THÈSE

PRÉSENTÉE A

L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE

ÉCOLE DOCTORALE DIVERSITÉ DU VIVANT

Par Baptiste REGNERY

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

SPÉCIALITÉ : Écologie

Les mesures compensatoires pour la biodiversité

Conception et perspectives d'application

Directeurs de recherche : Christian KERBIRIOU, Denis COUVET

Soutenue le : 23 septembre 2013.

Devant la commission d'examen formée de :

Mme Sandra LAVOREL	Directrice de Recherche, CNRS	Rapportrice
M. Thierry DUTOIT	Directeur de Recherche, CNRS	Rapporteur
M. Luc ABBADIE	Professeur, Université Pierre et Marie Curie	Examinateur
M. Frédéric ARCHAUX	Chargé de Recherche, Irstea	Examinateur
M. Christian KERBIRIOU	Maître de conférences, Université Pierre et Marie Curie	Directeur de thèse
M. Denis COUVET	Professeur, Muséum National d'Histoire Naturelle	Directeur de thèse

À Pauline…

REMERCIEMENTS

Je remercie **Christian Kerbiriou** pour m'avoir guidé tout au long de cette thèse. Je le remercie en particulier pour ses nombreux conseils, sa grande disponibilité, et sa bienveillance. Toujours optimiste, plein de bonnes idées, Christian m'a souvent permis de transformer des idées écrites sur un bout de papier en véritables questions scientifiques.

Je remercie **Denis Couvet** pour le temps qu'il a pu m'accorder dans les moments clés de la thèse. Les échanges avec Denis ont souvent été l'occasion de remises en questions et de rebondissements conceptuels.

Un grand merci également à tous les deux pour leurs nombreux encouragements qui m'ont toujours donner l'envie d'approfondir mes recherches !!

Je remercie également **Hervé Le Guyader** qui a été l'initiateur de ce sujet de thèse et qui m'a aussi apporté ses conseils durant la thèse.

Je tiens à remercier **Fabien Quétier** qui a beaucoup contribué à mon travail de recherche. Fabien m'a souvent permis de prendre du recul et replacer certaines problématiques dans un contexte général de compensation. Je le remercie également pour son travail de veille exceptionnel jusqu'aux dernières phases de rédaction de ma thèse ("Baptiste, as-tu lu cet article qui vient de paraître sur le no net loss en Australie ?"… !;-).

Je voudrais également remercier **Yoan Paillet** avec qui j'ai eu la chance de rentrer en contact juste avant de partir dans la cambrousse avec les jumelles et les détecteurs chauves-souris... en oubliant l'importance des variables dendrométriques... ! Yoan a considérablement accéléré mon travail sur le rôle indicateur des micro-habitats.

Je remercie **Vincent Devictor**, **Coralie Calvet**, **Marine Legrand**, pour les différents échanges durant la thèse sur les dimensions éthiques de la compensation. Je les remercie particulièrement pour leur relecture de ma dernière partie de manuscrit.

Merci à **Stéphanie Gaucherand**, **Naïg Cozannet**, **Antoine Laroche**, pour notre collaboration dans le cadre de l'étude des compensations sur les terrains de montagne.

Au sein du laboratoire Conservation des Espèces, Restauration et Suivis des populations du Muséum, je tiens à remercier **Jean-François Julien** qui m'a fait découvrir le monde

passionnant des chiroptères à travers l'identification acoustique. Je remercie également **Vincent Pellissier** pour ses nombreux coups de mains (notamment lorsque je devais affronter les modèles mixtes). Je souhaite remercier **Romain Julliard** et **Isabelle Leviol** qui m'ont apporté des perspectives de réflexions concernant la prise en compte des espèces communes dans la compensation. Je remercie **Anne-Caroline Prévot-Julliard** pour les réunions du "groupe interdisciplinaire" du lundi matin ; ces réunions m'ont permis d'élargir mon champ de vision sur les problèmes de conservation. Mes plus chaleureux remerciements vont également à mes camarades de bureaux (**Aurélie Lacoeuilhe**, **Ariane Legros**, **Julie Marmet**, **Marine Legrand**, **Fanny Guillet**) et plus largement à toute l'équipe du laboratoire pour la très bonne ambiance générale, au 55 comme au 61 rue Buffon !

Mes remerciements vont également aux membres de mon comité de thèse qui m'ont permis de rythmer efficacement l'avancement de mes travaux et de trouver l'équilibre entre les besoins d'avancées conceptuelles et les besoins d'améliorations "sur le terrain" : **Damien Marage**, **Nathalie Frascaria-Lacoste**, **Harold Levrel**, **Fabien Quétier**, **Hervé Le Guyader**, **Julien Viglione**, **Vincent Vignon**, **Jean-Michel Bottereau**.

Je remercie les présidents des commissions faune et flore du Conseil National de Protection de la Nature ainsi que les personnes du Ministère de l'Ecologie qui m'ont permis d'emprunter les dossiers de dérogation aux espèces protégées : **Michel Echaubard**, **Serge Muller**, **Michel Perret**, et **Valérie Houdain**. Au Ministère de l'Ecologie, je remercie également **Delphine Morandeau**, **Ellen Lemaître-Curri**, **Marc Lansiart**, **Luc Mauchamp**, **Vincent Bentata**, **Jacques Wintergerst**, **Jules Wizniak**, **Benoît Thiébot**, **Florent Poitevin** pour nos divers échanges sur la compensation et sa réglementation.

Je tiens à remercier les personnes de l'Office National des Forêts, du bureau d'études Eco-med, et du Groupe Chiroptères de Provence avec qui j'ai eu la chance de collaborer dans le cadre de mes missions de terrain : **Rémi Bonardo**, **Jeanne Dulac**, **Jean-Pierre Viguier**, **Olivier Ferreira**, **Jérôme Guyot**, **Julien Viglione**, **Vincent Vignon**, **Emmanuel Cosson**. Je veux aussi remercier **Alain Savary**, maître des clés de la forêt domaniale de Cadarache, qui m'a permis de réaliser mes inventaires à des heures abracadabrantes… !.

Je remercie les stagiaires que j'ai eu la chance d'accueillir au laboratoire : **Elise Beck**, **Marion Brun**, **Loren Kubarek**, **Cindy Balluck**, **Charlotte Lécuyer**.

Je remercie également **Laurent Blugeon** pour ses relectures et **Anne Dozières** pour son aide dans la mise en forme du manuscrit.

Je veux remercier **mes parents** et **ma famille** pour m'avoir fait découvrir la nature dès le plus jeune âge. Ces moments au bord de l'eau avec la canne à pêche, en forêt avec le panier à champignon, ou en montagne avec le sac de rando... ont été autant de moments qui ont contribué à mon émerveillement et ma curiosité pour la nature. Je remercie tout particulièrement mes parents qui n'ont jamais cessé de m'accompagner et me soutenir dans cette voie de l'écologie.

Enfin, un grand merci à **Pauline Blugeon Regnery** pour son soutien indéfectible tout au long de cette thèse, en particulier dans la dernière ligne droite. Merci pour son écoute et sa patience dans les moments difficiles et merci d'avoir partagé avec moi les joies des "résultats significatifs" et des publications ! Pauline a toujours été présente durant cette thèse et c'est à elle que vont mes pensées au moment de rendre ce manuscrit. Et surtout, merci pour tout ce que nous partageons ensemble depuis le lycée, et pour tout ce que nous allons continuer de vivre ensemble... !

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION 9

- Impacts des projets d'aménagement 10
- Emergence des mesures compensatoires 12
- Principes des mesures compensatoires 14
- Contexte et objectifs de la thèse 17

I. Enjeux scientifiques de la conception des mesures compensatoires 20

I.1. Evaluer les pertes écologiques dues aux impacts d'aménagement 20

I.2. Evaluer les gains des mesures compensatoires pour atteindre une équivalence écologique 22

I.2.1. Comment générer des gains écologiques ? 22

I.2.2. Délais avant l'atteinte des gains écologiques 24

I.2.3. Durabilité des gains 25

I.2.4. La difficile question des méthodes 26

I.3. Rôle des indicateurs de biodiversité dans l'évaluation des pertes et gains 29

I.4. Incertitudes et gestion adaptative 30

II. Modalités de conception des mesures compensatoires pour les espèces protégées par les Directives Oiseaux et Habitats 33

II.1. Pourquoi s'intéresser aux espèces protégées ? 33

II.2. Démarche pour étudier les modalités de conception des mesures compensatoires 35

II.2.1. Cadre d'analyse 35

II.2.2. Résultats sur les équivalences entre pertes et gains 40

II.2.3. Résultats sur la prise en compte de l'incertitude de gains écologiques 44

II.2.4. Conséquences attendues sur la biodiversité 45

II.3. Bilan et besoins d'améliorations 47

III. Vers des indicateurs indirects de la biodiversité : le rôle des micro-habitats d'arbre en milieu forestier 50

III.2. Pourquoi s'intéresser aux micro-habitats ? 50

III.3. Démarche d'évaluation du rôle indicateur des micro-habitats d'arbre 52

III.3.1. Cadre d'analyse 52

III.3.2. Résultats sur les liens entre les types d'arbre, les types de peuplement, et les micro-habitats 56
III.3.3. Résultats sur les liens entre les micro-habitats d'arbre et les oiseaux et chiroptères 57
III.3.4. Besoins futurs pour améliorer le rôle indicateur des micro-habitats 61
III.4. Perspectives pour la compensation 64
IV. Quelques perspectives pour mieux prendre en compte les enjeux spatiaux et temporels de la compensation 68
IV.1. Perspectives d'améliorations scientifiques 68
IV.1.1. Seuils et risques de changements d'état 68
IV.1.2. Succès des techniques d'ingénierie écologique 70
IV.2. Perspectives d'améliorations dans la pratique 72
IV.2.1. Vers une compensation proactive 72
IV.2.2. Quel statut juridique sur les sites de compensation ? 77
IV.3. Etendre les compensations à l'ensemble des impacts sur la biodiversité 79
V. La compensation et ses dimensions éthiques 82
V.1. Les limites de la compensation face à nos besoins d'aménagement 82
V.2. Vers une normalisation des pratiques de compensation ? 85
V.3. Le besoin d'un changement de paradigme 87
CONCLUSION ET PERSPECTIVES 90
BIBLIOGRAPHIE 95
ANNEXES 109
ARTICLES 129

Liste des articles

ARTICLE I……...131

Regnery, B., Couvet, D., Kerbiriou, C., 2013. Offsets and conservation of the species of the EU Habitats and Birds Directives. Conservation Biology: sous presse.

ARTICLE II……..147

Regnery, B., Kerbiriou, K., Julliard, R., Vandevelde, J-C., Le Viol, I., Burylo, M., Couvet, D., 2013. Sustain common species and ecosystem functions through biodiversity offsets: response to Pilgrim et al. Conservation Letters : sous presse.

ARTICLE III…….150

Regnery, B., Quétier, F., Cozannet, N., Gaucherand, S., Laroche, A., Burylo, M., Couvet, D., Kerbiriou, C., 2013. Concevoir des mesures compensatoires : réalité des dossiers environnementaux et perspectives d'améliorations. Sciences Eaux & Territoires 12, 1-8.

ARTICLE IV……....159

Regnery, B., Paillet, Y., Couvet, D., Kerbiriou, C., 2013. Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? Forest Ecology & Management 295, 118-125.

ARTICLE V……..175

Regnery, B., Couvet., D., Kubarek, L., Julien, J.F., Kerbiriou, C., 2013. Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. Ecological Indicators 34, 221-230.

ARTICLE VI……198

Burylo, M., **Regnery, B.**, Kerbiriou, C., Le Viol, I., Couvet, D., Julliard, R., 2013. Potential biodiversity and biodiversity offsets: compensating what we do not see. (en préparation).

ARTICLE VII…….…….217

Quétier, F., **Regnery, B.**, Levrel, H., 2013. Achieving no net loss of biodiversity through offsets: the French touch. (en préparation).

INTRODUCTION

La période actuelle est marquée par une modification sans précédent des écosystèmes sous l'effet des activités humaines. On estime qu'environ 43% de la surface de la Terre ont été directement transformés par l'Homme (Barnosky et al., 2012), principalement pour l'agriculture et l'expansion des zones urbanisées, avec des valeurs particulièrement élevées dans les pays industrialisés (en Europe, 85% des surfaces ont été modifiées par les activités anthropiques – Primack et al., 2012). Dans de nombreux pays, ces modifications ont contribué à une amélioration du bien-être des populations en répondant à une demande croissante de nourriture, d'eau, ou d'autres ressources (MEA, 2005 ; Ehrlich et al., 2012). Cependant, ces gains ont aussi été acquis au détriment d'une accentuation de la pauvreté de certaines populations et d'une dégradation de l'état de la biodiversité (MEA, 2005).

La biodiversité est caractérisée comme la diversité du vivant à différents niveaux d'intégration. Cela comprend la variabilité génétique, spécifique, ou écosystémique (Convention sur la diversité biologique, article 2), mais également d'autres niveaux de variabilité telles que la variabilité des traits d'histoires de vie (Cardinale et al., 2012). La biodiversité comprend également les interactions au sein et entre les différents niveaux d'intégration (Barbault & Chevassus-au-Louis, 2004 ; Mace et al., 2012). Ainsi, il existe plusieurs manières de mesurer les effets des pressions engendrées par l'Homme sur la biodiversité. Par exemple, à une échelle spécifique, le taux actuel d'extinction est actuellement 100 à 1000 fois plus élevé que le taux d'extinction naturel (Pimm & Raven, 2000). A d'autres niveaux d'intégration de la biodiversité, il faut également citer des phénomènes d'homogénéisations génétiques ou fonctionnelles (Olden et al., 2004), ou encore la perte d'interactions et de fonctions écologiques (MEA, 2005). Ce déclin généralisé est aujourd'hui considéré comme la sixième crise écologique majeure qu'a connu la biodiversité (Barnosky et al., 2012).

Dans ce contexte, il apparaît de plus en plus nécessaire de se préoccuper de cette perte de biodiversité, quelles qu'en soient les motivations (e.g., morales, émotionnelles, économiques). Sur le plan scientifique, la biologie de la conservation a progressivement émergé dans les années 1980 afin de tenter de proposer des solutions face à la crise écologique. Cette discipline vise à "fournir des principes et outils pour la préservation de

la diversité biologique" (Soulé 1985). Ma thèse s'inscrit dans le champ de la biologie de la conservation en tentant d'améliorer la conception des mesures compensatoires dans une perspective de conservation de la biodiversité.

➢ Impacts des projets d'aménagement

Les mesures compensatoires sont définies pour compenser les impacts des projets d'aménagement. Nous entendons par projet d'aménagement, tout type de projet qui se caractérise par l'implantation au sol d'une construction ou d'équipements servant à la production de biens et de services à la société (e.g., route, centre commercial, hôpital, carrière). Le développement des projets d'aménagement a pour principales conséquences d'engendrer une destruction et une fragmentation des habitats naturels. Ces deux facteurs sont considérés comme les facteurs majeurs d'érosion de la biodiversité (Pimm & Raven, 2000 ; Balmford & Bond, 2005).

La destruction des habitats naturels s'observe à différentes échelles (Barnosky et al., 2012 ; EEA, 2006). Au niveau national, l'augmentation de la surface artificialisée (comprenant les sols imperméabilisés et les autres sols artificialisés : mines, carrières, décharges, terrains vagues, etc.) est estimée à 79 400 ha par an (MEDDE 2013c), ce qui équivaut à la perte d'un département d'espaces naturels tous les 7 ans. La destruction d'habitats peut réduire l'hétérogénéité des habitats et affecter directement la richesse spécifique (voir notamment les prédictions d'extinctions d'espèces en cas de réduction d'habitats : Pimm et al., 1995 ; Brooks et al., 1997 ; Pimm, 1998). Elle engendre également une réduction de la surface des habitats qui peut diminuer la quantité des ressources disponibles et par conséquent la taille et la viabilité des populations.

La fragmentation des habitats est un autre effet engendré par les projets d'aménagement (Fahrig, 2003 ; Davenport & Davenport, 2006). L'installation de nouveaux projets d'aménagement transforme des étendues plus ou moins continues d'habitats en fragments disjoints. Certaines espèces sont particulièrement vulnérables à la fragmentation telle que les espèces peu mobiles, qui vont être condamnées à survivre dans de plus petites populations. Au niveau démographique, les effets Allee et la stochasticité démographique et environnementale peuvent menacer ces populations d'extinction (Ewers & Didham, 2005). Au niveau génétique, la diminution des effectifs et l'isolement peuvent entraîner des phénomènes de dérive génétique et augmenter les risques d'extinction (Ewers & Didham, 2005).

Les projets d'aménagement peuvent également engendrer d'autres effets tels que des pollutions ou des effets indirects sur les comportements (e.g., chasses, activités d'exploitation du bois par des populations locales – Quintero & Mathur, 2011).

Les projets d'aménagement ont des effets majeurs sur la biodiversité et ces effets pourraient continuer d'agir dans les prochaines décennies. Des projections récentes de l'Organisation de Coopération et de Développement Economiques (OCDE) ont permis d'évaluer l'effet de différentes pressions sur l'Abondance Spécifique Moyenne (ASM). L'ASM est un indicateur d'intégrité biotique qui reflète la différence entre l'abondance des espèces dans un écosystème non dégradé (forte naturalité) et l'abondance de ces espèces dans un écosystème dégradé (Alkemade et al., 2009). Au niveau mondial, les projections montrent que le développement des projets d'aménagement pourrait être la cause principale de diminution de l'ASM dans les prochaines décennies (**Fig. 1**). Au niveau global, les futurs projets d'aménagement pourraient entraîner une diminution de l'ASM d'environ 11% d'ici 2050, et la quasi-totalité de cette diminution pourrait agir d'ici 2030 (**Fig. 1**).

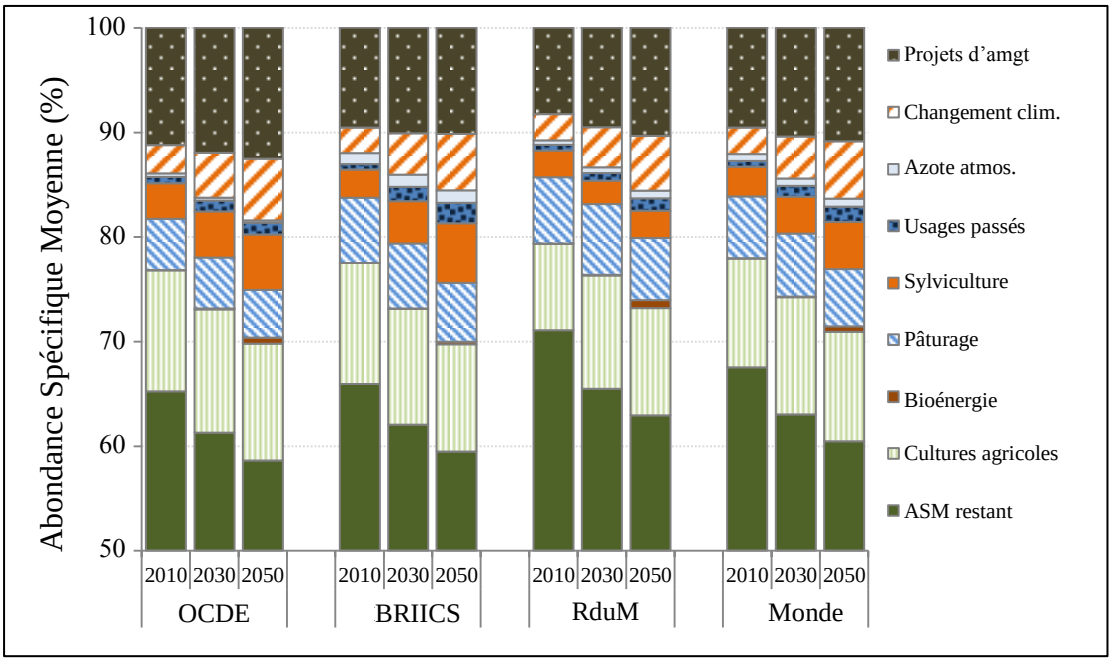


Figure 1. Effets de différentes pressions sur l'Abondance Spécifique Moyenne terrestre. BRIICS : Brésil, Russie, Inde, Indonésie, Chine et Afrique du Sud ; RduM : Reste du monde. Projets d'amgts : Projets d'aménagement ; Changement clim. : Changement climatique ; Azote atmosph. : Azote atomsphérique. Source : modifié à partir de OCDE (2009).

➢ Emergence des mesures compensatoires

Face à ce constat, quelles mesures ont été mises en œuvre jusqu'à présent ? Quels outils existent pour enrayer ces impacts ?

