jokimaeki J, Huhta E (1996) Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland: a multi-scale approach. *Ornis Fennica* 73 (3):97-113
- Juutinen A, Luque S, Mönkkönen M, Vainikainen N, Tomppo E (2008) Cost-effective forest conservation and criteria for potential conservation targets: a Finnish case study. *Environmental science and policy* 11:613-626
- Juutinen A, Mönkkönen M, Sippola A-L (2006) Cost-Efficiency of Decaying Wood as a Surrogate for Overall Species Richness in Boreal Forests. *Conservation Biology* 20 (1):74-84
- Kadoya T, Suda S-I, Tsubaki Y, Washitani I (2008) The sensitivity of dragonflies to landscape structure differs between life-history groups. *Landscape Ecology* 23:149-158
- Kangas J, Kuusipalo J (1993) Integrating biodiversity into forest management planning and decision-making. *Forest Ecology and Management* 61 (1-2):1-15
- Kati V, Dimopoulos P, Papaioannou H, Poirazidis K (2009) Ecological management of a Mediterranean mountainous reserve (Pindos National Park, Greece) using bird community as an indicator. *Journal of Nature Conservation* 17:47-59
- Kati V, Poirazidis K, Dufrêne M, Halley J, Koradis G, Schindler S, Dimopoulos P (2010) Towards the use of ecological heterogeneity to design reserve networks: a case study from Dadia National Park, Greece. *Biodiversity and Conservation* 19 (6):1585-1597
- Kerr JT, Packer L (1997) Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature* 385 (6613):252-254
- Kerr JT, Southwood TRE, Cihlar J (2001) Remotely sensed habitat diversity predicts butterfly species richness and community similarity in Canada. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98 (20):11365-11370
- Kirk DA, Hobson KA (2001) Bird-habitat relationships in jack pine boreal forests. *Forest Ecology and Management* 147 (2-3):217-243
- Körner K, Jeltsch F (2008) Detecting general plant functional type responses in fragmented landscapes using spatially-explicit simulations. *Ecological Modelling* 210:287-300
- Kouki J (1994) Biodiversity in the Fennoscandian boreal forests: natural variation and its management. *Annales Zoologici Fennici* 31:1-217
- Kouki J, Löfman S, Martikainen P, Rouvinen S, Uotila A (2001) Forest fragmentation in Fennoscandia: linking habitat requirements of wood-associated threatened species to landscape and habitats changes. *Scandinavian Journal of Forest Research Suppl.* 3:27-37
- Kumar S, Stohlgren TJ, (2009) Maxent modeling for predicting suitable habitat for threatened and endangered tree *Canacomyrica monticola* in New Caledonia. *Journal of Ecology and natural Environment* 1 (4):94-98
- Kurttila M (2001) The spatial structure of forests in the optimization calculations of forest planning - a landscape ecological perspective. *Forest Ecology and Management* 142:129-142
- Kuusipalo J, Kangas J (1994) Managing Biodiversity in a Forestry Environment. *Conservation Biology* 8 (2):450-460
- Laforteza R, Chen J, Sanesi G, Crow TR (2008a) Patterns and processes in forest landscapes - multiple use and sustainable management. Springer. 425 p.
- Laforteza R, Corry RC, Sanesi G, Brown RD (2008b) Cultural determinants of spatial heterogeneity in forest landscapes. In: Laforteza R, Chen J, Sanesi G, Crow TR (eds) Patterns and processes in forest landscapes - multiple use and sustainable management. Springer, pp 17-32
- Lähde E, Laiho O, Norokorpi Y (1999a) Diversity-oriented silviculture in the Boreal Zone of Europe. *Forest Ecology and Management* 118:223-243
- Lähde E, Laiho O, Norokorpi Y, Saksa T (1999b) Stand structure as the basis of diversity index. *Forest Ecology and Management* 115 (2-3):213-220
- Larrieu L, Gonin P (2009) L'IBP : Une méthode simple et rapide pour évaluer la biodiversité potentielle des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française* 60 (6):727-748