Les aires protégées

A une échelle globale, les outils mobilisés pour faire face aux impacts d'aménagement ont longtemps été les aires protégées. Les aires protégées permettent de mettre en place des mesures particulières de protection, surveillance et/ou gestion des habitats naturels. Ces outils peuvent empêcher localement des impacts dus au développement de nouveaux projets d'aménagement et apporter des leviers d'actions pour maintenir une bonne qualité écologique des habitats (e.g., financements, programmes de suivi et de conservation). Toutefois, même si les aires protégées recouvrent des aires à haute valeur biologique, elles représentent des surfaces restreintes. Par exemple, en France métropolitaine, la surface totale d'espaces bénéficiant d'une protection stricte représente environ 3,6 % du territoire national (**Tableau 1**) (le réseau Natura 2000 n'étant pas considéré comme un outil de protection stricte, il n'a pas été pris en compte dans le calcul - CE, 2013).

Type de protection	Nombre	Superfie	Proportion de territoire (%)
Parc National	6	1264756	2,29
Réserve Naturelle Nationale	148	148192	0,27
Réserve Naturelle Régionale	81	17502	0,03
Réserve Biologique Domaniale	165	22547	0,04
Réserve Biologique Intégrale	46	13630	0,02
Réserve Naturelle de Corse	6	3277	0,01
Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage	9	28815	0,05
Arrêté de Protection de Biotope	729	150935	0,28
Espace Naturel Sensible*	4 000	200 000	0,31
Protection foncière (CELRL, CEN)	1241	119516	0,22
Total		1969170	3,57

Tableau 1. Les espaces terrestres de protection stricte en France métropolitaine. CELRL : Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres ; CEN : Conservatoires d'Espaces Naturels. Les surfaces de protection foncière peuvent se recouper avec les surfaces d'outils de protection (valeurs non exclusives). Source : MNHN (inpn.mnhn.fr) ; Callec (2013) (*).

Dans ce contexte, les aires protégées ne peuvent à elles-seules permettre d'enrayer les pertes de biodiversité dues aux impacts d'aménagement. Les surfaces des aires protégées vont probablement augmenter dans les prochaines années (UNEP-WCMC, 2007 ; TEEB, 2010) ce qui apportera une protection supplémentaire des espaces naturels contre les risques d'impacts d'aménagement. Il est possible également que le niveau de protection juridique puisse se renforcer dans certains espaces où la biodiversité serait de plus en plus menacée. Les aires protégées sont également complétées de mesures visant à dissuader ou limiter les impacts d'aménagement (e.g., taxes sur les nouvelles constructions, espèces protégées, zonages écologiques). Cependant, le fait de dissuader ou limiter les impacts n'écarte pas la question de savoir comment enrayer les impacts des projets d'aménagement qui ont finalement lieu, au sein ou en dehors des aires protégées. Dans ce contexte, les mesures compensatoires pourraient apporter des moyens d'actions supplémentaires pour conserver la biodiversité.

L'essor des mesures compensatoires

Au niveau international, on assiste depuis plusieurs années à l'instauration progressive des mesures compensatoires dans les politiques publiques (Madsen et al., 2010 ; Quintero & Mathur, 2011). En effet, de plus en plus de pays disposent désormais d'un cadre légal appuyant la nécessité ou l'obligation de compenser les impacts d'aménagement sur la biodiversité (McKenney, 2005 ; McKenney & Kiesecker, 2010 ; MEDDE, 2012e). Par exemple, l'Union Européenne a récemment fixé l'objectif d'atteindre une non-perte-nette de biodiversité et des services écosystémiques d'ici à 2020, et suggère pour cela d'utiliser des mécanismes de compensation (objectif 2 (action 7) de la Stratégie européenne pour la biodiversité). De plus, les compensations volontaires sont également de plus en plus fréquentes et désormais encouragées par la Conférence des nations unies sur la diversité biologique (Conférence sur la diversité biologique, Nagoya, 2010).

La France a été parmi les premiers pays à introduire la compensation dans sa réglementation (dans l'article 2 de la loi du 10 juillet 1976). Cependant, dans la pratique les compensations ont longtemps été soit ignorées (Berthelot et al. 2011), soit se traduisaient par des indemnisations financières sans lien direct avec le dommage écologique (e.g., Bas & Gaubert 2010). Ce n'est que depuis le début des années 2000, et plus particulièrement depuis 2007 que la compensation a été "redécouverte" à travers la

réglementation sur les espèces protégées[1]. Depuis 2007, plusieurs modifications réglementaires ont eu lieu et pourraient renforcer et étendre les obligations de compensation dans les années à venir (loi Grenelle 1, réforme des études d'impacts, mais également la doctrine réalisée par le Ministère de l'Ecologie – MEDDE, 2012c ; article [7]). Ainsi, au niveau international comme au niveau national, les mesures compensatoires sont en passe de devenir un outil majeur des politiques publiques de préservation de la biodiversité.

➢ Principes des mesures compensatoires

Avant de rentrer plus dans le détail de la compensation, il semble important de définir ce qu'on entend par mesure compensatoire.

Qu'est-ce qu'une mesure compensatoire ?

Les mesures compensatoires de biodiversité ont parfois différentes interprétations en fonction des contextes réglementaires. Une définition a toutefois été proposée par le Business and Biodiversity Offset Programme (BBOP, 2012a)[2]. Il faut souligner que la définition du BBOP est large et englobe une vision éco-centrée et anthropocentrée. Selon cette définition, les mesures compensatoires sont des actions de conservations qui visent à compenser des impacts résiduels sur la biodiversité suite à l'installation de projets d'infrastructures. "L'objectif des mesures compensatoires est d'atteindre une non-perte-nette et de préférence un gain net de biodiversité en termes de composition spécifique, de structure d'habitat, de fonction écosystémique et de valeurs culturelles et d'usages associées à la biodiversité" (BBOP, 2012a, p.11).

Dans la suite du manuscrit, nous retiendrons cette définition car elle présente l'avantage de prendre en compte les différents niveaux d'intégration et de complexité de la biodiversité. La thèse portera plus spécifiquement sur la dimension éco-centrée de la compensation (voir cependant Burylo et al., 2013).

[1] Deux modifications réglementaires ont contribué à cette "redécouverte" : l'extension de la protection juridique aux habitats d'espèces (auparavant limitée aux individus d'espèces) et l'extension du champ des dérogations possibles en cas d'impacts sur ces espèces ou leurs habitats (auparavant réservées à des fins scientifiques). Voir pour plus de détail l'article [7].

[2] BBOP est une ONG internationale qui développe des principes et des standards sur la compensation des atteintes à la biodiversité (http://bbop.forest-trends.org).

Les principes des compensations

Plusieurs principes sous-tendent les compensations d'impacts sur la biodiversité (Born et al., 2012 ; voir également BBOP, 2012a).

Un premier principe est celui de "pollueur-payeur". Selon ce principe, si un acteur économique est susceptible d'engendrer (ou a engendré) des pollutions ou des dégâts environnementaux, il doit porter le coût de la prévention (ou de la réparation) des dommages (OCDE, 1972). Un deuxième principe est celui de l'équité dans la répartition des avantages et inconvénients qui découlent de la compensation ainsi que dans la fixation des droits et responsabilités (i.e., ce principe doit notamment garantir que les propriétaires concernés par des servitudes de compensation sur leurs parcelles doivent être indemnisées). Au niveau écologique, deux autres principes sous-tendent les compensations de biodiversité : i) le principe de hiérarchie des mesures d'atténuation des impacts et ii) le principe de " non-perte-nette".

Le principe de hiérarchie des mesures d'atténuation des impacts stipule que tout projet d'aménagement doit être envisagé en suivant une hiérarchie en plusieurs étapes. Tout d'abord, les aménageurs et les autorités doivent choisir en priorité des mesures d'évitement des impacts. Puis, dans un deuxième temps, ils doivent s'assurer que le maximum de précautions est pris afin de réduire les impacts du projet ; cette deuxième étape comprend des mesures pendant la phase d'exploitation du projet (e.g., passage à faune sauvage en vue de réduire un effet de coupure dans le paysage) et/ou des mesures de restauration/réhabilitation du site après impact (e.g., réhabilitation d'une carrière en fin d'exploitation) (BBOP 2012a)[3]. Enfin, les mesures compensatoires portent sur les impacts résiduels du projet d'aménagement, c'est-à-dire les impacts n'ayant pu être totalement évités et réduits. Cette hiérarchie "Éviter-Réduire-Compenser", communément dénommée "séquence Éviter-Réduire-Compenser" ou "séquence ERC", structurent les démarches de compensation au niveau international (McKenney 2005 ; CE, 2007 ; McKenney & Kiesecker, 2009 ; Madsen et al., 2010). L'objectif de la séquence ERC est d'atteindre une "non-perte-nette" ("no-net-loss") (**Fig. 2**).

[3] BBOP distingue 4 étapes: l'évitement, l'atténuation, la restauration/réhabilitation sur site, et la compensation. Les deux étapes intermédiaires (*atténuation* et *restauration/réhabilitation sur site*) correspondent à l'étape de réduction de la séquence ERC.

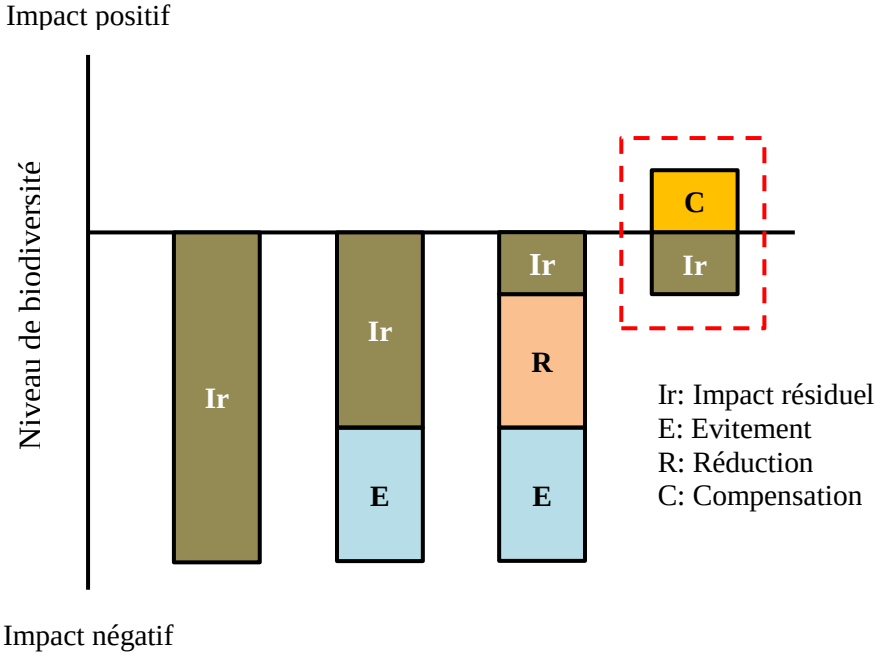


Figure 2. Les étapes de la séquence Eviter-Réduire-Compenser et l'objectif de non-perte-nette. L'objectif de non-perte-nette est représenté à droite du schéma par l'équivalence entre les pertes écologiques résiduelles (Ir) et les gains écologiques des mesures compensatoires (C). La thèse porte sur cette dernière étape de la séquence ERC.

Le principe de non-perte-nette est apparu le 8 juin 1989 aux Etats-Unis lorsque George H.W. Bush annonça l'objectif de stopper les pertes de zones humides:

> *"… generations to follow will say of us 40 years from now… that sometimes around 1989 things began to change and that we began to hold on to our parks and refuges and that we protected our species and that in that year the seeds of a new policy about our valuable wetlands were sown, a policy summed up in three simple words: 'No net loss' "(Hough and Robertson, 2009, p.26) ".*

Ce principe a ensuite été popularisé et repris dans différentes politiques publiques pour la préservation de la biodiversité (e.g., Stratégie européenne pour la biodiversité, objectif 2). Au niveau scientifique, l'objectif de non-perte-nette a été conceptualisé à travers la notion d'équivalence écologique. L'équivalence écologique signifie une équivalence entre les pertes engendrées par les projets d'aménagement et les gains engendrés par les mesures compensatoires (Moilanen et al., 2009; Quétier & Lavorel, 2011; Kiesecker et al., 2010; Bull et al., 2013a).

➢ Contexte et objectifs de la thèse

Dans cette introduction, nous avons pu constater que les projets d'aménagement entraînaient des impacts majeurs sur la biodiversité et que ces impacts étaient amenés à se prolonger dans les prochaines décennies. Il est communément admis que les outils de protection d'espaces ne suffisent plus à eux-seuls à enrayer les pertes de biodiversité à large échelle et de nombreuses politiques publiques impulsent désormais l'usage de mesures compensatoires. Cependant, ces mesures restent souvent contestées au niveau écologique, tant sur un plan théorique que pratique (Gibbons & Lindenmayer, 2007; Matthews & Endress, 2007; Moilanen et al., 2009; Bekessy et al., 2010; Tischew et al., 2010). Dans ce contexte, il est nécessaire i) de consolider les bases scientifiques de la conception des mesures compensatoires et ii) d'apporter des outils de gestion qui permettront d'améliorer les pratiques de compensation. Ma thèse s'inscrit dans ce double objectif d'amélioration scientifique et pratique.

Deux axes principaux ont constitué le cœur de mon travail. Le premier axe concerne l'étude des modalités de compensation pour les espèces protégées. Au début de ma thèse, le manque de retours d'expériences m'est apparu comme un obstacle important à l'avancement des connaissances à l'interface entre recherche et besoins d'actions. Ceci était particulièrement le cas en France où aucune étude n'avait été menée à l'échelle nationale alors que les mesures compensatoires sont de plus en plus utilisées, principalement pour les espèces protégées. L'objectif de ce travail est d'apporter un éclairage sur les tendances actuelles de conception des mesures compensatoires et d'identifier les limites et besoins d'améliorations. Le deuxième axe a consisté à rechercher une mesure de biodiversité qui pourrait aider à améliorer l'évaluation des pertes et gains écologiques dans la compensation. Ce travail visait à la fois à répondre à un besoin général d'indicateurs pour concevoir des compensations, mais également à répondre à un besoin local. En effet, un des objectifs de la thèse était d'apporter une réflexion complémentaire sur les choix d'indicateurs pour des compensations de défrichements suite à l'installation du projet ITER[4] (Saint-Paul-lès-Durance, Bouches-du-Rhône). Par ailleurs, ces deux axes de recherches ont également été complétés par d'autres réflexions relatives à la conception des mesures compensatoires.

[4] ITER (originellement en anglais : International Thermonuclear Experimental Reactor) est un projet de recherche visant à montrer la faisabilité d'un réacteur nucléaire utilisant le principe de la fusion. Le site retenu pour réaliser les expérimentations a nécessité le défrichement de plus de 100 ha, principalement en 2006 et 2007 (voir la localisation du site en partie III).

Les réflexions de la thèse sont présentées dans les parties suivantes :

- **Partie I relative aux enjeux scientifiques de la compensation**

Dans cette partie, je m'intéresse aux bases théoriques de la compensation et aux paramètres importants à prendre en compte pour évaluer des pertes et gains écologiques. Cette partie me permet d'apporter un cadre méthodologique pour concevoir des mesures compensatoires dans une perspective d'atteinte et de maintien d'une équivalence écologique dans le temps.

- **Partie II relative aux modalités de compensation au niveau national**

Dans cette deuxième partie, j'ai confronté les concepts de la compensation (présentés en partie I) avec les modalités de compensation au niveau national. Pour cela, j'ai étudié les modalités de compensation pour les espèces protégées à partir des dossiers de dérogation transmis au Conseil National de Protection de la Nature en 2009-2010. L'hypothèse est que les mesures compensatoires devraient permettre de maintenir le bon état de conservation des espèces (objectifs fixés par les Directives Oiseaux et Habitats).

- **Partie III relative au potentiel indicateur des micro-habitats d'arbre et aux perspectives d'application dans la compensation**

Dans cette troisième partie, j'ai cherché à savoir si les micro-habitats d'arbre pourraient apporter une mesure indirecte pertinente pour évaluer la biodiversité en milieu forestier. Pour cela, j'ai d'abord étudié les liens entre les micro-habitats et les types d'arbres et de peuplements (sensibles aux pratiques de gestions). Puis, j'ai examiné les liens entre les micro-habitats et les oiseaux et chiroptères. Enfin, j'ai tenté de montrer comment les résultats obtenus pourraient aider à améliorer la conception des pertes et gains écologiques au sein des écosystèmes forestiers.

- **Partie IV relative aux enjeux spatiaux et temporels de la compensation**

Dans cette quatrième partie, j'ai tenté d'apporter des perspectives d'amélioration pour mieux prendre en compte les enjeux spatiaux et temporels de l'évaluation des pertes et gains écologiques. Sur un plan pratique, je me suis intéressé aux moyens et aux outils qui

permettraient de mieux anticiper les dynamiques de la biodiversité et les incertitudes de résultats des mesures compensatoires.

- **Partie V relative aux limites de la compensation et à ses dimensions éthiques**

Enfin, je montre qu'il existe des limites spatiales et temporelles à atteindre l'objectif de non-perte-nette dans le contexte actuel d'aménagement de l'espace. Ceci m'a amené à questionner les tendances actuelles dans le développement de la compensation et a montré la nécessité d'associer à la recherche scientifique une investigation sur les valeurs de la biodiversité.

Ces travaux ont fait l'objet d'articles présentés à la fin du manuscrit (p. 131-244).

I. Enjeux scientifiques de la conception des mesures compensatoires

Cette partie présente les concepts scientifiques associés à la compensation. Elle vise à apporter un cadre méthodologique pour l'évaluation des pertes et gains écologiques et servira de base pour la suite du manuscrit.

I.1. Evaluer les pertes écologiques dues aux impacts d'aménagement

Les pertes écologiques correspondent à l'écart entre la biodiversité après impact et la biodiversité qui aurait persisté en l'absence d'impact (Thur, 2007 ; Quétier & Lavorel, 2011). Les pertes écologiques dépendent de deux paramètres principaux : l'amplitude de l'impact et la durée de l'impact (**Fig. 3**). De nombreux aspects écologiques peuvent influencer ces paramètres. Dans cette partie, nous présenterons quelques aspects qui nous paraissent particulièrement importants à prendre en compte.

L'amplitude de l'impact dépend de l'étendue (surface impactée) et de l'intensité de l'impact d'aménagement (degré de perturbation), ces deux facteurs agissant simultanément (e.g., petite surface à haut degré de perturbation ou grande surface à faible degré de perturbation).

La durée de l'impact dépend tout d'abord de la réversibilité de l'impact. En effet, certains projets ont des impacts irréversibles à cause des durées de fonctionnement qui peuvent être très longues (ou permanentes) à l'échelle de vies humaines (e.g., autoroutes, centres commerciaux, bâtiments) (**Fig. 3a**). D'autres projets peuvent engendrer des impacts réversibles sur la biodiversité. Ces projets ont une durée de vie limitée et se caractérisent par la restitution d'écosystèmes après impact (e.g., carrières, enfouissement de canalisations, chantiers pour des opérations ponctuelles de maintenances - pistes de ski, pylônes électriques, etc.) (**Fig. 3b**). Cependant, la réversibilité d'un impact suite à projet à durée de vie limitée dépend également du type d'impact. En effet, certains projets temporaires peuvent engendrer une transformation des écosystèmes et modifier fortement le type de biodiversité présent avant et après impact ; c'est le cas par exemple des carrières alluvionnaires qui peuvent transformer un espace bocager en un plan d'eau suite à l'exploitation des sables et graviers (Dasnias, 2002). Dans ce cas, le site transformé peut accueillir une autre biodiversité après l'exploitation du site, mais l'impact sur la biodiversité du sol et le fonctionnement des écosystèmes originels est irréversible.

La durée des impacts réversibles dépend de plusieurs paramètres dont la résilience des écosystèmes, la rémanence des perturbations, et le type d'écosystème. La rémanence des perturbations peut modifier durablement la structure et le fonctionnement des communautés (e.g., Clements et al., 2010 ; Anawar et al., 2013), et peut retarder le retour à un état écologique proche de l'état initial. Les durées de régénération après perturbation varient également en fonction du type d'écosystème ; certains écosystèmes peuvent se reconstituer en quelques années (e.g., friches) alors que d'autres nécessitent plusieurs siècles ou plusieurs milliers d'années (e.g., forêts anciennes, tourbières – DEFRA, 2012), avec un état écologique après perturbation qui demeure très incertain étant donné les échelles de temps.