- Latham PA, Zuuring HR, Coble DW (1998) A method for quantifying vertical forest structure. *Forest Ecology and Management* 104:157-170
- Levin SA (1992) The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 73 (6):1943-1967
- Levrel H (2007) Quels indicateurs pour la gestion de la biodiversité? Paris. 94 p.
- Lexerød NL, Eid T (2006) An evaluation of different diameter diversity indices based on criteria related to forest management planning. *Forest Ecology and Management* 222 (1-3):17-28
- Li H, Reynolds JF (1994) A Simulation Experiment to Quantify Spatial Heterogeneity in Categorical Maps. *Ecology* 75 (8):2446-2455
- Li H, Wu J (2004) Use and misuse of landscape indices. *Landscape Ecology* 19:389-399
- Lichstein JW, Simons TR, Franzreb KE (2002) Landscape effects on breeding songbird abundance in managed forests. *Ecological Applications* 12 (3):836-857
- Lindenmayer DB, Franklin JF (1997) Managing Stand Structure as Part of Ecologically Sustainable Forest Management in Australian Mountain Ash Forests. *Conservation Biology* 11 (5):1053-1068
- Lindenmayer DB, Margules CR, Botkin DB (2000) Indicators of Biodiversity for Ecologically Sustainable Forest Management. *Conservation Biology* 14 (4):941-950
- Lobo JM, Castro I, Moreno JC (2001) Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 73:233-253
- Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Real R (2008) AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17:147-151
- Loehle C, Wigley TB, Shipman PA, Fox SF, Rutzmoser S, Thill RE, Melchior MA (2005) Herpetofaunal species richness responses to forest landscape structure in Arkansas. *Forest Ecology and Management* 209:293-308
- Loewenstein EF, Johnson PS, Garrett HE (2000) Age and diameter structure of a managed uneven-aged oak forest. *Canadian Journal of Forest Research* 30:1060-1070
- Löfman S (2006) Changes in forest landscape structure in southern Finland in the late 1900's University of Joensuu, Finland, 30 p., doi: <http://www.metla.fi/dissertationes/df32.pdf>
- Löfman S, Kouki J (2001) Fifty years of landscape transformation in managed forests of southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 16:44-53
- Loose D, Bruneau G, Adestro J (2003) La Chevêchette d'Europe (*Glaucidium passerinum*) sur la Réserve Naturelle des Hauts Plateaux du Vercors CORA Isère, RNHPV, Grenoble, 44 p., doi:
- LPO (2011) Cahier technique Chevêchette et Tengmalm. LPO Mission Rapace, ONF, 28 p., doi: <http://www.chevechette-tengmalm.lpo.fr/pj/p1/CT-Chouettes.pdf>
- Lundholm JT (2009) Plant species diversity and environmental heterogeneity: spatial scale and competing hypotheses. *Journal of Vegetation Science* 20:377-391
- Luoto M, Toivonen T, Heikkinen RK (2002) Prediction of total and rare plant species richness in agricultural landscapes from satellite images and topographic data. *Landscape Ecology* 17:195-217
- Luoto M, Virkkala R, Heikkinen RK, Leikola N (2005) Uncertainty of bioclimate envelope models based on geographical distribution of species. *Global Ecology and Biogeography* 14:575-584
- Luque S (2000) The challenge to manage the biological integrity of nature reserves : a landscape ecology perspective. *Int j remote sensing* 21 (13-14):2613-2643
- Luque S, Riutta T, Joensuu J, Rautjärvi N, Tomppo E (2004) Multi-source forest inventory data for biodiversity monitoring and planning at the forest landscape level. In: Marchetti M (ed) *Monitoring and Indicators of Forest Biodiversity in Europe - From Ideas to Operationality*, vol 51. European Forest Institute, pp 431-444
- Luque S, Vainikainen N (2008) Habitat quality assessment and modelling for forest biodiversity and sustainability. In: Laforteza R, Chen J, Sanesi G, Crow TR (eds) *Patterns and Processes in Forest Landscapes - Multiple Use and Sustainable Management*. Springer, pp 241-264

- Mac Faden SW, Capen DE (2002) Avian habitat relationships at multiple scales in a New England Forest. *Forest Science* 48 (2):243-253
- Mac Nally R, Fleishman E, Bulluck LP, Betrus CJ (2004) Comparative influence of spatial scale on beta diversity within regional assemblages of birds and butterflies. *Journal of Biogeography* 31 (6):917-929
- MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On Bird Species Diversity. *Ecology* 42 (3):594-598
- Macdonald SE, Fenniak TE (2007) Understory plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada: Natural patterns and response to variable-retention harvesting. *Forest Ecology and Management* 242:34-48
- Marage D, Lemperrière G (2005) The management of snags: A comparison in managed and unmanaged ancient forests of the Southern French Alps. *Annales for Science* 62:135-142
- Marshall PL, Davis G, LeMay VM (2000) Using Line Intersect Sampling for Coarse Woody Debris Forest Service british Columbia - Forest Research, Vancouver, 37 p., doi: http://www2.latech.edu/~strimbu/Teaching/FOR315/Annex/LineIntersectSampling_TR003.pdf
- Martikainen P, Siitonen J, Punttila P, Kaila L, Rauh J (2000) Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation* 94 (2):199-209
- Martínez I, Carreño F, Escudero A, Rubio A (2006) Are threatened lichen species well-protected in Spain? Effectiveness of a protected areas network. *Biological Conservation* 133 (4):500-511
- Mazerolle MJ, Villard M-A (1999) Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: a review. *Ecoscience* 6 (1):117-124
- McArdle BH, Anderson MJ (2004) Variance heterogeneity, transformations, and models of species abundance: a cautionary tale. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61:1294-1302
- McCleary K, Mowat G (2002) Using forest structural diversity to inventory habitat diversity of forest-dwelling wildlife in the West Kootenay region of British Columbia. *British Columbia Journal of Ecosystems and Management* 2 (2):1-13
- McElhinny C, Gibbons P, Brack C, Bauhus J (2005) Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management* 218:1-24
- McElhinny C, Gibbons P, Brack C, Bauhus J (2006) Fauna-habitat Relationships: A Basis for Identifying Key Stand Structural Attributes in Temperate Australian Eucalypt Forests and Woodlands. *Pacific Conservation Biology* 12 (2):89-110
- McGarical K, Cushman SA, Neel MC, Ene E (2002) FRAGSTATS: Spatial pattern Analysis Program for Categorical Maps. University of Massachusetts. accessed July 2011. <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- McGarical K, Marks BJ (1994) FRAGSTATS - Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Oregon State University, Dolores, Colorado, 134 p., doi: <http://www.umass.edu/landeco/pubs/mcgarical.marks.1995.pdf>
- McKenny HC, Keeton WS, Donovan TM (2006) Effects of structural complexity enhancement on eastern red-backed salamander (*Plethodon cinereus*) populations in northern hardwood forests. *Forest Ecology and Management* 230:186 - 196
- McMullin RT, Duinker PN, Richardson DHS, Cameron RP, Hamilton DC, Newmaster SG (2010) Relationships between the structural complexity and lichen community in coniferous forests of southwestern Nova Scotia. *Forest Ecology and Management* 260:744 - 749
- MCPFE (2007) State of Europe's forests 2007 - The MCPFE report on sustainable forest management in Europe. MCPFE, FAO, UNECE, Warsaw, Poland, 247 p., doi: http://www.foresteurope.org/filestore/foresteurope/Publications/pdf/state_of_europes_for_ests_2007.pdf
- McRoberts RE, Winter S, Chirici G, Hauk E, Pelz DR, Moser WK, M.A. H (2008) Large-scale spatial patterns of forest structural diversity. *Canadian Journal of Forest Research* 38:429-438

- MEA (2005) Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity synthesis World Resources Institute, 86 p., Washington, DC, doi: <http://www.maweb.org/documents/document.354.aspx.pdf>
- MEDDTL (2011) Cahiers d'habitats Natura 2000 : Habitats forestiers. La Documentation Française, Paris
- Michel AK, Winter S (2009) Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, U.S.A. *Forest Ecology and Management* 257 (6):1453-1464
- Mielikäinen K, Hynynen J (2003) Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe–boreal zone: case Finland. *Journal of Environmental Management* 67 (1):47-54
- Mikusinski G, Pressey RL, Edenius L, Kujala H, Moilanen A, Niemelä J, Ranius T (2007) Conservation planning in forest landscapes of Fennoscandia and an approach to the challenge of countdown 2010. *Conservation Biology* 21 (6):1445-1454
- Mladenoff DJ, White MA, Pastor J, Crow TR (1993) Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed forest landscapes. *Ecological Applications* 3 (2):294-306
- MNHN (2011) Vigie-Nature: une façon simple et ludique de faire progresser la science! MNHN, Paris, doi: http://www.mnhn.fr/museum/front/medias/dossPresse/34693_DP_VigieNature2011.pdf
- Moora M, Daniell T, Kalle H, Liira J, Püssa K, Roosalu E, Öpik M, Wheatley R, Zobel M (2007) Spatial pattern and species richness of boreonemoral forest understorey and its determinants - a comparison of differently managed forests. *Forest Ecology and Management* 250:64-70
- Moore NW, Hooper MD (1975) On the number of bird species in British woods. *Biological Conservation* 8:239-250
- Moravčík M, Sarvašová Z, Merganič J, Schwarz M (2010) Forest Naturalness: Criterion for Decision Support in Designation and Management of Protected Forest Areas. *Environmental Management* 46:908-919
- Moser D, Zechmeister HG, Plutzer C, Sauberer N, Wrbka T, Grabherr G (2002) Landscape patch shape complexity as an effective measure for plant species richness in rural landscapes. *Landscape Ecology* 17:657-669
- Naaf T, Wulf M (2007) Effects of gap size, light and herbivory on the herb layer vegetation in European beech forest gaps. *Forest Ecology and Management* 244 (1-3):141-149
- Neumann M, Starlinger F (2001) The significance of different indices for stand structure and diversity in forests. *Forest Ecology and Management* 145 (1-2):91-106
- Nøhr H, Jørgensen AF (1997) Mapping of biological diversity in Sahel by means of satellite image analyses and ornithological surveys. *Biodiversity and Conservation* 6:545-566
- North MP, Keeton SK (2008) Emulating natural disturbance regimes: an emerging approach for sustainable forest management. In: Laforzetta R, Chen J, Sanesi G, Crow TR (eds) *Patterns and processes in forest landscapes - multiple use and sustainable management*. Springer, pp 341-372
- Noss RF (1983) A regional landscape approach to maintain biodiversity. *BioScience* 33 (11):700-706
- Noss RF (1987) From plant communities to landscapes in conservation inventories: A look at the nature conservancy (USA). *Biological Conservation* 41:11-37
- Noss RF (1990) Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology* 4 (4):355-364
- Noss RF (1999) Assessing and monitoring forest biodiversity: A suggested framework and indicators. *Forest Ecology and Management* 115 (2-3):135-146
- O'Neill RV, DeAngelis DL, Waide JB, Allen TFH (1986) A hierarchical concept of ecosystems, vol 23. *Monographs in population biology*, May, R.M. edn. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 253 p.
- Öhman K, Eriksson L, O. (1998) The core area concept in forming contiguous areas for long-term forest planning. *Canadian Journal of Forest Research* 28:1032-1039