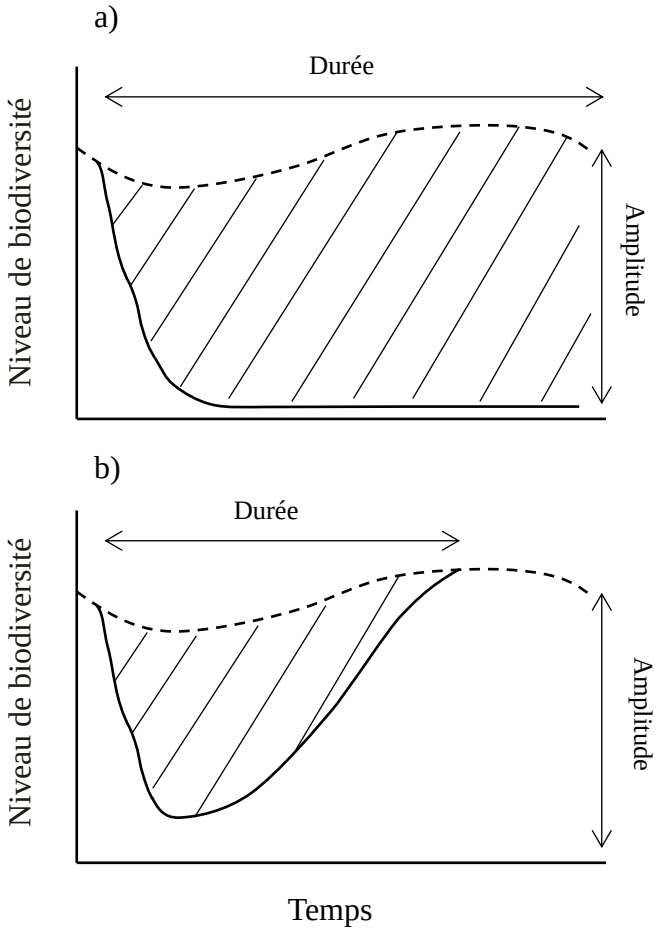


Figure 3. Représentation graphique des pertes écologiques en fonction de la réversibilité des impacts : a) impact irréversible, b) impact temporaire réversible. Les pertes correspondent à l'aire hachurée entre le niveau de biodiversité après impact (trait plein) et le niveau de biodiversité en l'absence d'impact (trait pointillé).

La quantification des pertes écologiques permet ensuite de définir l'ensemble des mesures qui permettront d'atteindre une équivalence écologique. Tout d'abord, les

mesures d'évitement et de réduction qui visent à minimiser les pertes potentielles de l'aménagement, puis les mesures compensatoires qui visent à compenser les impacts qui n'ont pu être ni évités ni réduits (impacts résiduels).

I.2. Evaluer les gains des mesures compensatoires pour atteindre une équivalence écologique

Les gains écologiques correspondent à l'écart entre la biodiversité après compensation et la biodiversité qui aurait persisté en l'absence de compensation (Thur, 2007 ; Quétier & Lavorel, 2011). Les gains écologiques dépendent de trois paramètres principaux : l'amplitude des gains, le délai pour atteindre les gains, et la durabilité des gains écologiques (**Fig. 4**).

I.2.1. Comment générer des gains écologiques ?

L'amplitude de gains écologiques résulte du croisement entre un type de mesure compensatoire et des potentialités écologiques sur les sites de compensation.

Types de mesures compensatoires

Il existe plusieurs types de mesures compensatoires. La manière la plus répandue (et la plus reconnue) de générer des gains écologiques est de faire appel à des techniques d'ingénierie écologique. Ces techniques font appel à la manipulation des systèmes écologiques sous forme d'actions de restauration (e.g., transferts de foins pour restaurer des communautés de plantes - Coiffait-Gombault et al., 2012), de réhabilitation (e.g., coupes de saules en prairie humide pour réhabiliter des fonctionnalités hydrologiques), de création d'écosystème (e.g., création de mare), ou d'autres types de gestion (e.g., éradication d'espèces invasives), en vue d'améliorer un état écologique existant (Dutoit, 2013). Une autre manière de générer des gains écologiques peut être de relâcher certaines pressions pesant sur la biodiversité (e.g., pression touristique, pratique de gestion intensive – agriculture, sylviculture). Ce type de mesure compensatoire peut faire appel à différents moyens d'actions tels que des changements d'usage ou des mesures de protection en cas de menace avérée sur la biodiversité (e.g., protection foncière, réglementaire).

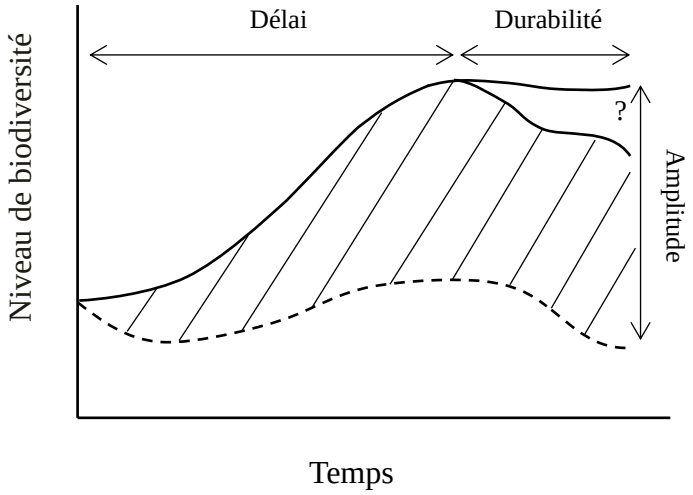


Figure 4. Représentation graphique des gains écologiques. Les gains correspondent à l'aire hachurée entre le niveau de biodiversité après compensation (trait plein) et le niveau de biodiversité en l'absence de compensation (trait pointillé).

Potentialités de gains écologiques

Toutefois, l'amplitude des gains écologiques ne dépend pas seulement du type de mesure compensatoire mais également de l'état de l'écosystème qui accueille ces mesures, du contexte paysager, et du pool d'espèces régional.

L'état de l'écosystème a un rôle essentiel car un écosystème qui possède une faible complétude en espèces, ou un état écologique dégradé, offre a priori plus d'opportunités de gains écologiques qu'un écosystème riche en espèces (Cam et al., 2000 ; Wolters et al., 2005 ; Partel et al., 2010), ou possédant un bon état écologique (e.g., bonne qualité de l'eau, nombreux groupes fonctionnels d'espèces). Ainsi, une manière de maximiser l'amplitude des gains écologiques pourrait être d'orienter les mesures compensatoires vers des espaces dégradés où les marges d'améliorations sont les plus importantes. Cependant, il faut aussi considérer l'historique de l'écosystème, car les perturbations passées peuvent agir sur les futures réponses aux actions de compensation (voir notamment les travaux sur les trajectoires écologiques après restaurations : White & Walker, 1997 ; Wilkins et al., 2003 ; Lomov et al., 2009 ; Bullock et al., 2011 ; Dutoit et al., 2013). A une échelle paysagère, la disponibilité, l'organisation, la qualité des habitats influencent la biodiversité présente à une échelle locale (Damschen et al., 2006 ; Walz & Syrbe, 2013), et peuvent conditionner la colonisation de nouvelles niches écologiques après compensation. Enfin, à une échelle supérieure, le pool d'espèces régional peut aussi

influencer les capacités d'accueil de nouvelles espèces sur les sites de compensation (Zobel, 1997 ; Lortie et al., 2004). Ainsi, la prise en compte de l'amplitude des gains écologiques nécessite de considérer un ensemble de potentialités écologiques, à différents niveaux d'intégration (écosystème, paysage, région).

I.2.2. Délais avant l'atteinte des gains écologiques

Les mesures compensatoires impliquent toujours un délai entre la mise en œuvre des mesures sur le terrain et l'atteinte des gains écologiques (**Fig. 4**). Ce délai dépend de plusieurs paramètres dont la résilience de l'écosystème, la rémanence de certaines perturbations passées, ou encore du type d'écosystème. Par exemple, dans le cas des actions de restauration, ce délai peut varier de quelques années pour des écosystèmes pionniers (e.g., mares temporaires) à plusieurs siècles ou millénaires pour des écosystèmes matures (e.g., forêts anciennes, tourbières) (DEFRA, 2012). Les connaissances scientifiques sur les temps de restauration sont encore lacunaires, mais il faut souligner que plusieurs décennies sont souvent nécessaires pour atteindre les objectifs de restauration de nombreux écosystèmes (Fagan et al., 2008 ; Ballantine & Schneider, 2009 ; Bullock et al., 2011 ; Moreno-Mateos et al., 2012).

Un enjeu important de la compensation est d'éviter les pertes intermédiaires dues aux décalages temporels entre le début des impacts et l'atteinte des gains écologiques recherchés (**Fig. 5**). En effet, ces pertes intermédiaires peuvent créer des goulots d'étranglement (effet bottleneck) (Gibbons & Lindenmayer, 2007 ; Quétier & Lavorel, 2011), augmentant les risques d'extinction locale des espèces, ou les dégradations de fonctions écologiques. Une manière d'éviter les pertes intermédiaires est de synchroniser les impacts des projets d'aménagement en fonction des gains écologiques de telle sorte qu'il n'y ait pas ou peu de pertes intermédiaires. Cette approche nécessite de mettre en œuvre les mesures compensatoires avant l'installation du projet en tenant compte de la durée nécessaire pour atteindre les gains écologiques attendus. Une autre manière de prendre en compte les pertes temporelles est de sur-dimensionner les surfaces de compensation de manière à atteindre les objectifs de compensation plus rapidement (le temps est dans ce cas compensé par la surface pour atteindre les gains recherchés) (Quétier & Lavorel, 2011). Par exemple, la méthode UNAM (Uniform Mitigation Assessment Method) développée en Floride propose d'utiliser un coefficient multiplicateur de surface en fonction du délai nécessaire à la maturation des gains écologiques (plus le délai est élevé plus le coefficient est élevé) (State of Florida, 2004).

La méthode allemande Ausgleich intègre également des coefficients multiplicateurs de surface pour tenir compte des délais entre pertes et gains (Bruns, 2007). Toutefois, il faut préciser que ces coefficients multiplicateurs apportent une contrepartie partielle aux problèmes des pertes intermédiaires. En effet, les coefficients multiplicateurs peuvent réduire les pertes intermédiaires mais il subsistera toujours un décalage temporel si les mesures compensatoires ne sont pas instaurées suffisamment en amont des projets.

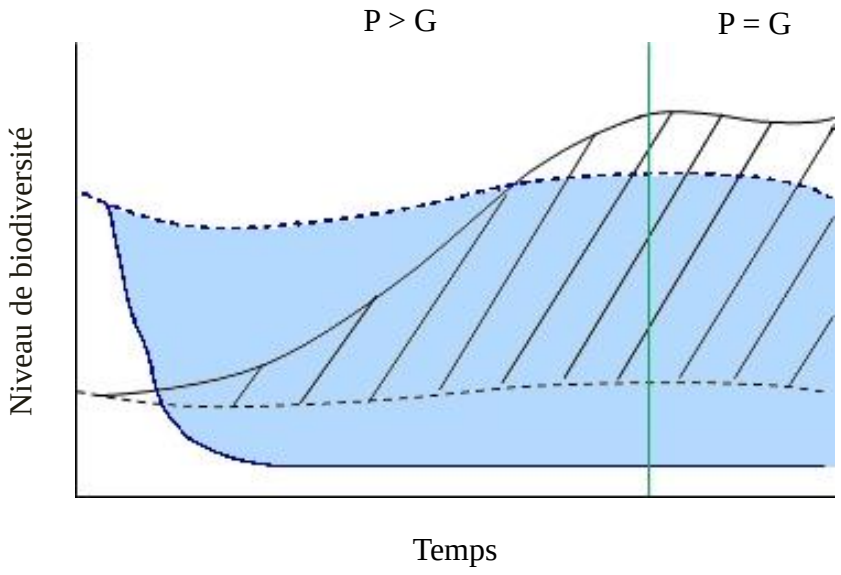


Figure 5. Représentation graphique des délais temporels entre pertes et gains. Les pertes intermédiaires sont représentées à gauche du graphique (P>G) et correspondent à la différence entre les pertes (aire représentée en bleue) et les gains (aire représentée en hachurée).

I.2.3. Durabilité des gains

Pour atteindre une non-perte-nette dans le temps, les gains écologiques doivent durer aussi longtemps que les pertes sans quoi la perte de biodiversité ne serait que remise à plus tard. Pour cela, il faut anticiper la durabilité des gains générés par les mesures compensatoires.

L'évaluation de la durabilité des gains nécessite d'anticiper les dynamiques spontanées de la biodiversité, mais également de projeter les mesures compensatoires dans des scénarios de changements d'occupation des sols, de changements socio-économiques (e.g., changements de modes de production face à la transition énergétique), ou encore de changements climatiques. A court et moyen terme (une ou quelques décennies), il s'agit d'anticiper les successions naturelles et d'appréhender les réponses de la biodiversité en intégrant des prédictions démographiques, économiques, ou

comportementales (e.g., scénarios énergétiques d'ici 2030 et 2050 ; ADEME, 2012). A plus long terme, les modélisations devraient également considérer les effets attendus du changement climatique sur la biodiversité (e.g., assemblages d'espèces, fonctions, services écologiques) (Chapin et al., 2000 ; Thuiller et al., 2006 ; Devictor et al., 2012 ; Schröter et al., 2005).

I.2.4. La difficile question des méthodes

Plusieurs méthodes ont été développées au niveau international pour évaluer des équivalences écologiques (voir notamment BBOP (2012b) pour une description des principales méthodes). Nous discutons ci-dessous des avantages et inconvénients de quelques méthodes développées aux Etats-Unis et en Australie.

Les compensations des zones humides aux Etats-Unis

Aux Etats-Unis, des méthodes d'évaluation de l'équivalence écologique ont été développées pour compenser les impacts sur les zones humides dans le cadre de la section 404 du Clean Water Américain. Ces méthodes établissent des règles d'échanges explicites, facilement compréhensibles par l'ensemble des acteurs de la compensation, mais elles montrent plusieurs difficultés sur un plan écologique. Il existe deux catégories de méthodes : les méthodes basées sur des approches surfaciques et les méthodes rapides d'évaluation écologique.

Certains Etats utilisent des méthodes basées sur des ratios surfaciques préalablement définis (ratios fixes). Par exemple, l'Etat de l'Oregon a défini des ratios en fonction des catégories d'actions d'ingénierie écologique employées sur les sites de compensation (action d'amélioration d'habitat = 3 :1[5] ; création d'habitat = 1.5 :1 ; restauration = 1 :1 - MBGC, 2000). Ces ratios reposent sur l'hypothèse que la restauration et la création d'habitats génèrent plus de gains que les actions d'amélioration d'habitats, et nécessitent ainsi moins de surfaces de compensation. D'autres Etats définissent des rations en fonction du risque d'échec des mesures compensatoires. C'est ainsi que l'Etat d'Indiana a défini des ratios élevés pour des actions sur les prairies humides (risque d'échec élevé) et des ratios faibles pour des actions sur des marais peu profonds (risque faible) (Robb, 2002). Ainsi, les critères considérés dans la définition des ratios de compensation sont variables d'un Etat à l'autre et peuvent conduire à des résultats très différents (e.g., une action de création d'habitat peut être assortie d'un ratio faible ou élevée selon que l'on

[5] Un ratio de 3:1 signifie que la compensation porte sur une surface trois fois supérieure à celle impactée.

considère les gains attendus ou le risque d'échec). Plus généralement, ces méthodes présentent l'inconvénient de fournir des équivalences non pas en fonction des conditions écologiques des sites impactés et compensés (comme nous avons pu le montrer dans les parties précédentes), mais uniquement en fonction de types d'actions d'ingénierie écologique ou de types d'habitats.

D'autres Etats (e.g., Californie, Ohio, Washington) se basent sur des "méthodes d'évaluation rapide" (*rapid assessment methods*). Ces méthodes ont été conçues pour fournir des évaluations de pertes et gains écologiques tout en répondant à des contraintes pratiques (temps, coûts, reproductibilité) (Roberston, 2004 ; Sutula et al., 2006 ; Hruby et al., 2011). Ces méthodes permettent de positionner les zones humides sur un gradient qui va d'un état non dégradé (état "sauvage" de type *wilderness*) à un état très dégradé, et d'évaluer des équivalences entre sites impactés et compensés. Ces méthodes combinent différents critères écologiques sur les fonctionnalités des zones humides et le contexte paysager (e.g., capacité de stockage de l'eau, rôle d'habitat pour la faune, distance à la première habitation). Cependant, il faut préciser que ces méthodes visent prioritairement le maintien de fonctionnalités hydrologiques et de services rendus par les zones humides, et prennent assez peu en compte les enjeux de conservation de la biodiversité (e.g., espèces indicatrices, groupes fonctionnels). De plus, Schwoertzig (2011) a confronté plusieurs méthodes d'évaluation rapides à des zones humides situées dans le département de l'Isère et a pu montrer que les pondérations de ces méthodes favorisaient nettement les zones humides en contexte forestier (proches de l'état de *wilderness*). Dans certains cas, ces méthodes peuvent conduire à des résultats surprenants. Par exemple au sein de la forêt de Cote Chaude (Vercor), l'auteur montre que les méthodes américaines attribuent une note élevée du fait de la connexion au cours d'eau et du caractère boisé, alors qu'environ 50% du site est dominé par des espèces invasives.

Les "habitat hectares" en Australie

En Australie, une méthode d'évaluation rapide est utilisée pour évaluer les pertes et gains écologiques en milieu forestier : la méthode habitat hectares (Parkes et al., 2003). La méthode repose sur la comparaison de l'état écologique d'une forêt par rapport à une forêt de référence à forte naturalité (*mature and apparently long-undisturbed* ; Parkes et al., 2003). La méthode habitat hectares fait appel à des indicateurs à l'échelle du site (e.g., gros arbres, couverture arborée, espèces invasives) et du paysage (taille du patch, connectivité, distance au cœur d'habitat), dont la pondération est généralement fonction

de la comparaison avec la forêt de référence. Elle permet d'attribuer un score final sous forme d'habitat hectares (le produit de la surface et du score obtenu par les indicateurs). Cette méthode offre l'avantage de proposer des critères simples, souvent quantitatifs, et permet ainsi d'expliciter les pondérations écologiques. Cependant, McCarthy et al. (2004) ont souligné plusieurs limites dont le risque d'effet observateur dans les mesures, la non prise en compte des régimes de perturbations, ou encore certaines incohérences de mesures (dans certains cas, en raison de la pondération du bois mort au sol, le score final peut être conservé même après l'abattage d'arbres). Dans le cadre de la compensation, il faut préciser également que la méthode habitat-hectare ne prend pas en compte les pertes intermédiaires et n'apporte pas de critères explicites de dimensionnement entre pertes et gains.

Les méthodes REA/HEA

Les méthodes d'équivalence ressource (Resource Equivalency Approach, REA) et habitat (Habitat Equivalence Analysis, HEA) offrent l'avantage de pouvoir s'appliquer à tout type d'écosystème. L'approche REA utilise l'unité "espèce-année", représentant le nombre d'individus perdus à cause des impacts ou ajoutés grâce aux mesures compensatoires. L'approche HEA utilise l'unité "surface-services-année", représentant le produit des surfaces impactées (ou compensées) et de leurs pertes (ou gains) de services écologiques cumulées au cours de la période d'impact. Ces méthodes, en rapportant une quantité de biodiversité par unité de temps (e.g., nombre d'individus d'une espèce menacée, service écologique), apportent un cadre conceptuel intéressant pour tenter d'intégrer les pertes intermédiaires dans le calcul de l'équivalence. Toutefois, le choix des indicateurs est crucial dans l'utilisation de ces méthodes (Stange et al., 2002 ont constaté des résultats allant du simple au triple en fonction des indicateurs utilisés). De plus, ces méthodes intègrent peu les effets de seuils, les paramètres de viabilité des espèces, ou encore l'incertitude des mesures compensatoires.

Ainsi, ces méthodes peuvent éventuellement aider à concevoir des compensations mais il est important qu'elles soient toujours replacées dans un cadre conceptuel de pertes et gains écologiques, en tenant compte des paramètres que nous avons évoqués précédemment.

I.3. Rôle des indicateurs de biodiversité dans l'évaluation des pertes et gains

En raison de la complexité de la biodiversité, les comparaisons de pertes et gains écologiques vont reposer sur des indicateurs de biodiversité permettant de résumer une information biologique complexe, de la rendre intelligible. Comme nous avons pu le constater dans la partie précédente, les indicateurs ont un rôle majeur dans la conception des compensations car ils peuvent conduire à des résultats très différents. Dans le contexte des compensations, il semble utile de distinguer les indicateurs en fonction du type de biodiversité recherchée (biodiversité remarquable vs. biodiversité commune) et du type de mesure (mesure directe vs. indirecte).

Indicateurs en fonction du type de biodiversité

La biodiversité remarquable est généralement évaluée à partir d'indicateurs centrés sur la rareté de la biodiversité et/ou son risque d'extinction. Les plus célèbres indicateurs de biodiversité remarquable sont basés sur les listes rouges de l'Union Internationale sur la Conservation de la Nature (UICN) (Rodrigues et al., 2006). Ces listes rouges permettent de quantifier le risque d'extinction des espèces à court terme (les catégories de risques d'extinction sont présentées en Annexe 2). Les listes rouges sont également en cours de développement pour évaluer le risque d'extinction des habitats (depuis l'article de Rodriguez et al., 2010). D'autres indicateurs peuvent être utilisés tels que les indicateurs de rareté, d'endémicité (les espèces endémiques sont notamment utilisées pour évaluer les hotspots de biodiversité - Myers et al., 2000), d'irremplaçabilité (Margules & Pressey, 2000), ou de vulnérabilité (Wilson et al., 2005).