- Öhman K, Lämås T (2003) Clustering of harvest activities in multi-objective long-term forest planning. *Forest Ecology and Management* 176:161-171
- Oja T, Alamets K, Pärnamets H (2005) Modelling bird habitat suitability based on landscape parameters at different scales. *Ecological Indicators* 5 (4):314-321
- Økland RH, Bratli H, Dramstad WE, Edvardsen A, Engan G, Fjellstad W, Heegaard E, Pedersen O, Solstad H (2006) Scale-dependent importance of environment, land use and landscape structure for species richness and composition of SE Norwegian modern agricultural landscapes. *Landscape Ecology* 21:969-987
- Økland T, Rydgren K, Økland RH, Storaunet KO, Rolstad J (2003) Variation in environmental conditions, understorey species number, abundance and composition among natural and managed *Picea abies* forest stands. *Forest Ecology and Management* 177 (1-3):17-37
- Oldfield TEE, Smith RJ, Harrop SR, Leader-Williams N (2004) A gap analysis of terrestrial protected areas in England and its implications for conservation policy. *Biological Conservation* 120 (3):303-309
- Ortega-Huerta MA, Peterson AT (2008) Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: a test of six presence-only methods. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:205-216
- Paillet Y, Bergès L, Hjältén J, Ódor P, Avon C, Bernhardt-Römermann M, Bijlsma R-J, De Bruyn L, Fuhr M, Grandin U, Kanka RL, L., Luque S, Magura T, Matesanz S, Sebastià MT, Schmidt W, Standovár T, Tóthmérész B, Uotila A, Valladares F, Vellak K, Virtanen R (2009) Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis on species richness in Europe. *Conservation Biology* 24 (1):101-112
- Palmer MW (1992) The coexistence of species in fractal landscapes. *The American Naturalist* 139 (2):375-397
- Pausas JG, Carreras J, Ferré A, Font X (2003) Coarse-scale plant species richness in relation to environmental heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* 14 (5):661-668
- Pearce J, Ferrier S (2000a) Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling* 133 (3):225-245
- Pearce J, Ferrier S (2000b) An evaluation of alternative algorithms for fitting species distribution models using logistic regression. *Ecological Modelling* 128 (2-3):127-147
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Peterson AT (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34:102-117
- Peña L, Amezaga I, Onaindia M (2011) At which spatial scale are plant species composition and diversity affected in beech forests? *Annals of Forest Science*. doi:DOI10.1007/s13595-011-0147-2
- Penttilä R, Lindgren M, Miettinen O, Rita H, Hanski I (2006) Consequences of forest fragmentation for polyporous fungi at two spatial scales. *Oikos* 114:225-240
- Penttilä R, Siitonen J, Kuusinen M (2004) Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland. *Biological Conservation* 117 (3):271-283
- Peterken GF, Game M (1981) Historical Factors Affecting the Distribution of *Mercurialis Perennis* in Central Lincolnshire. *Journal of Ecology* 69 (3):781-796
- Peterken GF, Game M (1984) Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology* 72:155-182
- Peterson G, Allen CR, Holling CS (1998) Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* 1:6-18
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire R (2005) Maxent software for species distribution modeling. AT&T Labs-Research, Princeton University, Center for Biodiversity and Conservation, American Museum of Natural History. <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>. accessed february 2011