La biodiversité commune (ou "ordinaire") est évaluée à partir d'un vaste panel d'indicateurs qui visent à révéler l'état général de la biodiversité et son fonctionnement. Ces indicateurs sont majoritairement basés sur les espèces communes (e.g., suivis d'abondances d'espèces communes – Jiguet et al., 2012) mais peuvent également intégrer les espèces remarquables lorsqu'ils portent à l'échelle des communautés d'espèces. C'est le cas par exemple des indicateurs fonctionnels tels que la diversité fonctionnelle (Cadotte et al., 2011), l'indice de spécialisation des communautés (Julliard et al., 2006), ou encore l'indice trophique des communautés (Mouysset et al., 2012).

Toutefois, il faut noter que les indicateurs orientés sur la biodiversité remarquables et ceux orientés sur la biodiversité commune ne sont pas nécessairement exclusifs. En effet, certaines espèces remarquables peuvent inférer sur les propriétés et le fonctionnement

des écosystèmes (e.g., espèces clés ou parapluies, espèces à grande combinaison de traits – Caro, 2010 ; Mouillot et al., 2013), et la prise en compte des espèces communes est également essentielle pour le maintien de la biodiversité rare et/ou menacée.

Indicateurs directs et indirects

Les indicateurs peuvent également apporter une évaluation directe ou indirecte de la biodiversité (Levrel, 2007 ; Rossi et al., 2007 ; Gosselin & Gosselin, 2008). Les indicateurs directs reposent sur des évaluations d'espèces ou de regroupements d'espèces pour renseigner l'état de santé de la biodiversité (espèces indicatrices, groupes fonctionnels d'espèces, etc.). L'avantage des indicateurs directs est qu'ils renseignent sur l'état de la biodiversité en apportant la preuve de la présence de certaines espèces ou composantes de biodiversité. Dans le contexte des compensations, les indicateurs directs peuvent par exemple être utilisés pour évaluer l'état initial ou l'état final des sites impactés et compensés. Cependant, un inconvénient des indicateurs directs est qu'ils peuvent être difficiles à employer dans un contexte de planification d'actions de gestions et de prédiction de pertes et gains. Pour cela, il est important de définir des indicateurs indirects basés non pas directement sur la biodiversité, mais sur les caractéristiques physiques ou biologiques qui sous-tendent la biodiversité (e.g., structure du sol, surfaces d'habitat, connectivités entre habitats). Ces indicateurs apportent des critères d'actions pour la gestion écologique et peuvent être incorporés dans des modèles prédictifs (e.g., évolution de la structure des peuplements forestiers dans un contexte de transition énergétique). Ainsi, les indicateurs indirects ont un rôle important pour concevoir des mesures compensatoires, mais une difficulté est qu'il existe souvent des incertitudes sur les liens entre indicateurs directs et indirects (Levrel, 2007).

I.4. Incertitudes et gestion adaptative

Il existe plusieurs sources d'incertitudes dans la conception des mesures compensatoires. Les principales sources d'incertitudes concernent :

- **Les métriques de biodiversité**

Comme nous avons pu le voir dans la partie précédente, l'évaluation des pertes et gains écologiques repose sur des indicateurs qui vont refléter une partie et non l'ensemble de la biodiversité.

- **L'évaluation de l'ensemble des impacts**

Dans la pratique il est difficile d'anticiper tous les effets des projets dans l'espace et dans le temps, soit pour des raisons de connaissance (e.g., réponses non linéaires, seuils de viabilité), soit pour des raisons de contrainte d'échantillonnage.

- **L'évaluation du succès des mesures compensatoires**

La conception d'une compensation contient toujours une part d'incertitude sur le résultat écologique en raison de la multiplicité des paramètres à considérer et du faible recul que nous avons sur l'efficacité de ces mesures.

- **L'anticipation du contexte socio-économique et du changement climatique**

Les mesures compensatoires mobilisent des moyens financiers et des moyens de gouvernance actuels, mais repose également sur des hypothèses de moyens futurs. Cependant, quels seront ces moyens dans 100 ans ? Quels seront les arbitrages entre les futurs enjeux sociaux, économiques, écologiques, climatiques… ?

Ces sources d'incertitude peuvent présenter des risques pour la biodiversité (e.g., risque de sous-évaluation des pertes, risque de surestimations des gains). A défaut de pouvoir supprimer totalement les incertitudes, il est toutefois possible de les intégrer dans le processus de conception des mesures compensatoires.

Pour cela, une première possibilité consiste à sur-dimensionner les mesures compensatoires par l'utilisation de coefficients multiplicateurs (BBOP, 2012b). Par exemple, nous avons vu que dans l'Indiana (Etats-Unis) le calcul de la surface de compensation pour les zones humides dépend du risque d'échec de la restauration et de la création d'habitats (Robb, 2002) ; une mesure compensatoire présentant une faible incertitude de résultat portera sur une plus petite surface qu'une mesure présentant une incertitude élevée. Dans ce cas, les coefficients multiplicateurs s'appliquent sur les surfaces mais ils pourraient également s'appliquer à d'autres paramètres ; par exemple, si un risque d'échec est estimé à 50% pour une action d'ingénierie écologique (e.g., création d'une mare pour une espèce), BBOP (2012b) préconise d'utiliser deux fois cette action plutôt qu'une (e.g., création de deux mares plutôt qu'une).

Une deuxième possibilité, complémentaire à la première, est de mettre en œuvre une gestion adaptative autour des mesures compensatoires. La gestion adaptive repose sur une autre logique que la logique "command and control" qui cherche à maîtriser à tout prix les variabilités naturelles. La gestion adaptative reconnaît l'incertitude et la complexité des systèmes vivants et repose sur une logique d'apprentissage,

d’amélioration pas-à-pas, où les actions sont régulièrement ajustées en fonction des réponses du système société-nature (Holling 1978 ; Olsson et al., 2004). Appliquée à la compensation, la gestion adaptative consiste non pas seulement à définir des mesures et prédire les réponses écologiques, mais également à prévoir les moyens techniques et humains d’adapter, ajuster, ou corriger les mesures compensatoires en fonction des résultats progressivement obtenus. La gestion adaptative est un allié incontournable de la conception des mesures compensatoires compte tenu des nombreuses sources d’incertitudes inhérentes au calcul des pertes et gains. Cependant, la gestion adaptative devrait s’inscrire dans un cadre réglementé afin d’éviter les biais stratégiques des acteurs qui pourraient tirer parti d’une telle approche en faveur d’une minimisation des coûts, et non pas seulement d’une meilleure efficacité écologique.

II. Modalités de conception des mesures compensatoires pour les espèces protégées par les Directives Oiseaux et Habitats

L'objectif de cette partie est d'analyser comment sont appliqués les enjeux de la compensation (présentés en partie I) et identifier quels sont les besoins d'améliorations (qui seront ensuite abordés dans les parties III, IV, V de la thèse).

II.1. Pourquoi s'intéresser aux espèces protégées ?

Une première raison pour laquelle je me suis intéressé aux espèces protégées est que je souhaitais étudier des modalités de compensation représentatives des pratiques en France. Au début de ma thèse, j'ai rapidement pu constater que les pratiques de compensation au niveau national portaient majoritairement sur ces espèces, y compris lorsque d'autres procédures environnementales devraient s'appliquer (article [2] ; Laroche, 2012 ; Cozannet, 2012). Signalons également que de plus en plus de mesures compensatoires portent sur les zones humides à l'échelle nationale (Barnaud & Coïc, 2011). Les modalités de compensation des zones humides ont récemment été étudiées par Etchecopar Etchart (2011).

Une deuxième raison pour laquelle je me suis intéressé aux espèces protégées est que ces espèces couvrent un large panel d'enjeux différents. Les espèces protégées font partie de différents groupes taxonomiques, couvrent différents types d'habitats différents à l'échelle de l'Union Européenne, et sont des espèces rares et/ou menacées, des espèces communes, ou encore des espèces indicatrices (e.g., espèces clés, espèces parapluies). En particulier, il est intéressant de constater que les espèces protégées regroupent un grand nombre d'espèces communes (voir notamment les rapports de l'UICN comparant les statuts de protection européens avec les catégories des listes rouges – UICN, 2013) (e.g., **Fig. 6**). Les listes d'espèces protégées apportent donc un cadre juridique qui n'est pas seulement centré sur les espèces menacées - c'est une différence avec l'Endangered Species Act aux Etats-Unis qui sous-tend des compensations spécifiquement définies pour des espèces menacées (Fox & Nino-Murcia, 2005).

Figure 6. Les espèces protégées englobent des espèces menacées et des espèces communes. Par exemple, le Vison d'Europe (*Mustela lutreola*) et le Lézard des murailles (*Podarcis muralis*) sont deux espèces protégées par la Directive Habitats. Statuts listes rouges pour la France (UICN) : Vison = "en danger critique" ; Lézard des murailles = "préoccupation mineure".

Dans cette partie, je me suis intéressé à trois questions principales (qui ont fait l'objet d'articles) :

- Comment sont évalués les gains écologiques ? (article [1])

Les mesures compensatoires sur les espèces protégées doivent permettre d'atteindre une équivalence de type "like-for-like", c'est-à-dire que les pertes sur les espèces protégées doivent être compensées par des gains pour ces mêmes espèces (à différencier des équivalences "out-of-like" qui peuvent porter entre différents types de biodiversité - McKenney & Kiesecker, 2009 ; BBOP, 2012a). Dans un premier temps, nous étudierons comment sont prises en compte les espèces impactées dans les compensations (i.e., parmi les espèces impactées, quelles sont les espèces recherchées dans les compensations), puis nous nous intéresserons aux modalités techniques de conception des mesures compensatoires. Pour cela, nous étudierons comment sont considérés les paramètres essentiels pour atteindre une équivalence écologique : l'amplitude, les délais, et la durabilité des gains.

- Comment est prise en compte l'incertitude de résultat dans la compensation ? (abordé dans l'article [3])

Les mesures compensatoires présentent toujours une incertitude quant à l'atteinte des résultats attendus (partie I.4). Pour cette raison, il est important que les mesures compensatoires s'accompagnent de moyens de gestions et de suivis qui permettront de prendre en compte cette incertitude. Ainsi, nous étudierons comment est gérée cette

incertitude au travers trois paramètres : la présence d'un gestionnaire d'espaces naturels, la présence et la durée des suivis écologiques, et le statut foncier et réglementaire des sites de compensation.

- Quelles pourraient être les conséquences des modalités actuelles de compensation sur la biodiversité ? (article [1])

D'après les Directives Oiseaux et Habitats, les mesures compensatoires pour les espèces protégées doivent permettre de maintenir un état de conservation favorable pour les espèces (voir ci-dessous la partie II.2.1). Cela signifie que les compensations doivent assurer 1) le maintien du bon état pour les espèces qui présentent un bon état de conservation, et 2) l'amélioration de l'état de conservation pour les espèces dont l'état de conservation est défavorable. Dans ce contexte, nous tenterons d'apporter une réflexion sur les conséquences attendues des modalités actuelles de compensation sur l'état de conservation des espèces.

Par ailleurs, nous garderons à l'esprit que les espèces protégées ne couvrent pas l'ensemble des espèces en France, mais une partie seulement[6]. De plus, les listes d'espèces ne concernent qu'un niveau d'intégration de la biodiversité (niveau spécifique). Pour cette raison, nous présenterons les principaux résultats dans le contexte des espèces protégées (partie II.2), puis nous replacerons notre analyse dans un cadre plus général de conservation de la biodiversité (partie II.3).

II.2. Démarche pour étudier les modalités de conception des mesures compensatoires

II.2.1. Cadre d'analyse

Le cadre d'analyse dans lequel nous étudions les compensations pour espèces protégées relève d'un cadre juridique européen. Les Directives Oiseaux (2009/147/CE, version amendée de la Directive 79/409/CEE) et Habitats (92/43/CEE) fixent le statut de

[6] La proportion d'espèces protégées varie en fonction des groupes taxonomiques. En France, la proportion est relativement élevée chez les vertébrés (100% des oiseaux – avec néanmoins des prélèvements possibles dans le cadre de la chasse, > 80% des amphibiens et reptiles, > 50% des mammifères) et faible voire inexistante chez d'autres groupes (e.g., < 1% des insectes, aucune protection chez les organismes du sol). Pour la flore, < 10% des espèces sont protégées au niveau national, mais il faut cependant ajouter de nombreuses espèces protégées à des niveaux régionaux.

protection des espèces et les conditions de dérogation à l'interdiction de destruction des espèces protégées et de leurs habitats.

Protection des espèces

Les Directives Oiseaux et Habitats sont deux outils majeurs de protection de la biodiversité au sein de l'Union Européenne (Fontaine et al., 2007). Ces deux Directives établissent un régime de protection stricte des espèces à l'échelle de l'Union Européenne. La Directive Oiseaux vise la conservation de toutes les espèces d'oiseaux sauvages sur le territoire de l'Union Européenne (article I). La Directive Habitats vise à assurer la conservation de plus de 900 espèces de plantes et d'animaux (non-oiseaux) listées en annexe IV. De plus, dans certains Etats membres (e.g., en France), les listes d'espèces peuvent également inclure d'autres espèces en plus des espèces des Directives (article [1]). Ces Directives interdisent de détruire, prélever, ou altérer les œufs, les nids, les individus, ou l'habitat de ces espèces.

Procédures de dérogation issues des Directives Oiseaux et Habitats

Des dérogations à ces interdictions sont toutefois possibles. Les conditions de ces dérogations sont mentionnées dans l'article 9 de la Directive Oiseaux et l'article 16 de la Directive Habitats. Selon ces deux articles, les Etats membres ne peuvent déroger aux interdictions d'impacts que pour des raisons bien précises : dans l'intérêt de la protection de la biodiversité, pour prévenir des dommages importants, pour une raison impérative d'intérêt public majeur, à des fins de recherche et d'éducation, ou pour permettre la prise ou la détention de quelques individus par les autorités nationales (CE, 2009 ; CEE, 1992). De plus, en cas de demande de dérogation, les Etats membres doivent démontrer "qu'il n'existe pas une autre solution satisfaisante et que la dérogation ne nuit pas au maintien, dans un état de conservation favorable, des populations des espèces concernées dans leur aire de répartition naturelle" (article 16 de la Directive Habitats). Ainsi, les mesures compensatoires ne sont pas une obligation stricte des Directives, mais elles sont devenues un moyen de plus en plus employé pour atteindre l'objectif de maintien du bon état de conservation des espèces (les mesures compensatoires sont recommandées dans le guide d'interprétation de l'article 16 de la Directive Habitats – CE, 2007). Le guide d'interprétation apporte également des précisions sur les exigences de l'évaluation écologique en cas de demande de dérogation (e.g., évaluations multi-échelles de l'état de

conservation, évaluations des impacts espèce par espèce, compensations au niveau de la population).

> Article 1er § i de la directive "Habitats" 92/43/CE :
>
> "L'état de conservation sera considéré comme favorable lorsque :
>
> - les données relatives à la dynamique de la population de l'espèce en question indiquent que cette espèce continue et est susceptible de continuer à long terme à constituer un élément viable des habitats naturels auxquels elle appartient ;
> - et l'aire de répartition naturelle de l'espèce ne diminue ni ne risque de diminuer dans un avenir prévisible ;
> - et il existe et il continuera probablement d'exister un habitat suffisamment étendu pour que ses populations se maintiennent sur le long terme."

Les articles 9 et 16 des Directives Oiseaux et Habitats sont ensuite transposés dans chaque Etat Membre de l'Union Européenne. En France, l'arrêté du 19 février 2007 et la circulaire du 21 janvier 2008 définissent les conditions de dérogation au niveau national dans l'esprit des Directives.

Méthodologie d'analyse

Nous avons étudié les modalités de compensation pour espèces protégées à partir de 85 demandes de dérogation transmises au Ministère de l'Ecologie et au Conseil National de Protection de la Nature (CNPN) en 2009-2010. Ces dossiers représentent toutes les demandes de dérogation de l'année 2010 qui étaient disponibles au Ministère de l'Ecologie (certains dossiers ne pouvaient être empruntés car ils étaient en cours d'évaluation ou pour des raisons de contentieux), et les derniers dossiers de l'année 2009. Ces demandes de dérogation se présentent sous la forme de dossiers contenant au minimum une présentation du projet, une évaluation des impacts, et les mesures pour éviter et compenser les impacts. Les dossiers sont généralement réalisés par des bureaux d'études spécialisés pour le compte des maîtres d'ouvrages. Mon analyse a été menée indépendamment des avis du CNPN ou de tout autre avis consultatif (e.g., Conseil Scientifique Régional pour la Protection de la Nature (CSRPN), Conservatoires Botaniques Nationaux (CBN)), et indépendamment des décisions administratives (voir le schéma d'instruction des demandes de dérogation – **Fig. 7**).

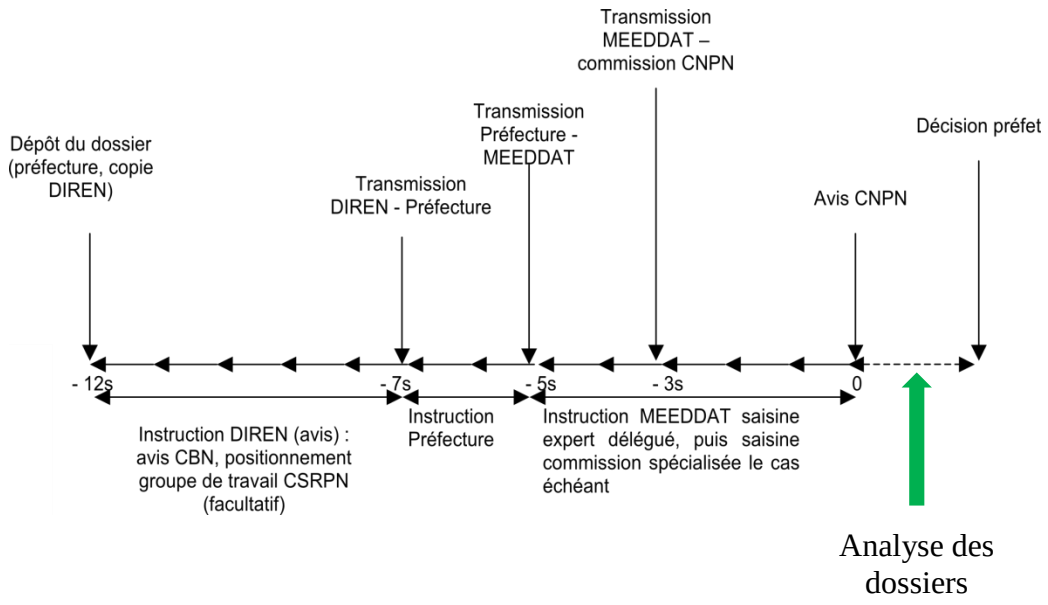


Figure 7. Schéma d'instruction des demandes de dérogation aux interdictions de destruction d'espèces protégées. L'analyse des dossiers a été menée juste avant la décision préfectorale et indépendamment des avis consultatifs et décisions administratives. Source : DIREN PACA, 2008.

Tous les dossiers ont été analysés selon les mêmes critères d'évaluation. Pour cela, j'ai préalablement établi une grille d'analyse que j'ai d'abord confrontée à un petit échantillon d'une quinzaine de dossiers (la grille d'analyse est présentée en **Annexe I**). Les principaux critères employés dans les analyses présentées sont les suivants :

- espèces impactées/compensées (i.e., visées par des mesures compensatoires)
- type d'impact (temporaire/permanent)
- acquisition foncière
- type de protection réglementaire
- durée du suivi écologique
- présence d'un gestionnaire d'espaces naturels

Dans les dossiers étudiés, l'état de conservation est décrit à dire d'expert ce qui rend les quantifications difficiles à l'échelle nationale. Pour cette raison, nous avons utilisé le statut liste rouge au niveau national, évalué selon les critères de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN) (les critères de l'UICN sont présentés en **Annexe 2**). Cet indicateur est évalué selon une méthodologie standardisée et reconnue au niveau international (Butchart et al., 2005; Mace et al., 2008; Rodrigues et al., 2006 ; Hayward, 2011). Le statut liste rouge peut être utilisé pour approcher l'état de

conservation mais il faut toutefois tenir compte de différences. En effet, le statut liste rouge évalue un risque d'extinction, et repose sur davantage d'indicateurs que l'évaluation de l'état de conservation[7] (Bensettiti et al. 2012). Le fait qu'une espèce soit menacée au sens de la liste rouge signifie obligatoirement que l'espèce est dans un état de conservation qui ne peut être favorable dans l'aire considérée. Cependant, le fait qu'une espèce soit non menacée au sens de la liste rouge ne signifie pas pour autant que l'état de conservation est favorable (e.g., un déclin lent mais continu d'une espèce n'entraînera pas nécessairement le passage en statut menacé dans la liste rouge) (Temple & Terry 2007). Dans nos interprétations, nous tenterons de tenir compte de ces différences.

Définition des mesures compensatoires

Dans l'introduction de cette thèse, j'ai présenté une définition générale de la compensation (voir la partie "Principes des mesures compensatoires"). Cependant, dans la pratique, le terme de "mesure compensatoire" peut faire l'objet d'interprétations diverses (Villarroya & Puig, 2010). Afin d'éviter toute interprétation hâtive à la lecture des dossiers (notamment sur les différences entre les étapes de la séquence ERC), nous avons pris le parti de considérer les mesures compensatoires définies par les textes juridiques en vigueur au moment de l'analyse des dossiers (2010-2011). Parallèlement nous avons identifié deux documents de références : le document d'orientation de la Commission Européenne sur la protection stricte des espèces animales d'intérêt communautaire en vertu de la directive "Habitats" 92/43/CEE (CE, 2007) et le rapport de la DIREN PACA intitulé "Les mesures compensatoires pour la biodiversité" (DIREN PACA 2009). Sur la base de ces documents, nous avons considéré comme mesure compensatoire toute mesure foncière, réglementaire, ou de génie écologique définie sur un ou plusieurs sites, en faveur de la biodiversité (DIREN PACA 2009). Le Guide d'interprétation de l'article 16 de la Directive Habitats précise qu'une compensation devrait être efficace "avant ou au plus tard au début de la détérioration ou la destruction d'un site de destruction ou d'une aire de repos" (CE, 2007). Par conséquent, les mesures proposées après la durée d'exploitation (e.g., réaménagement/réhabilitation de site plusieurs années/décennies après le début des impacts) n'ont pas été considérées comme des mesures compensatoires. Les actions de financements divers (suivis, recherches,

[7] L'état de conservation est évalué à partir de l'aire de répartition de l'espèce, la taille de la population, l'état de l'habitat, les perspectives futures (Bensettiti et al., 2012).

divers programmes d'actions), parfois qualifiées de "mesures d'accompagnement" (DIREN PACA, 2009), n'ont pas non plus été considérées.

II.2.2. Résultats sur les équivalences entre pertes et gains

Nous nous sommes intéressés aux équivalences taxonomiques et aux modalités de conception des gains écologiques.

Equivalences taxonomiques

Tout d'abord, le nombre d'espèces protégées compensées est inférieur au nombre d'espèces protégées impactées (site impacté = 9 espèces ; site compensé = 2 espèces) (ci-après "richesse d'espèces impactées" et "richesse d'espèces compensées"). Ceci montre que des choix s'opèrent dans la conception des équivalences entre sites impactés et compensés. Trois facteurs semblent influencer ces choix : le type d'espèce impactée, la richesse d'espèces impactées, et le type d'impact.

L'occurrence d'une compensation pour une espèce est positivement corrélée avec le statut liste rouge. Les espèces menacées (VU, EN) sont nettement priorisées par rapport aux espèces non menacées (LC, NT) (**Fig. 8**). Toutefois, nous pouvons remarquer que toutes les espèces menacées ne sont pas totalement compensées (pourcentage d'espèces compensées inférieur à 100%).

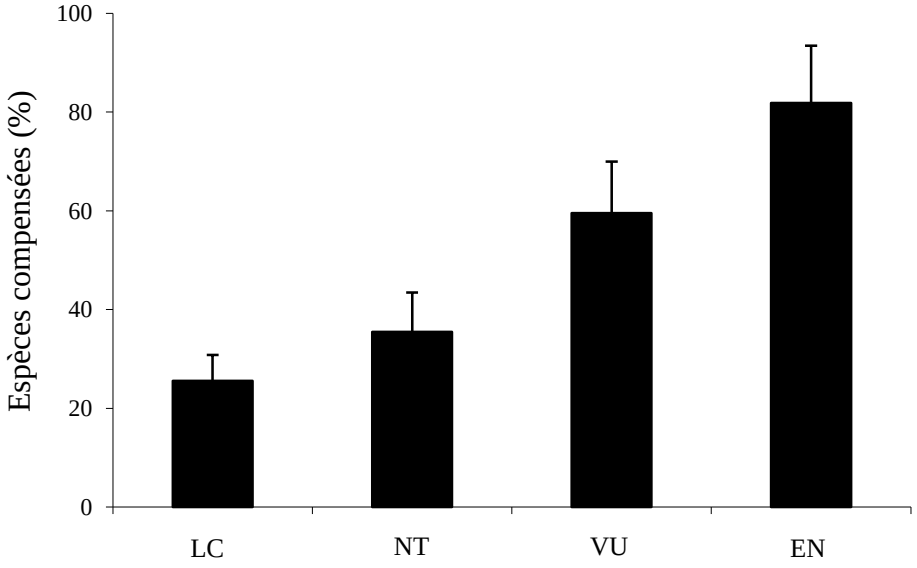


Figure 8. Espèces recherchées dans les compensations. En abscisse sont présentées les catégories de la liste rouge national : LC (préoccupation mineure) ; NT (quasi menacée) ; VU (vulnérable) ; EN (en danger).

L'occurrence d'une compensation pour une espèce est négativement corrélée avec la richesse d'espèces impactée. Plus précisément, nous avons pu montrer un effet de seuil entre la richesse d'espèces impactées et la richesse d'espèces compensées (la relation entre les richesses est positive pour les sites impactant < 8 espèces et nulle pour les sites impactant > 8 espèces). Cela suggère qu'il est plus difficile d'atteindre des compensations complètes lorsque les sites impactés sont riches en espèces protégées que lorsqu'ils hébergent un nombre limité d'espèces (**Fig. 9**). Une hypothèse pour expliquer ce résultat pourrait être que les surfaces de compensation sont insuffisantes pour prendre en compte l'ensemble des espèces impactées. Cependant, pour la catégorie de projets impactant plus de 8 espèces, la surface de compensation ne peut être le seul facteur limitant car nous observons que la surface de compensation augmente significativement avec la surface impactée[1]. Une autre hypothèse pourrait être que les sites de compensation ont des qualités écologiques inférieures aux sites impactés. Lorsque la valeur écologique du site impacté est élevée, l'accès à des sites de valeurs comparables pourrait être rendu difficile pour les maîtres d'ouvrages, mais cette hypothèse nécessiterait d'être vérifiée sur le terrain.

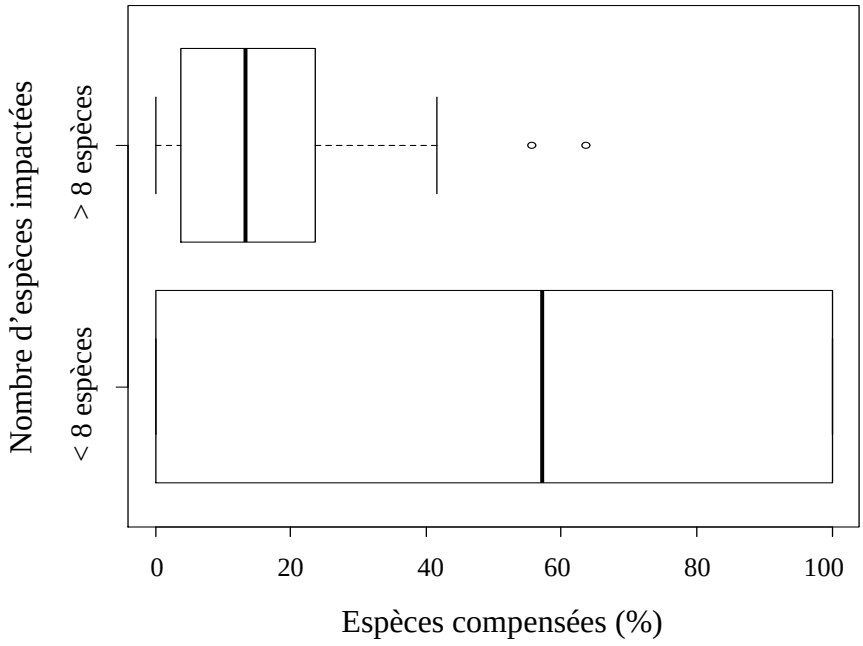


Figure 9. Pourcentage d'espèces compensées en fonction du nombre d'espèces impactées.

[1] GLM, coefficient directeur (ES) = 0.84 (0.20) ; $p < 0.001$.

Enfin, l'occurrence de compensation pour une espèce est également corrélée au type de projet. La proportion d'espèces compensées est environ deux fois plus faible lorsque le projet est temporaire que lorsqu'il est permanent. Dans le cadre des projets temporaires, nous avons pu constater que les mesures fréquemment préconisées concernaient des mesures de réduction d'impacts, pendant ou après la phase d'exploitation (e.g., réhabilitation ou réaménagement du site en fin d'exploitation). Ainsi, une raison possible pourrait être que ces mesures se substituent à des mesures compensatoires qui devraient être mises en œuvre avant ou au moment des impacts (CE, 2007). Une autre possibilité est qu'il serait attendu que la biodiversité puisse spontanément recoloniser l'espace après la phase d'exploitation du site. Dans les deux cas, ces résultats suggèrent qu'il y aurait une faible prise en compte des pertes intermédiaires dans les projets temporaires. De plus, il faut préciser que la recolonisation après impact est incertaine, en particulier pour les projets qui engendrent une transformation d'écosystèmes (67% des projets temporaires sont des carrières alluvionnaires qui souvent restituent des écosystèmes différents après l'exploitation des sites – Dasnias, 2002).

Modalités de conception des gains écologiques

Comme nous l'avons vu dans la partie I.2, trois paramètres sont essentiels dans la conception des gains écologiques : l'amplitude, les délais, et la durabilité des gains.

La majorité des projets présentent au moins une action d'ingénierie écologique sur les sites de compensation (73% de l'ensemble des projets, soit 94 % des projets proposant des compensations). Ces mesures compensatoires correspondent majoritairement à des actions d'amélioration, de réhabilitation/restauration, ou de création d'habitats (89% des actions de préservation sont assorties d'autres actions d'ingénierie écologique). Ces mesures pourraient générer des gains écologiques mais il faut préciser que les quantifications sont très rares, et souvent difficiles à appréhender à partir des données renseignées. En effet, à une échelle des populations d'espèces, seulement 9% des projets apportent une quantification des surfaces d'habitat attendues après des actions d'ingénierie écologiques. De plus, le lien avec les effectifs de populations n'est pas quantifié ce qui ne permet pas d'appréhender les effets sur l'amplitude des gains de populations. A une échelle spécifique, j'ai pu constater que la majorité des mesures compensatoires (52% des projets) portent sur des sites où les espèces impactées sont déjà présentes. Par conséquent, même si ces mesures pourraient éventuellement avoir des

effets positifs sur les populations existantes, elles n'engendrent pas d'augmentation de la richesse d'espèces protégées sur les sites de compensation. Au contraire, une manière de générer des gains écologiques au niveau spécifique serait de chercher à augmenter la richesse d'espèces protégées en restaurant ou recréant des conditions écologiques pour des espèces qui pourraient coloniser les sites de compensation. L'objectif serait de transformer des sites pauvres en espèces (sites dégradés, sites subissant de fortes pressions de gestion) en des sites riches en espèces (voir notre partie I.2.1).

Les délais nécessaires à la maturation des gains ne sont pas pris en compte dans les compensations actuelles sur les espèces protégées. En effet, je n'ai rencontré aucun dossier apportant une estimation de la durée à prévoir entre la mise en œuvre des mesures compensatoires et l'atteinte des gains écologiques. Ainsi, l'attention semble être portée principalement sur le fait de mettre en œuvre des mesures compensatoires à peu près au moment du début des impacts (peu avant ou peu après), plutôt que sur une synchronisation entre les pertes et les gains écologiques. Dans ces conditions, les pertes intermédiaires sont inévitables (voir notre partie I.2.3).

La durabilité des gains apportés par les mesures compensatoires est un autre enjeu majeur de l'équivalence écologique. Je n'ai rencontré aucun dossier apportant une estimation comparée de la durée des pertes et gains dans une perspective de non-perte-nette dans le temps. Cependant, j'ai pu constater que de nombreuses compensations portaient sur des espèces de milieux "pionniers" ou "jeunes" au sens des successions naturelles. Ces espèces sont par exemple les lépidoptères des prairies marécageuses (e.g., Fadet des laîches (*Coenonympha oedippus*), Azuré des paluds (*Phengaris nausithous*)), les orchidées qui poussent sur les pelouses calcaires (e.g., Ophrys bourdon (*Ophrys fuciflora*)), ou encore les amphibiens (e.g., Crapaud calamite (*Bufo calamita*) qui affectionne les milieux humides peu fournis en végétation). Ces espèces dépendent très souvent de la gestion des écosystèmes qui permettra de maintenir les conditions écologiques des premiers stades de successions végétales (Scott et al., 2010). Le maintien de telles espèces peut nécessiter des moyens techniques et financiers considérables, en particulier si les usages traditionnels qui permettaient jadis leur maintien ont changé (e.g., pâturage extensif, prairie de fauche – Pullin et al., 2008), ou si les fonctionnalités écologiques ont disparu. En effet, comment maintenir les pelouses calcaires du site de compensation aussi longtemps que la durée de vie d'une autoroute ? Quels sont les acteurs qui pourront assurer ce type de gestion ? Comment garantir sur le long terme le maintien d'une lande restaurée ? Il est important de prendre en compte la question de la

durabilité des gains écologiques recherchés afin de pouvoir ajuster les choix d'aménagement, et définir des compensations qui apporteront les meilleurs garanties à long terme.

II.2.3. Résultats sur la prise en compte de l'incertitude de gains écologiques

Les mesures compensatoires possèdent toujours une incertitude sur les gains écologiques qui pourront être générés et maintenus dans le temps (partie I.4). Pour cette raison, il est important d'intégrer cette incertitude dans la conception des mesures compensatoires. Cela nécessite de considérer les moyens techniques et humains qui permettront de suivre et corriger les mesures compensatoires, mais également de sécuriser les actions de compensation face à d'éventuelles pressions d'usages.

Les mesures de suivi doivent permettre une évaluation dans le temps de l'efficacité des compensations. Environ 60% des projets présentent des mesures de suivi écologique des mesures compensatoires. Cependant, nous pourrions faire deux remarques sur les mesures de suivi proposées. Tout d'abord, il faut souligner que les modalités de suivi sont rarement définies (quels indicateurs ? quelles fréquences de suivi ?), ainsi que les moyens de suivi (qui assure le suivi écologique ?). Ensuite, la majorité des suivis (56% des projets) montre une durée inférieure ou égale à 10 ans, ce qui est très peu pour suivre l'efficacité des mesures compensatoires (voir notamment notre discussion sur les espèces dépendantes de la gestion dans la partie précédente).

Un autre paramètre important dans la prise en compte de l'incertitude de résultat des mesures compensatoires est la présence d'un gestionnaire d'espaces naturels sur les sites de compensation. La présence d'un gestionnaire spécialisé dans la gestion des espaces naturels (e.g., Conservatoires d'Espaces Naturels, Conseils Généraux, Parcs Naturels Régionaux, associations de protection de la nature) garantit que les actions de compensation sur les habitats d'espèces protégées puissent être portées, suivies, et corrigées au besoin (en cas d'échec). Parmi l'ensemble des projets étudiés, seuls 39% d'entre eux désignent un gestionnaire d'espaces naturels.

Par ailleurs, le statut foncier et le statut de protection réglementaire contribuent à la sécurisation des actions de compensation en protégeant le site de changements d'occupations et/ou de gestion. Parmi l'ensemble des projets, la moitié des projets (49%) ont acquis ou entreprennent des démarches d'acquisition foncière sur les sites de compensation, dans l'optique de rétrocéder ensuite les terrains à un futur gestionnaire d'espaces naturels. La maîtrise foncière offre cependant moins de garantie que la

protection réglementaire qui établit une protection plus officielle, reconnue par un ensemble d'acteurs. Parmi l'ensemble des projets, 16% d'entre eux proposaient la mise en place d'une protection réglementaire (principalement sous forme d'Arrêté de Protection de Biotope (APB) ou d'Espaces Naturels Sensibles (ENS).

Enfin, ces moyens de suivi, de gestion, et de sécurisation agissent de manière complémentaire. Une manière de garantir les résultats attendus des compensations est de panacher ces actions. Au total, seulement 28% des projets combinent à la fois des mesures de suivis écologiques, la désignation d'un gestionnaire porteur des mesures compensatoires, et une sécurisation foncière ou juridique. Dans ce contexte, l'atteinte et le maintien des gains écologiques dans le temps apparaissent très incertains.

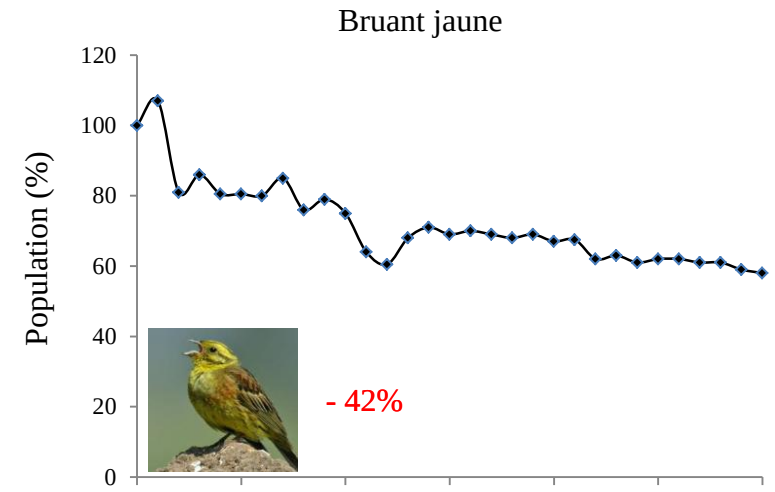
II.2.4. Conséquences attendues sur la biodiversité

Nos résultats révèlent des tendances dans les choix d'espèces visées par les compensations, assorties d'une faible prise en compte des enjeux scientifiques et de l'incertitude dans la compensation. Ces observations suggèrent un effet qui pourrait être globalement négatif sur le statut de conservation des espèces.

Concernant les espèces menacées (VU, EN), nous avons observé qu'elles étaient nettement priorisées dans la compensation (proportion d'espèces compensées : EN = 82%; LC = 26% ; **Fig. 8**). Cependant, l'absence de compensation pour certaines espèces menacées pourrait apporter un risque supplémentaire pour la viabilité des populations.

Concernant les espèces communes (LC, NT), nous avons observé que ces espèces étaient faiblement prises en compte dans les compensations. Cette faible compensation peut à première vue paraître moins préoccupante compte tenu de l'abondance de ces espèces, mais en réalité elle me paraît être un enjeu majeur pour la conservation pour deux raisons. Une première raison est que bon nombre de ces espèces subissent des déclins de populations. Au niveau global, Hoffmann et al. (2010) ont montré qu'une part importante des détériorations des catégories listes rouges au cours du temps concernait désormais les espèces LC/NT (jusqu'à 64% des détériorations chez les oiseaux). A une échelle européenne, lorsque nous considérons les tendances des populations d'oiseaux LC et NT dans leur aire de répartition, nous constatons que 53% des oiseaux LC (n = 86) et 75% des oiseaux NT (n = 8) sont en déclin sur les trente dernières années (période 1980-2009, European Bird Census Council (EBCC) 2011) (e.g., **Fig. 10**). A une échelle nationale, les suivis d'espèces communes montrent des déclins de populations dans différents taxons et différents habitats (e.g., Devictor et al., 2008 ; Deguines et al., 2012).

D’après la littérature, plusieurs causes de déclin semblent agir simultanément sur ces espèces, en particulier l’urbanisation, la fragmentation des paysages, et le changement climatique (Devictor et al., 2008 ; Jiguet et al., 2010 ; Deguines et al., 2012). Les projets d’aménagement ont une contribution importante dans chacune de ces causes de déclins (Davenport & Davenport 2006; Peres 2010), et pourraient ainsi avoir un rôle important dans le déclin des espèces communes. Une deuxième raison est que les espèces communes jouent un rôle important dans le maintien des écosystèmes. Par leur abondance et/ou leur distribution, ces espèces constituent généralement une part importante des assemblages d’espèces (par exemple en Angleterre, 95% du total d’individus nicheurs est représenté par les 25% d’espèces les plus abondantes - Gaston & Fuller, 2007), et contribuent à la structuration et au fonctionnement des écosystèmes (Gaston & Fuller, 2007 ; Gaston, 2011).