- Phillips SJ, Dudík M (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161-175
- Phua M-H, Minowa M (2005) A GIS-based multi-criteria decision making approach to forest conservation planning at a landscape scale : a case study in the Kinabalu Area, Sabah, Malaysia. *Landscape and Urban Planning* 71:207-222
- Pickett STA, Cadenasso ML (1995) Landscape ecology: Spatial heterogeneity in ecological systems. *Science* 269:331-334
- Poirazidis K, Kati V, Schindler S, Triantakoustantis D, Kalivas D, Gatzogiannis S (2010) Landscape and biodiversity in Dadia – Lefkimi – Soufli Forest National Park. In: Greece W (ed) *Biodiversity, Management and Conservation*. WWF Greece, Athens, pp 103-114
- Poirazidis K, Schindler S, Kati V, Martinis A, Kalivas D, Kasimiadis D, Wrbka T, Papageorgiou AC, (2011) Conservation of biodiversity in managed forests: developing an adaptive decision support system. In: Li C, Laforzezza R, Chen J (eds) *Landscape Ecology in Forest Management and Conservation. Challenges and Solutions for Global Change*. Higher Education Press - Springer, pp 380-399
- Polasky S, Camm JD, Solow AR, Csuti B, White D, Ding R (2000) Choosing reserve networks with incomplete species information. *Biological Conservation* 94 (1):1-10
- Polechová J, Storch D (2008) Ecological niche. In: Jørgensen SE, Fath BD (eds) *Encyclopedia of Ecology*, vol 2. Elsevier, Oxford, pp 1088-1097
- Prendergast JR, Quinn RM, Lawton JH (1999) The Gaps between Theory and Practice in Selecting Nature Reserves. *Conservation Biology* 13 (3):484-492
- Psyllakis JM, Gillingham MP (2009) Using forest structure and composition to predict the occurrence of vertebrate species in Douglas-Fir forests of British Columbia. *Biological Conservation* 142 (7):1427-1441
- Purtauf T, Thies C, Ekschmitt K, Wolters V, Dauber J (2005) Scaling properties of multivariate landscape structure. *Ecological Indicators* 5 (4):295-304
- Puumalainen J, Kennedy P, Folving S (2003) Monitoring forest biodiversity: a European perspective with reference to temperate and boreal forest zone. *Journal of Environmental Management* 67 (1):5-14
- Rameau J-C, Mansion D, Dumé G, Lecoite A, Timbal J, Dupont P, Keller R (1993) *Flore Forestière Française - Tome 2 : Montagnes*, vol 2. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche - Institut pour le développement forestier, Paris. 2421 p.
- Ranius T (2002) Influence of stand size and quality of tree hollows on saproxylic beetles in Sweden. *Biological Conservation* 103 (1):85-91
- Reich PB, Bakken P, Carlson D, Frelich LE, Friedman SK, Grigal DF (2001) Influence of logging, fire, and forest type on biodiversity and productivity in southern boreal forests. *Ecology* 82 (10):2731-2748
- Rescia AJ, Schmitz MF, Martín de Agar P, De Pablo CL, Atauri JA, Pineda FD (1994) Influence of landscape complexity and land management on woody plant diversity in northern Spain. *Journal of Vegetation Science* 5:505-516
- Ribe R, Morganti R, Hulse D, Shull R (1998) A management driven investigation of landscape patterns of northern spotted owl nesting territories in the high Cascades of Oregon. *Landscape Ecology* 13:1-13
- Ripple WJ, Bradshaw GA, Spies TA (1991) Measuring Forest Landscape Patterns in the Cascade Range of Oregon, USA. *Biological Conservation* 57:73 - 88
- Robbins S, Dawson DK, Dowell BA (1989) Habitat area requirements of Breeding Forest Birds of the Middle Atlantic States. *Wildlife Monographs* 103:3-34
- Romero-Calcerrada R, Luque S (2006) Habitat quality assessment using Weights-of-Evidence based GIS modelling: The case of *Picoides tridactylus* as species indicator of the biodiversity value of the Finnish forest. *Ecological Modelling* 196 (1-2):62-76
- Rondeux J (1999) *La mesure des arbres et des peuplements forestiers*. 2ème édition edn. Les presses agronomiques de Gembloux, Belgique. 521 p.

- Rosenzweig ML (1995) Species diversity in space and time. Cambridge University Press.
- Rotenberry JT, Preston KL, Knick ST (2006) GIS-based niche modeling for mapping species' habitat. *Ecology* 87 (6):1458-1464
- Rouvinen S, Kuuluvainen T (2005) Tree diameter distributions in natural and managed old *Pinus sylvestris*-dominated forests. *Forest Ecology and Management* 208:45-61
- Rouvinen S, Kuuluvainen T, Karjalainen L (2002) Coarse woody debris in old *Pinus sylvestris* dominated forests along a geographic and human impact gradient in boreal Fennoscandia. *Canadian Journal of Forest Research* 32:2184-2200
- Saetre P, Saetre LS, Brandtberg PO, Lundkvist H, Bengtsson J (1997) Ground vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce-birch stands. *Canadian Journal of Forest Research* 27:2034-2042
- Sallabanks R, Riggs RA, Cobb LE, Dodson SW (2006) Bird-habitat relationships in Grand fir forests of the Blue Mountains, Oregon. *Forest Science* 52 (5):489-502
- San Martin G, Schtickzelle N (2011) Model selection and multimodel inference in R with the model.select function-version 0.2. University of Louvain-la-Nauve, Belgium
- Schindler S, Kati V, Von Wehrden H, Wrבka T, Poirazidis K (2009) Landscape metrics as biodiversity indicators for plants, insects and vertebrates at multiple scales. *Progress in Physical Geography*:228-231
- Schindler S, Poirazidis K, Wrבka T (2010) Towards a core set of landscape metrics for biodiversity assessments: a case study from Dadia National Park, Greece. *Ecological Indicators* 8 (5):502-514
- Schindler S, Von Wehrden H, Poirazidis K, Wrבka T, Kati V (2011) Multiscale performance of landscape metrics as indicators of species richness of plants, insects and vertebrates. *Forest Ecology and Management*, submitted
- Scholes RJ, Biggs R (2004) A biodiversity intactness index. *Nature* 434:45-49
- Siitonen J (2001) Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49:11-41
- 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 (3):211-225
- Siitonen P (2003) Reserve network design in fragmented forest landscapes University of Helsinki, Finland, 30 p., doi: <http://ethesis.helsinki.fi/julkaisut/mat/ekolo/vk/siitonen/reserven.pdf>
- Similä M, Kouki J, Martikainen P (2003) Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management* 174 (1-3):365-381
- Simon HA (1962) The Architecture of Complexity. *Proceedings of the American Philosophical Society* 106 (6):467-482
- Skov F (1997) Stand and neighbourhood parameters as determinants of plant species richness in a managed forest. *Journal of Vegetation Science* 8:573-578
- Smith KM, Keeton WS, Donovan TM, Mitchell B (2008) Stand-level forest structure and avian habitat: scale dependencies in predicting occurrence in a heterogeneous forest. *Forest Science* 54 (1):36-46
- Solheim R (1984) Breeding biology of the Pygmy Owl *Glaucidium passerinum* in two biogeographical zones in southeastern Norway. *Annales Zoologici Fennici* 21:295-300
- Speight MCD, Good JA Development of eco-friendly forestry practices in Europe and the maintenance of saproxylic biodiversity. In: Mason F, Nardi G, Tisano M (eds) *International Symposium "Legno Morto: una chiave per la biodiversità"*, Mantova, May 2003 2003. pp 73-77
- Spiecker H (2003) Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe—temperate zone. *Journal of Environmental Management* 67:55-65
- Spies TA, Ripple WJ, Bradshaw GA (1994) Dynamics and pattern of a managed coniferous forest landscape in Oregon. *Ecological Applications* 4 (3):555-568

- Staudhammer CL, LeMay VM (2001) Introduction and evaluation of possible indices of stand structural diversity. *Canadian Journal of Forest Research* 31:1105-1115
- Steiner NC, Köhler W (2003) Effects of landscape patterns on species richness—a modelling approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98:353-361
- Sterba H (2008) Diversity indices based on angle count sampling and their interrelationships when used in forest inventories. *Forestry* 81 (5):587-597
- Steверding M, Leuschner C (2002) Auswirkungen des Fichtenanbaus auf die Brutvogelgemeinschaften einer submontan-montanen Waldlandschaft (Kaufunger Wald, Nordhessen). *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 121 (2):83-96
- Stockwell D, Peters D (1999) The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Science* 13 (2):143-158
- Stokland JN, Eriksen R, Tomter SM, Korhonen K, Tomppo E, Rajaniemi S, Söderberg U, Toet H, Riis-Nielsen T (2003) Forest biodiversity indicators in the Nordic countries - Status based on national forest inventories Tema Nord, Copenhagen, 108 p., doi: http://www.norden.org/en/publications/publikationer/2003-514/at_download/publicationfile
- Stolton S Assessment of management effectiveness in european protected areas - sharing experience and promoting good management. In: Stolton S (ed) *Evaluating effectiveness: a framework for assessing management effectiveness of protected areas*, Island of Vilm, Germany, 2008. Bundesamt für Naturschutz (BfN), Federal Agency for Nature Conservation
- Storch D, Marquet PA, Brown JH (2007) Introduction: scaling biodiversity - what is the problem? In: Storch D, Marquet PA, Brown JH (eds) *Scaling Biodiversity*. Cambridge University press, Cambridge, pp 1-11
- Store R, Jokimäki J (2003) A GIS-based multi-scale approach to habitat suitability modeling. *Ecological Modelling* 169 (1):1-15
- Suhonen J, Halonen M, Mappes T, Korpimäki E (2007) Interspecific competition limits larders of pygmy owls *Glaucidium passerinum*. *Journal of Avian Biology* 38 (5):630-634
- Susanne M, Lawesson JE Plants as indicators of the conservation value of Danish beech forests. In: IAVS (ed) *IAVS symposium*, Uppsala, Sweden, 2000. Opulus press, pp 158-161
- Sverdrup-Thygeson A (2002) Key Habitats in the Norwegian Production Forest: A Case Study. *Scandinavian Journal of Forest Research* 17 (2):166 - 178
- Takafumi H, Hiura T (2009) Effects of disturbance history and environmental factors on the diversity and productivity of understory vegetation in a cool-temperate forest in Japan. *Forest Ecology and Management* 257:843-857
- Tamme R, Hiiesalu I, Laanisto L, Szava-Kovats R, Pärtel M (2010) Environmental heterogeneity, species diversity and co-existence at different spatial scales. *Journal of Vegetation Science* 21:796-801
- TEEB (2010) *The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Mainstreaming the Economics of Nature: A synthesis of the approach, conclusions and recommendations of TEEB* United Nations Environment Programme, Leipzig, Germany, 36 p., doi: http://www.teebweb.org/LinkClick.aspx?fileticket=bYhDohL_TuM%3d&tabid=1278&mid=2357
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity / diversity : the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31:79-92
- Thogmartin WE, Knutson MG (2007) Scaling local species - habitat relations to the larger landscape with a hierarchical spatial count model. *Landscape Ecology* 22:61-75
- Thomaes A, Kervyn T, Maes D (2008) Applying species distribution modelling for the conservation of the threatened saproxylic Stag Beetle (*Lucanus cervus*). *Biological Conservation* 141 (5):1400-1410