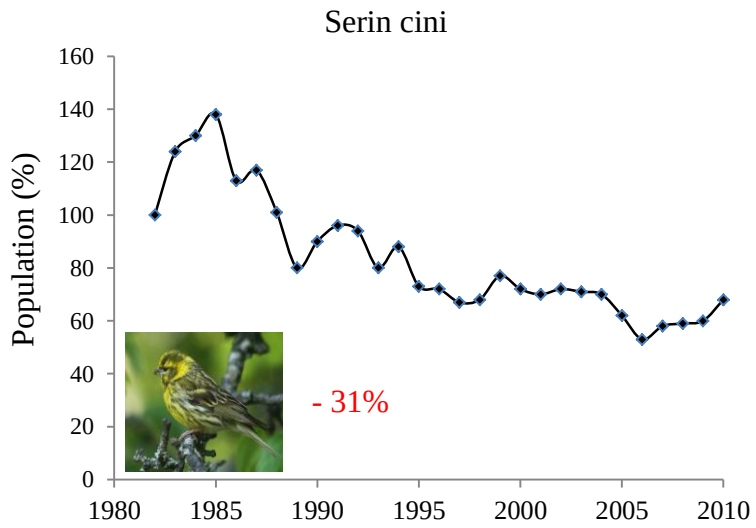


Figure 10. L'abondance des espèces communes peut masquer des déclins importants dans leur aire de répartition. Ci-dessus le Bruant jaune (*Emberiza citrinella*), une espèce affectionnant les paysages ouverts, cultivés ou non, parsemés de haies et de buissons, et le Serin cini (*Serinus serinus*), qui fréquente les jardins, parcs, et vergers. Source: EBCC (http://www.ebcc.info/). Clichés: France Dumas, Philippe Pulce.

II.3. Bilan et besoins d'améliorations

Les modalités de compensation actuelles intègrent peu les enjeux scientifiques de la compensation abordés en première partie de la thèse et révèlent des besoins importants d'amélioration.

Un besoin de prise en compte des espèces communes

Un premier constat est que les compensations sont centrées sur les espèces menacées à court terme (révélé par l'indicateur des listes rouges UICN). Cette approche de la

compensation peut éventuellement soutenir certaines populations d'espèces menacées mais elle rencontre rapidement plusieurs limites en termes de conservation de la biodiversité. Une première limite est qu'une telle approche ne permet pas d'enrayer les déclins de populations des espèces communes pour des raisons spatiales. Ceci est particulièrement le cas dans des contextes fortement anthropisés où les espaces hébergeant des espèces menacées sont relativement cantonnés spatialement (à distinguer par exemple des hotspots insulaires où ces espèces peuvent occuper la majorité des surfaces - Myers et al., 2000). Au niveau national, nous avons pu montrer que la compensation des espèces menacées ne permettaient de couvrir que 1% des surfaces impactées annuellement (article [2]). Dès lors, le risque est de ne jamais affronter le problème du déclin des espèces communes, et de voir s'accumuler les espèces dans les listes rouges. Une deuxième limite est qu'une telle approche est susceptible d'augmenter les coûts économiques de la conservation de la biodiversité, et par conséquent de réduire à terme les capacités d'interventions. Drechsler et al. (2011) ont montré que les coûts économiques pour retrouver un bon état de conservation d'une population d'espèce menacée (impliquant des programmes de conservation, dédommagements financiers, etc.) pouvaient être nettement supérieurs aux coûts qu'aurait suscité le maintien d'une bonne qualité des habitats. Enfin, une troisième limite est que la compensation sur les espèces menacées intègre peu les fonctionnalités écologiques. Dans certains cas, la compensation de ces espèces peut permettre d'englober des fonctionnalités écologiques (e.g., espèces clés ou parapluies, espèces à grande combinaison de traits – Caro, 2010 ; Mouillot et al., 2013), mais cependant les espèces menacées ne peuvent à elles-seules rendre compte de la complexité des interactions, des dynamiques, et des fonctionnements des écosystèmes. Ainsi, un enjeu majeur pour mieux concevoir les mesures compensatoires est de compléter les indicateurs patrimoniaux par des indicateurs centrés sur les espèces communes et les fonctionnalités écologiques.

Un besoin d'indicateurs indirects pour anticiper les pertes et gains

Un deuxième constat est que la conception des compensations repose essentiellement sur des indicateurs directs de biodiversité (ou indicateurs taxonomiques). Les indicateurs directs, même s'ils reposent sur des données récentes (inventaires datant généralement de moins de 3 ans), rencontrent plusieurs limites. Tout d'abord, à l'échelle de l'espèce, la présence ou l'abondance d'une espèce sont parfois difficiles à interpréter car elles peuvent être dues à des phénomènes stochastiques et/ou indépendants de ceux que

l'indicateur est censé renseigner (e.g., mouvements de population, année favorable pour la croissance de la population) (Levrel, 2007). Ensuite, à l'échelle de groupes d'espèces, l'interprétation peut également se heurter au fait que l'indicateur masque parfois des réponses hétérogènes des espèces aux changements environnementaux (Levrel, 2007). Enfin, dans le contexte particulier de la compensation, il est important d'utiliser des indicateurs permettant d'anticiper les changements de biodiversité (et non uniquement mesurer des changements de biodiversité). Pour cela, il serait nécessaire de compléter les mesures actuelles par des indicateurs indirects qui seront directement liés à des pratiques de gestion ou des perturbations. Toutefois, une condition essentielle avant d'utiliser des indicateurs indirects est de tester les liens entre ces indicateurs et la biodiversité qu'ils sont censés expliquer. Dans la partie III de cette thèse, nous présenterons des résultats sur un nouvel indicateur indirect de biodiversité intégrant les espèces communes.

Un besoin d'évaluation des enjeux spatiaux et temporels de la compensation

L'analyse des dossiers de dérogation montre également une très faible prise en compte des enjeux spatiaux et temporels de maintien de la biodiversité.

Au niveau spatial, les inventaires reposent essentiellement sur des évaluations menées au sein des périmètres impactés et compensés, et à leurs abords immédiats. Par contre, l'état et le fonctionnement des populations à une échelle paysagère et territoriale est très rarement décrit. Quels sont les autres habitats disponibles dans le territoire concerné ? Quel est l'impact du projet d'aménagement sur le fonctionnement de la métapopulation ? Comment seront agencées les mesures compensatoires des différents projets d'aménagement dans le paysage ? Ces questions devraient pouvoir être abordées avant de définir des mesures compensatoires car le succès local des mesures compensatoires dépend des interactions qui seront améliorées ou recréées avec les écosystèmes proches.

Au niveau temporel, les compensations actuelles anticipent peu les dynamiques de pertes et gains écologiques (e.g., phénomènes de réversibilité, résilience des écosystèmes). Les trajectoires écologiques de référence, ainsi que les durées d'impacts et de mesures compensatoires, sont rarement évaluées ce qui empêche de faire des prédictions de pertes et gains écologiques. Cependant, mieux prendre en compte les enjeux spatiaux et temporels dans la conception des mesures compensatoires nécessite plusieurs améliorations sur un plan scientifique et pratique. Dans la partie IV, nous tenterons d'apporter quelques perspectives dans ce sens.

III. Vers des indicateurs indirects de la biodiversité : le rôle des micro-habitats d'arbre en milieu forestier

Dans cette partie, j'ai cherché à savoir si les micro-habitats pouvaient apporter une mesure indirecte de biodiversité en milieu forestier. Ci-après, je présente les résultats obtenus sur le rôle indicateur des micro-habitats, puis je tenterai de montrer comment ces résultats pourraient aider à améliorer la conception des mesures compensatoires en milieu forestier.

III.2. Pourquoi s'intéresser aux micro-habitats ?

Les micro-habitats d'arbre correspondent à des habitats de petite taille qui se développent sur les arbres vivants ou morts (Vuidot et al., 2011). Parmi les micro-habitats les plus fréquemment rencontrés dans la littérature, citons le bois mort sur pied, les cavités d'arbres, les décollements d'écorces, les fissurations d'écorces ou de bois, les carpophores de champignons, ou encore le lierre.

Les micro-habitats présentent trois avantages principaux qui m'ont incité à étudier les liens avec la biodiversité. Tout d'abord, les micro-habitats peuvent potentiellement être utilisés pour des fonctions de nourrissage, d'abri, ou de reproduction (voir notamment les articles [4] et [5] pour une description des liens connus avec certaines espèces). Ensuite, les micro-habitats constituent des mesures indirectes qui pourraient être complémentaires aux mesures taxonomiques (voir notre discussion sur les limites des indicateurs directs en partie II.3). Enfin, les micro-habitats sont simples à mesurer, compréhensibles, et utilisables par tous les acteurs, ce qui offre une opportunité d'utilisation par de nombreux acteurs qui peuvent alors dialoguer autour de ces mesures (en atteste le développement récent de protocoles d'inventaires de micro-habitats et l'utilisation par de nombreux acteurs gestionnaires de l'environnement - ONF, 2009 ; ONF, 2010 ; Fauvel, 2012). Cependant, l'analyse de la littérature scientifique montre que les connaissances sur le potentiel indicateur des micro-habitats sont très éparses contrairement à d'autres indicateurs tels que la composition en essences, la quantité de bois mort, ou l'hétérogénéité verticale (McElhinny et al., 2005 ; Lassauce et al., 2011).

De manière plus détaillée, nous pourrions tirer deux constats sur les connaissances scientifiques actuelles du rôle des micro-habitats :

- Les déterminants permettant d'expliquer l'occurrence et la distribution des micro-habitats étaient jusque récemment peu connus.

Au début de ma thèse, peu de travaux scientifiques apportaient des relations quantitatives sur les réponses des micro-habitats aux pratiques de gestion sylvicole (à ma connaissance seuls Winter & Möller (2008) et Michel & Winter (2009)). Plusieurs travaux récents ont toutefois été publiés sur le sujet, citons : Larrieu et al., 2012 ; Vuidot et al., 2011 ; Larrieu & Cabanettes, 2012. Cependant, nous pouvons faire remarquer que la majorité des études portent sur la comparaison entre peuplements gérés ou non gérés (Larrieu & Cabanettes, 2012; Vuidot et al., 2011; Winter & Möller, 2008), ou sur l'occurrence des micro-habitats au sein des peuplements non gérés depuis plusieurs décennies (Larrieu et al., 2012). Ainsi, dans un contexte de prédominance de la gestion forestière en France et en Europe (FAO, 2010 ; Paillet et al., 2010), il serait intéressant de compléter ces résultats par une analyse des réponses des micro-habitats à différentes modalités de gestion forestière. De plus, il faut préciser qu'aucune étude n'a encore été menée en région méditerranéenne, où les conditions écologiques peuvent être différentes des conditions associées aux études précédentes (e.g., espèces d'arbre, types de peuplement, conditions abiotiques méditerranéennes).

- Les liens entre les micro-habitats de peuplements forestiers et la biodiversité taxonomique et fonctionnelle restent mal connus.

Les études scientifiques qui rapportent l'intérêt des micro-habitats pour la biodiversité portent essentiellement sur les espèces menacées. A une échelle des communautés d'espèces, nous pouvons faire remarquer que le rôle des micro-habitats est mal connu. De plus, certains micro-habitats ont fait l'objet de nombreuses études scientifiques (e.g., cavités d'arbres ; Marnell & Presetnik, 2010 ; Aitken & Martin, 2007; Cockle et al., 2011), alors que d'autres demeurent très peu étudiés jusqu'à présent (e.g., champignons, lierre). Des protocoles d'inventaires complets (i.e.., permettant un recensement de l'ensemble des micro-habitats d'un peupplement) ont toutefois été développés ces dernières années (Larrieu & Cabanettes, 2012; Larrieu et al., 2012; Michel & Winter, 2009; Vuidot et al., 2011; Winter & Möller, 2008). Cependant, à notre connaissance,

seuls Winter & Möller (2008) ont testé les liens entre ces inventaires et un groupe taxonomique (coléoptères saproxyliques menacés).

Ainsi, il demeure de nombreuses incertitudes sur les causes de développement des micro-habitats et les liens avec la biodiversité taxonomique et fonctionnelle. Pour ces raisons, je me suis intéressé à deux questions principales (qui ont fait l'objet d'articles) :

- Quels sont les liens entre les types d'arbre, les types de peuplement, et l'occurrence des micro-habitats ? (article [4])
- Quels sont les liens entre la distribution des micro-habitats et la biodiversité taxonomique et fonctionnelle chez les oiseaux et chiroptères ? (article [5])

Dans la partie qui suit, je résume brièvement les protocoles employés, je présente les principaux résultats obtenus, et je tente de soulever les besoins de recherches supplémentaires qui permettraient d'améliorer l'utilisation des micro-habitats comme indicateur de biodiversité.

III.3. Démarche d'évaluation du rôle indicateur des micro-habitats d'arbre

III.3.1. Cadre d'analyse

Mon travail sur le potentiel indicateur des micro-habitats s'inscrit dans une réflexion sur les choix d'indicateurs qui pourraient être utilisés pour la compensation des impacts de l'installation du projet ITER sur la commune de Saint-Paul-lès-Durance (Bouches-du-Rhône, région PACA). En partenariat avec le maître d'ouvrage (agence ITER France), et les acteurs impliqués dans ces réflexions, nous avons pu définir trois sites pour l'étude des micro-habitats: Saint-Paul-lès-Durance, Ribiers et Saint-Vincent-sur-Jabron (**Fig. 11**).

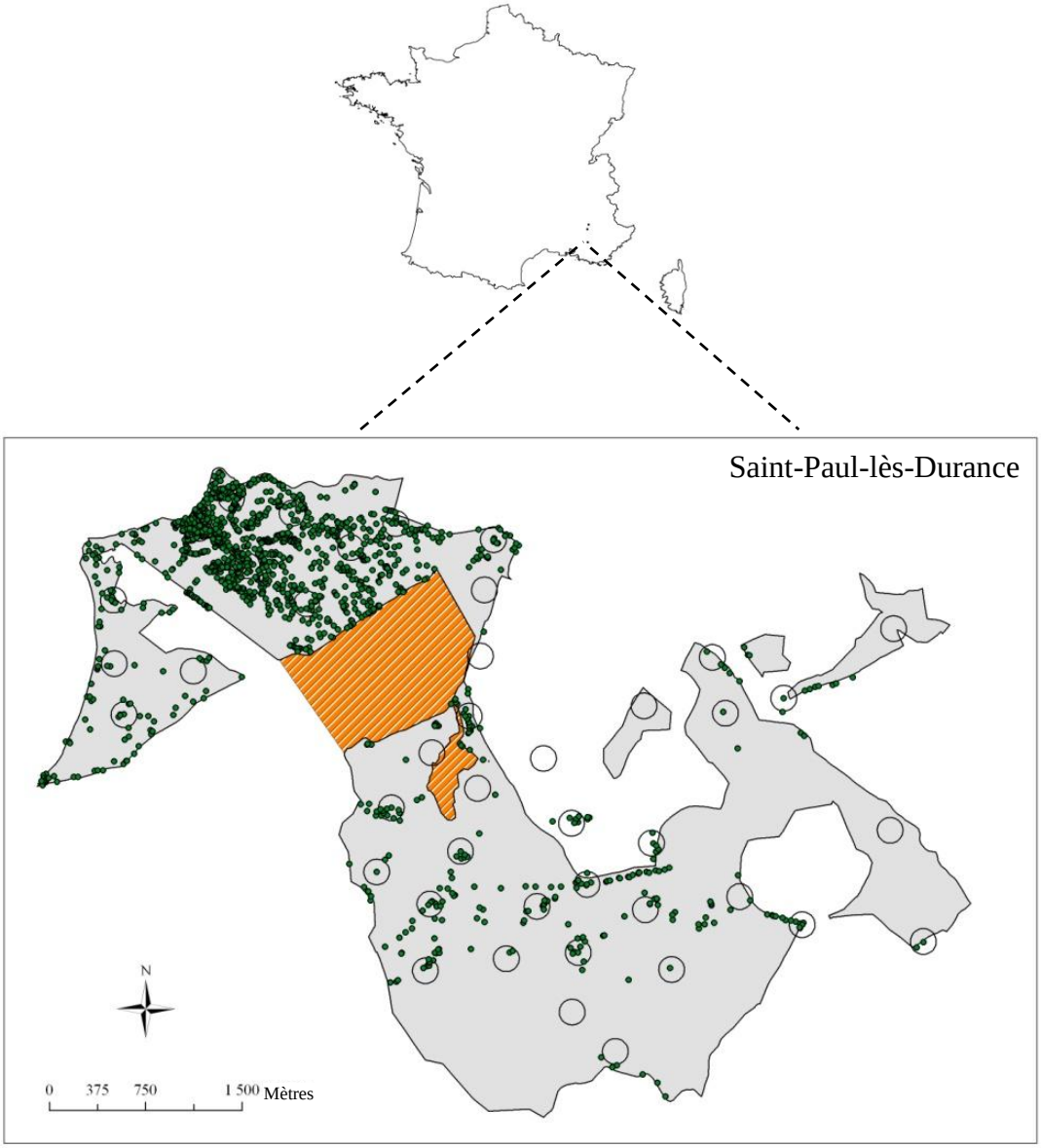


Figure 11. Localisation des 3 sites d'études et description du plan d'échantillonnage sur le site de Saint-Paul-lès-Durance. Les zones forestières prospectées par l'ONF lors de la campagne d'inventaire des micro-habitats sont représentées en gris. Les arbres porteurs de micro-habitats sont représentés par les points verts et les cercles correspondent aux plots. Le site ITER est délimité en orange.

Le protocole d'inventaire de micro-habitats d'arbre a été développé par Emmanuel Cosson (Groupe Chiroptères de Provence) et Olivier Ferreira (Office National des Forêts) (ONF, 2009 ; présenté en Annexe 3). Le protocole a été utilisé par l'ONF en 2009 à l'occasion d'une campagne d'inventaire exhaustif des micro-habitats tout autour du site ITER (**Fig. 11**). Mon travail a ensuite consisté à compléter l'inventaire de certains arbres situés en limite des périmètres inventoriés par l'ONF, et à étendre l'inventaire sur les sites de Ribiers et Saint-Vincent-sur-Jabron (**Fig. 11**). Pour cela, j'ai utilisé le même

protocole que l'ONF sans toutefois considérer le bois mort au sol afin d'éviter la redondance avec mes relevés dendrométriques (décrits ci-dessous). J'ai ainsi utilisé 9 micro-habitats (les types de micro-habitats et les pondérations sont présentés en Annexe 3) : le bois mort sur pied, les loges de pics, les cavités de *Cerambyx*, les autres cavités (le protocole distingue les cavités basses, intermédiaires, et hautes), les décollements d'écorces et fissurations, les champignons, et le lierre. Chaque arbre porteurs de micro-habitats est caractérisé selon l'espèce, le diamètre, la vitalité (Annexe 3). Au total, j'ai obtenu un jeu de données de 1630 arbres porteurs de micro-habitats.

Ensuite, j'ai complété l'inventaire des micro-habitats par des mesures de caractéristiques de peuplement[9] : surface terrière, densité de tiges, volume de bois mort, hauteur de peuplement, irrégularité des diamètres, temps depuis la dernière coupe (i.e., nombre d'années depuis la dernière coupe), nombre d'habitats forestiers, distance au chemin le plus proche. L'objectif de ces mesures était de pouvoir évaluer les liens avec la distribution des micro-habitats, mais également d'évaluer quelles variables (peuplements vs. micro-habitats) expliquent le mieux les variations de biodiversité. Pour cela, nous avons établi un échantillonnage semi-aléatoire afin d'obtenir un gradient de densités d'arbres porteurs de micro-habitats. Au total, l'échantillonnage permet de couvrir 42 plots sur le site de Saint-Paul-lès-Durance, 10 plots sur le site de Ribiers, et 7 plots sur le site de Saint-Vincent-sur-Jabron. Chaque plot fait un rayon de 100 m et comprend 4 placettes au sein desquelles j'ai effectué les relevés de caractéristiques de peuplement (**Fig. 12**).

[9] les protocoles de mesures des caractéristiques de peuplements sont présentés dans les articles [4] et [5] (parties Matériel & Méthodes).

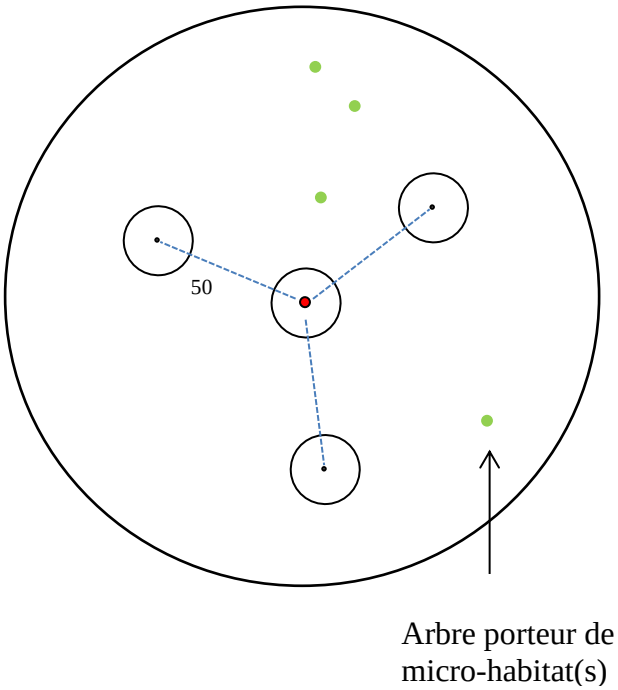


Figure 12. Description d'un plot. Les micro-habitats sont mesurés de manière exhaustive à l'échelle du plot (protocole ONF (2009)). Les inventaires d'oiseaux et de chiroptères sont réalisés au centre du plot et les mesures dendrométriques sont effectuées dans les 4 placettes en étoile (15 m de rayon).