- Thompson FR (1993) Simulated Responses of a Forest-Interior Bird Population to Forest Management Options in Central Hardwood Forests of the United States. *Conservation Biology* 7 (2):325-333
- Thysell DR, Carey AB (2001) Manipulation of density of *Pseudotsuga menziesii* canopies: preliminary effects on understory vegetation. *Canadian Journal of Forest Research* 31:1513-1525
- Torras O, Gil-Tena A, Saura S (2008) How does forest landscape structure explain tree species richness in a Mediterranean context? *Biodiversity and Conservation* 17:1227-1240
- Torras O, Saura S (2008) Effects of silvicultural treatments on forest biodiversity indicators in the Mediterranean. *Forest Ecology and Management* 255 (8-9):3322-3330
- Trochard G, Blache S (2009) Inventaire des couples reproducteurs de chouette chevêchette et de chouette de Tengmalm et reproduction sur la RBI du Vercors ainsi que sur les territoires contigus de la Réserve Naturelle des Hauts Plateaux du Vercors - Bilan de la première année d'étude. LPO, ONF, Grenoble, France, 38 p., doi:
- Tucker K, Rushton SR, Sanderson RA, Martin EB, Blaiklock J (1997) Modelling bird distributions - a combined GIS and Bayesian rule-based approach. *Landscape Ecology* 12 (2):77-93
- Turner MG (1989) The effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:171-197
- Turner MG (2005) Landscape Ecology: What is the state of the science? *Annual Review of Ecological Evolution and Systematics* 36:319-344
- Turner MG, O'Neill RV, Gardner RH, Milne BT (1989) Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecology* 3 (3-4):153-162
- Turner SJ, O'Neill RV, Conley W, Conley MR, Humphries HC (1991) Pattern and scale : statistics for landscape ecology. In: studies E (ed) *Quantitative Methods in Landscape Ecology*, vol 82. Springer-Verlag, pp 17-49
- The UICN Red List of Threatened species (2011) <http://www.iucn.org/fr/> Accessed september 2011
- Uotila A, Kouki J (2005) Understorey vegetation in spruce-dominated forests in eastern Finland and Russian Karelia: Successional patterns after anthropogenic and natural disturbances. *Forest Ecology and Management* 215 (1-3):113-137
- Vallauri D, André J, Dodelin B, Eynard-Machet R, Rombauid D (2009) Bois mort et à cavités - une clé pour des forêts vivantes. Lavoisier, Paris. 405 p.
- Van Den Meerssehaut D, Vandekerckhove K (1998) Development of a stand-scale forest biodiversity index based on the State Forest Inventory. In: Hansen M, Burk T (eds) *Integrated tools for natural resources inventories in the 21th century*. USDA, Boise, Idaho, USA, pp 340-349
- Veech JA, Crist TO (2007) Habitat and climate heterogeneity maintain beta-diversity of birds among landscapes within ecoregions. *Global Ecology and Biogeography* 16:650-656
- Vellak K, Ingerpuu N (2005) Management effects on bryophytes in Estonian forests. *Biodiversity and Conservation* 14:3255-3263
- Vierikko K, Pellikka J, Hanski IK, Myllyviita T, Niemelä J, Vehkamäki S, Lindén H (2010) Indicators of sustainable forestry: The association between wildlife species and forest structure in Finland. *Ecological Indicators* 10:361-369
- Virkkala R, Luoto M, Heikkinen RK, Leikola N (2005) Distribution patterns of boreal marshland birds: modelling the relationships to land cover and climate. *Journal of Biogeography* 32:1957-1970
- Virkkala R, Rajasärkkä A (2007) Uneven regional distribution of protected areas in Finland: Consequences for boreal forest bird populations. *Biological Conservation* 134 (3):361-371
- Virolainen KM, Nattinen K, Suhonen J, Kuitunen M (2001) Selecting herb-rich forest networks to protect different measures of biodiversity. *Ecological Applications* 11 (2):411-420
- Vivian-Smith G (1997) Microtopographic Heterogeneity and Floristic Diversity in Experimental Wetland Communities. *Journal of Ecology* 85 (1):71-82
- Vojta J (2007) Relative importance of historical and natural factors influencing vegetation of secondary forests in abandoned villages. *Preslia* 79:223-244