Enfin, j'ai complété les variables de micro-habitat et de peuplement par des inventaires quantitatifs des oiseaux et chiroptères. Ces deux taxons contenant de nombreuses espèces situées en haut des chaînes alimentaires, ils présentent l'avantage de pouvoir fournir des indications sur la qualité globale des habitats forestiers et les réseaux trophiques (Gunn & Hagan III, 2000 ; Ghadiri Khanaposhtani et al., 2012). Au centre de chaque plot, j'ai effectué deux passages d'inventaire des oiseaux en période de reproduction (2 x 15 min ; premier passage entre le 5 et 15 avril ; deuxième passage entre le 31 mai et le 13 juin). Les inventaires étaient menés principalement à l'oreille (du fait de la faible visibilité en milieu forestier). J'ai également effectué deux passages d'enregistrement d'ultrasons à des périodes de pics d'activités (mises bas/allaitements et activités automnales précédant l'hibernation) (2 x 30 min ; 9-22 juin ; 21-29 septembre). Les identifications acoustiques étaient ensuite réalisées en laboratoire.

Les trois massifs forestiers ne présentent pas de différences dans les densités de micro-habitats et les mesures de peuplement (voir Annexe C de l'article [5]). Pour cette raison, j'ai pu regrouper les trois sites dans le même jeu de données, en tenant compte dans les analyses de la structure spatiale des arbres porteurs de micro-habitats ou des plots (voir pour plus de détail les parties Matériel & Méthodes des articles [4] et [5]).

III.3.2. Résultats sur les liens entre les types d'arbre, les types de peuplement, et les micro-habitats

Tout d'abord, nous avons étudié quels pouvaient être les facteurs expliquant la distribution des micro-habitats. Pour cela, nous avons distingué l'échelle de l'arbre et l'échelle des peuplements (en suivant l'approche de Vuidot et al., 2011).

A l'échelle de l'arbre, trois variables expliquent la richesse des micro-habitats : le diamètre, la vitalité, et l'espèce. La richesse des micro-habitats augmente avec le diamètre de l'arbre et est également plus élevée sur les arbres morts que sur les arbres vivants. Ces résultats confirment l'importance du diamètre et de la vitalité dans le développement des micro-habitats (Michel & Winter, 2009; Vuidot et al., 2011 ; Larrieu et al., 2012), y compris en contexte méditerranéen. Nous montrons également que la richesse des micro-habitats est plus élevée chez les feuillus que chez les conifères, en particulier chez le chêne vert. De manière surprenante, le chêne vert est l'espèce qui possède la plus forte richesse des micro-habitats mais également le plus faible diamètre par arbre. Cependant, ce résultat pourrait s'expliquer de deux manières : soit le chêne vert présente effectivement une plus grande capacité que les autres espèces à développer rapidement des micro-habitats, soit il possède une plus faible croissance que les autres espèces et cette relation entre diamètre et richesse des micro-habitats masque une autre relation, celle qui relie l'âge et la richesse des micro-habitats. Une manière de mieux comprendre le potentiel de développement des micro-habitats à l'échelle de l'arbre serait de comparer les richesses de micro-habitats en tenant compte de l'âge des arbres. Malheureusement, les données dendrochronologiques n'étaient pas disponibles pour mener de telles analyses.

A l'échelle des peuplements, la densité d'arbres porteurs de micro-habitats et la densité de chaque type de micro-habitat sont majoritairement influencés par le temps depuis la dernière coupe. Parmi les 9 types de micro-habitats, seuls deux d'entre eux n'étaient pas positivement corrélés avec le temps depuis la dernière coupe : les cavités de pics et le lierre. Nous pouvons émettre deux hypothèses pour expliquer ces corrélations. Tout d'abord, les cavités de pics montrent une corrélation positive avec le bois mort au sol (Annexe E de l'article [4]). Le bois mort au sol constituant une ressource alimentaire pour les pics recensés dans la zone d'étude (e.g., Pic épeichette (*Dendrocopos minor*), Pic épeiche (*Dendrocopos major*) - Roberge et al., 2008), une hypothèse est que la présence de cavités de pics pourrait être influencée par cette ressource alimentaire au sein

des peuplements. Le lierre est positivement corrélé à la hauteur du peuplement. Une hypothèse est que les peuplements hauts, qui sont généralement moins denses[10], pourraient favoriser l'activité photosynthétique du lierre.

Ces résultats montrent que les micro-habitats sont sensibles aux variables de peuplement, qui sont elles-mêmes des variables modulées par les pratiques de gestion sylvicole. Nous montrons que deux variables sont particulièrement importantes pour le développement des micro-habitats : l'espèce d'arbre et le temps depuis la dernière coupe (mesuré à l'échelle de l'arbre par le diamètre et la vitalité). Le temps est un facteur essentiel au développement des micro-habitats : sur un plan abiotique, plus le temps est long plus la probabilité d'exposition des arbres à des aléas climatiques augmente (e.g., chaleurs, gels, tempêtes, favorisant l'apparition de micro-habitats tels que le bois mort, les décollements d'écorces/fissurations, les cavités) ; sur un plan biotique, plus le temps est long plus les arbres sont soumis à une sénescence naturelle, et plus la probabilité d'exposition à des "agressions" biotiques augmente également (e.g., invasions de scolytes, colonisations par les champignons, ou autres agressions favorisant la dégradation du bois).

III.3.3. Résultats sur les liens entre les micro-habitats d'arbre et les oiseaux et chiroptères

Dans un deuxième temps, nous avons étudié les corrélations entre les mesures de micro-habitats et les oiseaux d'une part, et entre les micro-habitats et les chiroptères d'autre part. Pour cela, nous avons utilisé plusieurs variables explicatives : la densité d'arbres porteurs de micro-habitats, la densité de chaque micro-habitat (score de micro-habitat par hectare – les scores sont issus du protocole ONF (2009), Annexe 3), la densité totale des micro-habitats, et la diversité des micro-habitats (indice de Shannon calcul à partir des densités de chaque micro-habitat). Nous avons utilisé plusieurs variables à expliquer concernant les oiseaux et les chiroptères. Nous avons utilisé des variables à l'échelle des espèces (abondance par espèce) et des variables à l'échelle des communautés d'espèces (richesse, diversité taxonomique, et métriques centrées sur des traits fonctionnels : spécialisation à l'habitat forestier, spécialisation aux cavités, indice trophique des communautés pour les oiseaux) (la description de ces métriques est disponible dans la partie Matériel & Méthodes de l'article [5]).

[10] Relation négative de la hauteur du peuplement en fonction de la densité de tiges : GLM : estimate (erreur standard) = - 0.001 (0.0007), p = 0.09.

Les oiseaux

A l'échelle des espèces, nous avons pu considérer les abondances de 22 espèces (présentes sur au moins 10 plots). Parmi ces 22 espèces, 10 d'entre elles sont corrélées avec des variations de densité ou de diversité des micro-habitats, dont 8 sont associées à la diversité des micro-habitats. Il est intéressant de remarquer que ces 8 espèces englobent toutes les espèces cavicoles recensées (Mésange charbonnière (*Parus major*), Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*), Grimpereau des jardins (*Certhia brachydactyla*), Sitelle torchepot (*Sitta europaea*), Mésange huppée (*Lophophanes cristatus*), Pic épeiche (*Dendrocopos major*), Pic vert (*Picus viridis*), pour lesquelles nous aurions pu nous attendre à un effet prédominant de la densité de cavités. Cependant, cette variable n'est pas la plus explicative (Annexe G de l'article [5]) ; les cavités sont certes essentielles pour la reproduction des cavicoles, mais d'après nos résultats ces cavités doivent aussi être situées au sein d'un ensemble de micro-habitats. Ce résultat suggère que les micro-habitats pourraient jouer un rôle de complémentarité fonctionnelle aux cavités utilisées pour la reproduction. Tout d'abord, parmi les différentes cavités inventoriées, il est probable que certaines cavités ne servent pas seulement de sites de reproduction mais également de sites d'abri ou de reposoir (des cavités différentes sont néanmoins utilisées pour remplir ces deux fonctions – Jackson & Jackson, 2004). Par ailleurs, une autre fonction que pourraient jouer les micro-habitats est une fonction de ressource alimentaire indirecte. Par exemple, le bois mort sur pied peut servir de zone ressource via les insectes saproxyliques, et les autres micro-habitats (décollements d'écorce/fissurations, champignons, lierre) sont également le support de nombreux invertébrés (Mitchell, 1973 ; Jackson & Jackson, 2004 ; Johansson et al., 2006).

A l'échelle des communautés, nous obtenons une relation positive entre la diversité des micro-habitats et la richesse ou la diversité spécifique. Ce résultat est à mettre en relation avec la théorie de la niche écologique selon laquelle une plus grande diversité des micro-habitats d'arbre augmente la complexité spatiale des ressources, et favorise la coexistence des espèces (Leibold, 1995; Pereira et al., 2012). Nous obtenons également une relation positive entre la diversité des micro-habitats et la proportion d'espèces cavicoles, la spécialisation moyenne à l'habitat forestier, et l'indice trophique des communautés. Ce dernier résultat montre que plus la diversité des micro-habitats est importante, plus il y a d'espèces d'oiseaux situées en haut des chaînes alimentaires ce qui

tend à confirmer l'importance de la diversité des micro-habitats dans le support des réseaux trophiques forestiers.

Source: Oiseaux.net, Nicole Bouglouan

Figure 13. Quelques espèces sensibles à la diversité des micro-habitats. A gauche : le grimpereau des jardins, la mésange huppée. A droite : la mésange bleue, la sitelle torchepot.

Les chiroptères

A l'échelle des espèces, nous avons pu considérer les abondances de 5 espèces (présentes sur au moins 10 plots). Parmi ces espèces, la Pipistrelle de nathusius (*Pipistrellus nathusii*) est positivement corrélée avec la diversité des micro-habitats, et la Pipistrelle commune (*Pipistrellus pipistrellus*) est positivement corrélée avec 3 variables de micro-habitats[11] : la diversité des micro-habitats, la densité de cavité de *Cerambyx*, et la densité de bois mort sur pied.

A l'échelle des communautés, la richesse spécifique de chiroptères est positivement corrélée avec plusieurs micro-habitats dont les densités de cavités de *Cerambyx* et la diversité des micro-habitats, et la diversité spécifique est positivement corrélée avec les densités de cavités de *Cerambyx*. Comme dans le cas des oiseaux, ce résultat montre un rôle important de la diversité des micro-habitats dans la coexistence des espèces au sein

[11] Ces trois variables n'ont pu être discriminées statistiquement (la méthode basée sur les comparaison des AIC est présentée dans l'article [5])

des peuplements étudiés. Les micro-habitats pourraient jouer un rôle trophique important dans la complexité spatiale des ressources alimentaires, et ainsi favoriser la diversité et l'abondance des proies utilisées par les chiroptères (tous les chiroptères étudiés sont des espèces insectivores). Toutefois, même si nous n'avons pas obtenu de résultats avec la spécialisation moyenne aux cavités d'arbres, l'utilisation de certains micro-habitats (cavités d'arbres, fissurations d'arbres) comme gîte n'est pas à exclure. En particulier, un résultat intéressant est la corrélation entre les cavités de *Cerambyx* et plusieurs métriques concernant les chiroptères (abondance de Pipistrelle commune, richesse spécifique, diversité). Quelques observations récentes en région méditerranéenne ont permis de montrer que ces cavités pouvaient être utilisées comme gîtes par les pipistrelles et la Noctule de leisler (*Noctulus leisleri*) (Pénicaud & Le Reste, 2011 ; comm. pers. Emmanuel Cosson). Cependant, ces cavités ont été très peu prospectées par les chiroptérologues jusqu'à présent, et il serait intéressant d'approfondir les recherches sur les liens entre ces cavités et le rôle potentiel de gîte pour les chiroptères.

Source: Baptiste Regnery

Figure 14. Cavités de *Cerambyx* sur un chêne pubescent

Comparaison du rôle indicateur des micro-habitats avec les autres variables de peuplement

Nous avons ensuite comparé les résultats obtenus des corrélations entre les micro-habitats et la biodiversité avec les résultats des corrélations entre les variables de peuplement et la biodiversité. Nous avons cherché à savoir si les micro-habitats étaient de meilleurs ou de moins bons indicateurs de biodiversité que les variables de peuplement. Dans la majorité des cas, à l'échelle des espèces comme celle des communautés, nous montrons que les variations de biodiversité peuvent être expliquées à la fois par des variations de micro-habitat et de peuplement (ce qui s'explique par le fait que les mesures de micro-habitat ne sont pas indépendantes des caractéristiques de peuplement). Toutefois, nos résultats montrent que les micro-habitats expliquent généralement mieux les variations de biodiversité (70% des résultats significatifs montrent que les micro-habitats sont de meilleurs indicateurs – voir Table 4 et 5 de l'article [5]). D'autre part, parmi l'ensemble des résultats obtenus, nous pouvons

constater que les variables significatives de micro-habitat concernent majoritairement la variable "diversité des micro-habitats", alors que les variables significatives de peuplement sont plus hétérogènes (voir Table 4 et 5 de l'article [5]), ce qui rend les prédictions de biodiversité plus difficiles.

En conclusion, nos résultats montrent que les micro-habitats sont à la fois sensibles à la gestion sylvicole, et permettent également d'évaluer la biodiversité sur un plan taxonomique et fonctionnel. D'après nos résultats, les micro-habitats pourraient être utilisés pour prédire des changements de biodiversité au niveau spécifique comme au niveau des communautés (richesse, diversité, métriques basées sur des traits fonctionnels d'espèces). Toutefois, plusieurs recherches mériteraient d'être approfondies pour améliorer la compréhension du rôle indicateur des micro-habitats.

III.3.4. Besoins futurs pour améliorer le rôle indicateur des micro-habitats

Influence de la gestion

Le temps depuis la dernière coupe est un facteur essentiel pour le développement des micro-habitats, cependant d'autres paramètres peuvent aussi influencer le développement des micro-habitats en forêt gérée. En particulier, il serait intéressant d'étudier la relation entre la composition des peuplements et l'occurrence des micro-habitats. Le mélange d'espèces favorise-t-il le développement de micro-habitats ? Quels assemblages permettraient d'optimiser le développement de la diversité des micro-habitats ? Un autre paramètre qui pourrait être étudié concerne le type de traitement sylvicole. Larrieu et al. (2012) ont montré que certains micro-habitats pouvaient être favorisés par la gestion forestière (e.g., les décollements d'écorces ou les dendrothelmes qui peuvent apparaître suite à des tailles ou des coupes récentes), et il serait intéressant d'examiner quels types de traitements sylvicoles (e.g., taillis, futaie, taillis sous futaie) pourraient favoriser les micro-habitats. Par exemple, est-ce que le traitement en futaie produit plus ou moins de micro-habitats que le traitement en taillis ? Quels sont les micro-habitats favorisés ou défavorisés par les types de traitements ?

Influence du paysage

Le rôle indicateur des micro-habitats à l'échelle de peuplement devrait également être étudié en tenant compte du contexte paysager. En effet, la structure du paysage est susceptible de modifier les liens entre les micro-habitats et la biodiversité, en jouant le rôle de filtre environnemental à une échelle supérieure à l'écosystème (Zobel, 1997 ; Lorie et al., 2004). Quelle est l'importance de la diversité des micro-habitats en fonction du contexte paysager ? A quelle échelle spatiale la diversité des habitats est-elle la plus importante pour favoriser la coexistence des espèces (micro-habitats, habitats forestiers, massifs forestiers à l'échelle du paysage) ? Une étude à plus large échelle serait nécessaire pour évaluer la contribution du paysage dans les liens entre les micro-habitats et la biodiversité. Pour cela, l'échantillonnage devrait permettre une distribution des plots dans des paysages contrastés (e.g., paysages possédant différentes surfaces forestières ou différents types de forêt).

Rôles fonctionnels des micro-habitats

La connaissance des fonctions écologiques remplies par les micro-habitats, et leur complémentarité à l'échelle des peuplements, est encore fragmentaire. Chez les oiseaux et chiroptères, une fonction bien étudiée dans la littérature est celle de site de reproduction assurée par les cavités d'arbres (Gibbons & Lindenmayer, 2002; Jones et al., 2009 ; Marnell & Presetnik, 2010 ; Cockle et al., 2011), ainsi que les décollements d'écorces/fissurations pour les chiroptères (Pénicaud 2000; Russo et al., 2004; Vonhof & Gwilliam, 2007). Cependant, une autre fonction moins étudiée jusqu'à présent est la fonction trophique assurée par les micro-habitats. D'après nos résultats sur les deux groupes taxonomiques étudiés, nous supposons que les micro-habitats pourraient jouer un rôle important dans les réseaux trophiques forestiers. En particulier, nous supposons que l'augmentation de la diversité des micro-habitats (qui englobe le nombre et la distribution relative des micro-habitats au sein des peuplements) pourrait avoir un effet positif sur l'abondance et la diversité des proies des oiseaux et chiroptères. Néanmoins, cette hypothèse nécessite d'être testée expérimentalement. Pour cela, il serait utile de compléter notre approche par des inventaires qualitatifs et quantitatifs sur les invertébrés (principalement insectes et arthropodes), en condition contrastée de micro-habitats. Enfin, d'autres fonctions peuvent être assurées par les micro-habitats, en particulier des fonctions d'abri ou de site d'hibernation. Ces fonctions participent à l'intérêt écologique

global des micro-habitats et il serait intéressant de compléter nos inventaires essentiellement printaniers, par des inventaires à d'autres périodes de l'année, notamment en hiver.

La mesure des micro-habitats

Par ailleurs, il serait intéressant de chercher à améliorer la reproductibilité des mesures de micro-habitats pour limiter les risques d'erreur d'identification.

Une première manière d'améliorer la reproductibilité des mesures serait d'utiliser des seuils de mesures. Ces seuils peuvent améliorer la détectabilité (seuils minimum pour détecter la présence de micro-habitats) et la quantification des micro-habitats (seuils basés sur l'abondance des micro-habitats). Les seuils de mesures sont particulièrement importants pour certains micro-habitats qui reposent sur des mesures continues tels que le bois mort sur pied, les décollements d'écorces/fissurations, ou encore le lierre ; à partir de quand considère-t-on la présence de ces micro-habitats et comment quantifier leur abondance ? Le protocole que nous avons utilisé repose parfois sur des critères d'identification subjectifs (utilisant par exemple les termes de "faibles", "moyens", ou "importants" – Annexe 3). Cependant, après avoir utilisé le protocole, et après discussions avec les auteurs/utilisateurs du protocole, j'ai pu constater que plusieurs seuils de mesures étaient en fait implicitement utilisés. Pour cette raison, nous avons complété le protocole initial par plusieurs seuils de mesures présentés dans l'Annexe A de l'article [4] et dans la partie Matériel & Méthodes de l'article [5]. Toutefois, il serait également nécessaire de mieux quantifier l'abondance des cavités de *Cerambyx* et l'abondance du Lierre. Concernant les cavités de *Cerambyx*, les critères de présence/absence de *Cerambyx* pourraient être complétés par des seuils de quantification basés sur le nombre de cavités comme cela est proposé dans le cas des autres cavités. Cela permettrait de mieux évaluer le rôle possible de ces cavités pour d'autres taxons tels que les chiroptères. Concernant le Lierre, les critères actuels reposent uniquement sur une présence/absence mais il serait également utile de quantifier l'abondance du Lierre qui peut influencer la quantité de ressources disponibles (e.g., ressources alimentaires, surface disponible pour la nidification des oiseaux). Pour cela, des seuils d'abondance de Lierre pourraient être utilisés (e.g., 1 : 1 m de hauteur de Lierre ; 2 : 1-3 m de hauteur de Lierre ; 3 : > 3 m de hauteur de Lierre).

Une deuxième manière d'améliorer la reproductibilité des mesures, qui serait complémentaire à la définition des seuils, serait de tester expérimentalement l'effet

observateur auprès de différents utilisateurs potentiels (chercheurs, gestionnaires d'espaces naturels, naturalistes). Des travaux sont en cours sur un autre protocole plus détaillé utilisant 26 critères d'identifications (comm. pers. Yoan Paillet). Ces travaux apporteront un éclairage utile sur la reproductibilité des mesures de micro-habitats et il serait intéressant d'étendre ce type d'approche à différents protocoles de mesure.