- Vorčák J, Merganič J, Saniga M (2006) Structural diversity change and regeneration processes of the Norway spruce natural forest in Babia hora NNR in relation to altitude. *Journal of Forest Science* 52 (9):399-409
- Ward DF (2007) Modelling the potential geographic distribution of invasive ant species in New Zealand. *Biological Invasions* 9:723-735
- Warren TL, Betts MG, Diamond AW, Forbes GJ (2005) The influence of local habitat and landscape composition on cavity-nesting birds in a forested mosaic. *Forest Ecology and Management* 214 (1-3):331-343
- Werner SM, Raffa KF (2000) Effects of forest management practices on the diversity of ground-occurring beetles in mixed northern hardwood forests of the GreatLakes Region. *Forest Ecology and Management* 139:135-155
- Whitney GG, Foster DR (1988) Overstorey Composition and Age as Determinants of the Understorey Flora of Woods of Central New England. *Journal of Ecology* 76 (3):867-876
- Wiens JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3:385-397
- Wiens JA, Rotenberry JT, Van Horne B (1987) Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effects of spatial scale. *Oikos* 48:132-147
- Wiersma YF, Nudds TD (2009) Efficiency and effectiveness in representative reserve design in Canada: The contribution of existing protected areas. *Biological Conservation* 142 (8):1639-1646
- Willson MF (1974) Avian Community Organization and Habitat Structure. *Ecology* 55:1017-1029
- Wilson KA, Westphal MI, Possingham HP, Elith J (2005) Sensitivity of conservation planning to different approaches to using predicted species distribution data. *Biological Conservation* 122:99-112
- Wilson SD (2000) Heterogeneity, diversity and scale in plant communities. In: Hutchings MJ, John EA, Stewart AJA (eds) *The ecological consequences of environmental heterogeneity* Blackwell Scientific, Oxford, UK, pp 53-69
- Winter S, Möller GC (2008) Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management* 255 (3-4):1251-1261
- Wu J (1999) Hierarchy and scaling: extrapolating information along a scaling ladder. *Canadian Journal of Remote Sensing* 25 (4):367-380
- Wu J, Loucks OL (1995) From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly review of biology* 70 (4):439-466
- Yaacobi G, Ziv Y, Rosenzweig ML (2007) Effects of interactive scale-dependent variables on beetle diversity patterns in a semi-arid agricultural landscape. *Landscape Ecology* 22:687-703
- Zenner EK (2005) Investigating scale-dependent stand heterogeneity with structure-area-curves. *Forest Ecology and Management* 209:87-100
- Zenner EK, Hibbs DE (2000) A new method for modeling the heterogeneity of forest structure. *Forest Ecology and Management* 129:75-87
- Zimmerman DW (2006) Two separate effects of variance heterogeneity on the validity and power of significance tests of location. *Statistical Methodology* 3:351-374
- Zingg A, Sterba H, Schedl P (2007) Sensitivity of diversity indices to management effects in forest stands. *Austrian Journal of Forest Science* 124 (3-4):157-174

Résumé

Le déclin de la biodiversité lié à l'augmentation des pressions sur les ressources naturelles, fait l'objet d'un large consensus. Cette situation souligne un besoin urgent de développer des outils de diagnostic et de suivi de l'état de la biodiversité qui soient spatialisés, rapides à mettre en œuvre, peu coûteux et qui permettent de réaliser des expertises à l'échelle des territoires. Une des hypothèses centrales en écologie est qu'il existe des relations positives entre l'hétérogénéité spatiale mesurée dans la mosaïque paysagère et la richesse en espèces qui peut y cohabiter à différentes échelles. Dans ce travail, nous nous appuyons sur cette hypothèse pour développer un Indice de Biodiversité Spécifique Potentielle afin de réaliser un diagnostic de l'état de la biodiversité dans la mosaïque paysagère intra-forestière à différentes échelles, en prenant l'exemple du massif du Vercors. Cet indice s'appuie sur des indicateurs et des critères capables de refléter le niveau de biodiversité potentiellement présente dans une zone géographique donnée, et permet d'approfondir les connaissances sur les relations entre la structure des peuplements, les caractéristiques de la mosaïque forestière et la richesse ou la répartition géographique des espèces. Les étapes clés de la méthodologie et de son évaluation sont valorisées sous forme d'articles. La représentation spatiale de la biodiversité potentielle à différentes échelles permet d'envisager de nombreuses applications dans les domaines de la conservation et de la gestion forestière multifonctionnelle.

Mots clés

Ecologie du paysage, écologie forestière, gestion forestière multifonctionnelle, diagnostic de la biodiversité, hétérogénéité spatiale, indicateurs de biodiversité.

Summary

There is a general consensus that as pressures on natural resources increase, biodiversity is being lost, and the rate of loss is not sustainable. Within the present situation is become a critical need to develop methods and tools for biodiversity monitoring and conservation. In particular, we need spatially-explicit tools and rapid assessment methods that are relatively easy to implement at different scales and at a relatively low cost. One of the basic assumptions in ecology is that there are positive relationships at different spatial scales between landscape heterogeneity and species richness in a given landscape mosaic. In this thesis, we focus on this assumption in order to build a Potential Species Biodiversity Index. Our aim was to assess potential biodiversity within a forest landscape mosaic, considering the Vercors' mountain range as a case study. The index encompasses indirect biodiversity indicators and criteria as a surrogate to biodiversity potential present for a given area. This approach allows a better understanding of the relationships between forests stand structure, forest landscape characteristics and species richness or geographical distribution. The main steps of the method and its evaluation are presented in scientific papers. The analysis of geographical distribution of the index at different spatial scales provides practical applications for conservation planning and multifunctional forest management related fields.

Keywords

Landscape ecology, forest ecology, multifunctional forest management, spatially explicit biodiversity assessment, spatial heterogeneity, biodiversity indicators