III.4. Perspectives pour la compensation

En dépit des besoins d'améliorations évoqués ci-dessus, nos résultats suggèrent néanmoins que les micro-habitats pourraient considérablement améliorer les compensations actuelles en milieu forestier. En effet, même si les recherches doivent être approfondies pour mieux appréhender le rôle indicateur des micro-habitats, nos résultats montrent que les micro-habitats présentent plusieurs avantages : 1) ils renseignent à la fois sur les causes de leur apparition et sur les conséquences sur la biodiversité, 2) ils révèlent des changements de biodiversité à l'échelle des communautés d'espèces (rôle intégrateur), 3) ils informent sur les fonctionnalités écologiques (rôle fonctionnel), 4) ils apportent des mesures relativement pérennes (ils sont moins soumis que les inventaires taxonomiques à des variations interannuelles de dynamiques des populations ou à des processus stochastiques), 5) enfin, ils sont utilisables par tous (chercheurs, gestionnaires, citoyens).

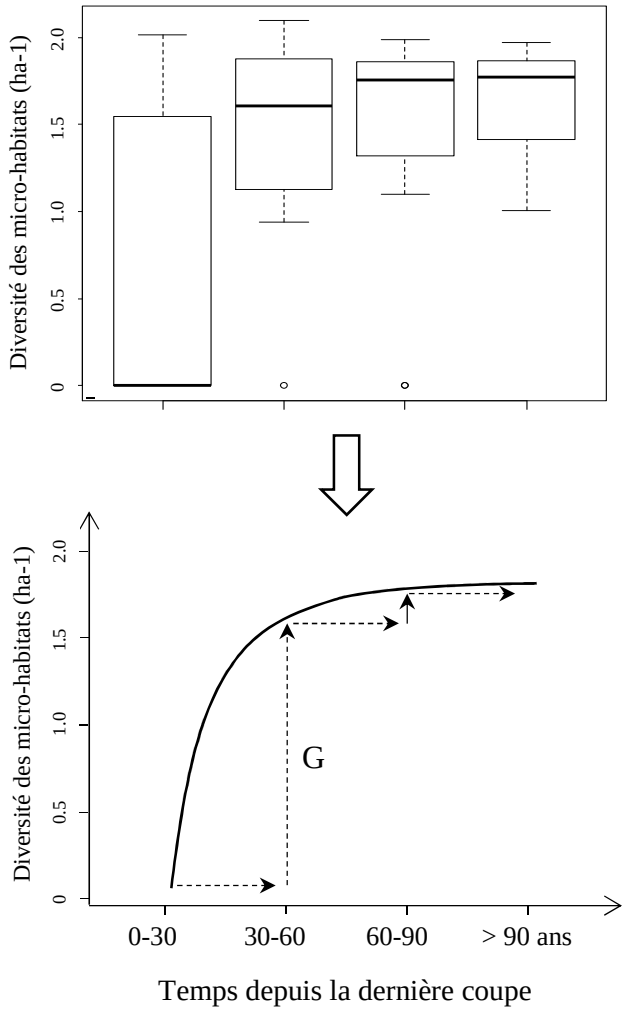
Les micro-habitats n'englobent pas pour autant toute la biodiversité (y compris parmi les oiseaux et chiroptères – voir article [5]), et ne résolvent pas tous les problèmes de mesure. Cependant, nous pensons que les micro-habitats pourraient fournir un complément utile aux pratiques de compensation au niveau national, comme au niveau international. Au niveau national, les compensations d'impacts en milieu forestier reposent généralement sur des reboisements sur d'autres terrains "pour une surface correspondant à la surface défrichée, assortie le cas échéant d'un coefficient multiplicateur compris entre 2 et 5" (article L311-4 du code forestier). Dans une perspective globale de conservation, ces compensations ne sont pas sans soulever des problèmes de cohérences écologiques car les reboisements sur d'autres terrains engendrent aussi la perte d'habitats ouverts (une difficulté rencontrée dans les mesures compensatoires en faveur du Fadet des laîches (*Coenonympha oedippus*) dans le cadre de l'A65 – voir Barré & Thiévent, 2012). De plus, la modulation des ratios de surfaces décrite dans l'article L311-4 du code forestier repose généralement sur la présence de certaines espèces protégées rares et/ou menacées. Dans ce contexte, les micro-habitats

pourraient apporter une amélioration significative dans les pratiques de compensation en fournissant des mesures indirectes de biodiversité, qui peuvent être reliées aux pratiques de gestions et à l'état de la biodiversité. Ces mesures présentent l'avantage d'être plus directement reliées à la biodiversité que la surface forestière en soi, et potentiellement plus intégratrice que le recensement d'espèces menacées. Au niveau international, les micro-habitats pourraient également être utilisés dans les méthodes existantes telles que la méthode habitat-hectare.

Nos résultats sur l'effet du temps depuis la dernière coupe offrent des perspectives pour évaluer des trajectoires de pertes et gains écologiques (encadré ci-dessous). Une prochaine étape pourrait être d'essayer d'incorporer nos résultats sur les gains de micro-habitats dans des méthodes HEA (décrites en première partie de cette thèse), ou d'autres méthodes de prédictions de pertes et gains, et d'en tirer des conclusions sur les limites et perspectives pour la conservation de la biodiversité. Ces méthodes devraient néanmoins être utilisées dans un cadre géographique cohérent car la relation quantitative entre le temps depuis la dernière coupe et la distribution de micro-habitats est susceptible de changer en fonctions des régions ou des pays (e.g., Remm & Lohmus (2011) ont montré que les cavités d'arbres étaient positivement corrélées aux précipitations annuelles à une échelle globale). Ces méthodes nécessiteraient également d'avoir une bonne connaissance préalable des facteurs qui sous-tendent le développement des micro-habitats dans la région considérée, et de la relation quantitative entre ces facteurs et les micro-habitats. Nos résultats devraient donc être complétés par d'autres études qui permettront d'affiner les connaissances sur les liens entre la gestion forestière, les micro-habitats, et différents taxons à différentes échelles spatiales. Des travaux de recherches au niveau national pourraient apporter des résultats complémentaires sur le rôle indicateur des micro-habitats (par exemple dans le cadre du projet "Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité"[12] mené par l'Irstea, l'ONF, RNF, et l'INRA). Par ailleurs, nous pourrions imaginer que des protocoles d'échantillonnage soient investis pour mieux évaluer et suivre l'état des micro-habitats à des échelles régionales (par exemple à l'aide de protocoles proches de ceux de l'Inventaire Forestier National).

[12] Le projet "Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité" (GNB) a pour but d'étudier le lien entre biodiversité, exploitation forestière et naturalité. Le projet repose sur l'échantillonnage de 7 groupes taxonomiques (plantes vasculaires, mousses, champignons, chiroptères, oiseaux, coléoptères carabiques et saproxyliques) et comprend plusieurs massifs au niveau national. Pour plus d'informations : http://gnb.irstea.fr/.

Vers une prise en compte des gains de micro-habitat dans les compensations forestières ?



La diversité des micro-habitats montre une réponse positive mais non-linéaire avec le temps depuis la dernière coupe. Traduit en gains de micro-habitat par unité de surface et de temps, ce résultat montre que les gains sont élevés dans les premières décennies suivant la dernière coupe puis diminuent avant d'atteindre un plateau. Une manière de générer des gains de micro-habitat serait de favoriser le vieillissement de jeunes stades forestiers (e.g., allongement des durées de rotations, protection juridique) qui seraient soumis à des coupes fréquentes en l'absence de compensations.

D'autre part, le calcul de l'équivalence écologique doit également intégrer d'autres paramètres pour évaluer la biodiversité, en particulier les continuités spatiales et temporelles des écosystèmes forestiers. Tout d'abord, les continuités spatiales sont importantes pour maintenir les flux de populations et d'espèces entre patchs forestiers

(Damschen et al., 2006 ; Brudvig et al., 2009). Certaines espèces sont particulièrement sensibles aux continuités spatiales tels que certains insectes saproxylophages à faibles capacités de dispersion (e.g., le Pique-prune dont la dispersion oscille généralement autour de quelques dizaines mètres, 200 m au maximum - Ranius, 2000 ; Vignon, 2006), ou certains chiroptères qui utilisent les continuités boisées pour leur déplacement (Jensen et al., 2005 ; Zeale et al., 2012). Ensuite, les continuités temporelles en considérant l'ancienneté de l'état boisé (c'est-à-dire la continuité de l'état boisé à travers l'histoire). Plusieurs travaux montrent l'importance de l'ancienneté de l'état boisé dans le maintien de certaines espèces forestières, en particulier pour les plantes. Hermy et al. (1999) ont montré que les forêts anciennes hébergeaient des communautés de plantes bien spécifiques, partageant des traits communs : ces plantes sont principalement des géophytes ou hémicryptophytes, ont de faibles capacités de dispersion, produisent peu de diaspores, et sont peu compétitives. Certaines espèces sont incapables de recoloniser rapidement de nouvelles forêts (e.g., le muguet ne progresse que de 100 m par siècle environ) et d'autres espèces tels que des coléoptères, lichens, ou champignons exigent également une continuité temporelle de la forêt (Honnay et al., 1999 ; Dupouey et al., 2002 ; WWF, 2011). L'ancienneté de l'état boisé est un paramètre particulièrement important à intégrer dans l'évaluation des impacts d'aménagement, car cet état semble non compensable en l'état actuel (comment compenser des impacts sur des sols forestiers âgés de 300 ans ? quels outils de protection ?).

IV. Quelques perspectives pour mieux prendre en compte les enjeux spatiaux et temporels de la compensation

Dans cette partie, je tente d'apporter des perspectives pour améliorer la prise en compte des enjeux spatiaux et temporels de la compensation, tant sur un plan scientifique que pratique. Dans la partie IV.3, je soulève également la nécessité d'élargir la compensation à l'ensemble des impacts sur la biodiversité, en particulier aux pratiques de gestion courante de la nature (agriculture, sylviculture).

IV.1. Perspectives d'améliorations scientifiques

IV.1.1. Seuils et risques de changements d'état

L'installation de nouvelles infrastructures engendre des pertes de surfaces d'habitat. A une échelle paysagère, un enjeu important de l'évaluation des impacts est de prédire les réponses de la biodiversité face à la diminution continue des surfaces d'habitat (considérée ci-dessous comme un type de perturbation), et d'évaluer des seuils de surface minimum à conserver pour éviter des changements d'état.

Dans un contexte écologique général, plusieurs travaux théoriques et expérimentaux montrent qu'il existe différents types de réponses de la biodiversité face à des perturbations ; les transitions graduelles (l'état de l'écosystème varie graduellement en réponse au changement de condition environnementale), la transition abrupte (la réponse de l'écosystème devient abrupte et donc moins prévisible mais demeure réversible), et la transition discontinue. Dans ce dernier cas, l'état du système varie peu jusqu'à ce qu'une valeur seuil de la condition environnementale soit atteinte (représenté par le point de bifurcation F_2 de la **Fig. 15**). Au-delà de ce seuil, le système écologique peut subir un changement d'état qui peut être très difficile, voire impossible à rétablir (**Fig. 15**). Plusieurs exemples montrent des changements d'état après perturbation. Au niveau populationnel, des études ont montré des changements démographiques brutaux chez les populations de Daphnies élevées en condition de stress alimentaire (e.g., Drake & Griffen, 2010). Au niveau écosystémique, les lacs oligotrophiques peuvent subir des changements d'état sous l'effet de l'eutrophisation en passant d'un état clair, riche en espèces, à un état turbide, pauvre en espèces (Carpenter et al., 1999). Les écosystèmes peuvent également subir des changements dans la structure et la composition du sol en

nutriments sous l'effet du surpâturage, sans garantie sur un retour possible à l'état initial après perturbation (voir l'exemple de la Réserve ornithologique d'El Planerón en Espagne – Kefi 2012). Les changements d'état peuvent se produire à des échelles plus larges, jusqu'au niveau global (e.g., changements d'état écologique suite aux grands changements climatiques passés - Dakos et al., 2008 ; Barnosky et al., 2012). Les pertes de surfaces d'espace naturel pourraient entraîner des changements d'état qu'il serait utile à appréhender pour définir des seuils de surfaces à ne pas dépasser, mais comment appréhender ces changements ? Quels indicateurs peuvent-être utilisés pour prédire l'approche de changements d'état dus aux pertes de surfaces ?

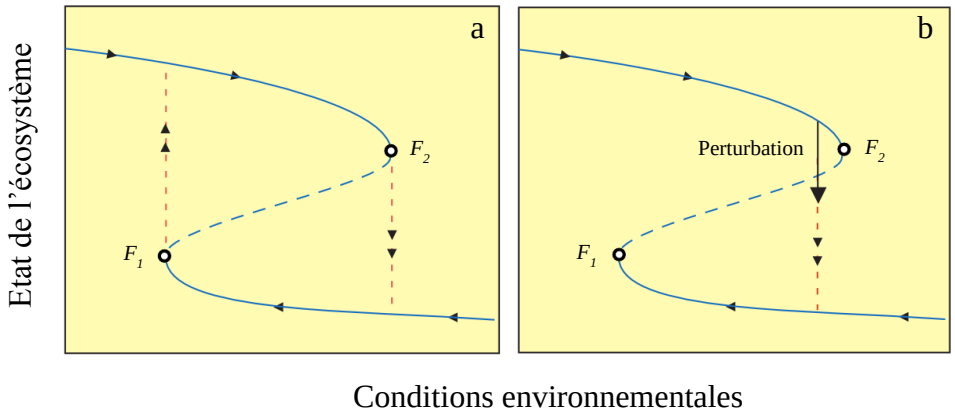


Figure 15. Les risques de changements d'état face aux impacts des projets d'aménagement. Les changements d'état peuvent résulter : a) d'une augmentation progressive des impacts d'aménagement jusqu'à un certain seuil (F_2), au-delà duquel toute augmentation supplémentaire induit un changement d'état vers un autre état alternativement stable ; b) d'une augmentation soudaine d'impacts (e.g., effets cumulés d'aménagement) pouvant entraîner des changements brutaux d'état écologique sans atteindre F_2. Source : modifié de Scheffer et al., 2001.

Quelques travaux expérimentaux se sont récemment intéressés aux comportements des systèmes écologiques avant les changements d'état. Ces travaux ont révélé des phénomènes de retards dans les rétablissements après perturbation ("critical slowing down"), une augmentation de la variance, ou de l'autocorrélation temporelle avant le point critique (e.g., Scheffer et al., 2011 ; Drake & Griffen, 2010). Dai et al. (2012) ont notamment observé que les fluctuations de densité de populations de levures augmentaient en taille et en durée à l'approche du point critique. Ces indicateurs, même s'ils proviennent principalement de manipulations biotiques sur de très petits organismes et en conditions contrôlées, fournissent néanmoins des pistes de réflexions pour l'anticipation des changements d'état à l'échelle des écosystèmes. Les bases de données contenant des données historiques sur la biodiversité (e.g., programmes de sciences

participatives) pourraient apporter une grande contribution pour tenter de détecter certains changements d'état. Il serait intéressant d'étudier la relation entre l'abondance de certaines espèces ou groupes d'espèces en fonction de la diminution progressive de certains habitats dans le paysage. Ce type d'approche pourrait ouvrir des perspectives pour anticiper des basculements dans les probabilités de maintien de certaines espèces ou groupes d'espèces dans des contextes d'aménagement.

IV.1.2. Succès des techniques d'ingénierie écologique

Un autre enjeu important de la compensation est de mieux connaître le succès des techniques d'ingénierie écologique. En effet, ces techniques sont de plus en plus employées pour rechercher des gains écologiques, alors que parallèlement la littérature révèle une grande variabilité dans leur efficacité (voir notamment les reviews sur les actions de créations et restaurations d'habitats : Lockwood & Pimm (1999), Benayas et al. (2009), et Bullock et al. (2011)) (**Fig. 16**). Il devient urgent de mieux anticiper les résultats que peuvent apporter les pratiques d'ingénierie écologique.

Sutherland et al. (2004) font un parallèle intéressant entre les pratiques de médecine et les pratiques de conservation de la biodiversité (qui englobent très largement l'ingénierie écologique). En effet, les auteurs montrent que les pratiques cliniques, qui dépendent de nombreux paramètres à une échelle locale (patient, expérience du médecin, moyens cliniques, etc.), ont pu être considérablement améliorées par le développement d'une médecine "fondée sur les faits", ou "fondée sur les preuves" (*Evidence-Based Medicine*). Ces preuves proviennent aujourd'hui d'études cliniques systématiques qui visent à répondre à des questions de recherche appliquée qui sont nécessaires pour mieux comprendre et utiliser un traitement ou un médicament. Dans le domaine de la conservation de la biodiversité, les pratiques d'ingénierie écologique doivent aussi faire face à de nombreux facteurs de succès ou d'échec tels que le type d'écosystème, l'état de l'écosystème, la période d'intervention, l'objectif écologique, etc. Ces pratiques pourraient aussi bénéficier d'études systématiques sur des questions d'efficacité écologique. Par exemple, quel est l'effet de la remise en place d'un pâturage ovin sur l'entomofaune et les chaînes trophiques animales de pelouses calcaires ? Quelle est la probabilité de succès des actions d'étrépages dans la restauration de communautés végétales typiques de landes acides ? Quel est le délai moyen avant que des actions de fascinage permettent de recréer une ripisylve multifonctionnelle (e.g., habitat pour la faune aquatique, corridor, régulation des crues) ? Un format d'analyse qui serait

approprié pour traiter de telles questions à l'interface entre recherche et besoins d'applications, est la "revue systématique" (*systematic reviews*[13]). Ces revues associent chercheurs et praticiens autour de questions de recherche appliquée, et pourraient apporter des éclairages sur les protocoles d'utilisation des techniques d'ingénierie écologique, les facteurs de succès ou d'échecs de ces techniques, les délais nécessaires à l'atteinte des résultats attendus, et les besoins de recherches. Ces revues pourraient s'appuyer sur l'analyse de la littérature existante, ou directement sur l'analyse de pratiques d'ingénierie écologique (voir notamment les réflexions que nous avions entamées dans le cadre du programme de recherche Ingecotech ; Crouzat 2011). Les réponses étant souvent différentes d'un écosystème à l'autre, il pourrait être utile de cibler les analyses par type d'habitat (Crouzat, 2011).

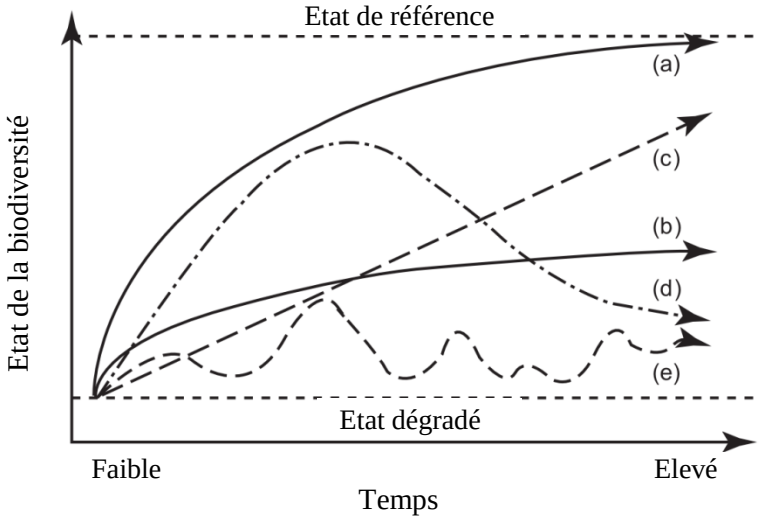


Figure 16. Différents types de trajectoires de restauration écologique en comparaison à l'état de référence. (a, b) réponses asymptotiques ; (c) réponse linéaire ; (d) uni-modale ; (e) stochastique. Les réponses asymptotiques et linéaires peuvent atteindre l'état de référence mais avec des durées variables. Source : modifié de Bullock et al., 2011.

Un paramètre important dans l'évaluation du succès des techniques d'ingénierie écologique est la prise en compte de l'état de référence (Bullock et al., 2011). Certains travaux montrent que les actions d'ingénierie écologique peuvent permettre de créer ou recréer un certain état écologique, sans pour autant atteindre l'état de référence (e.g., Benayas et al., 2009). Cela soulève la nécessité d'utiliser des métriques permettant de quantifier et comparer des états écologiques (e.g., état écologique avant vs. après

[13] La CEE (Collaboration for Environmental Evidence) permet de valoriser des revues systématiques dans le domaine de la gestion environnementale: http://www.environmentalevidence.org/index.html.

restauration). Pour comparer des communautés d'espèces, il est possible d'utiliser les indices de similarités de communautés tels que Sorensen ou Bray-Curtis, même si ces indices renseignent difficilement sur les causes des dissimilarités observées (Jaunatre et al., 2013). Par contre, deux indices ont récemment été développés pour comparer l'intégrité des communautés et identifier les changements d'abondances qui expliquent les dissimilarités observées : l'indice d'intégrité de la structure des communautés et l'indice de plus haute abondance (Jaunatre et al., 2013). Ces indices pourraient être mobilisés pour évaluer les succès et les délais des actions d'ingénierie écologique sur les communautés biotiques. De plus, ils pourraient apporter des éclairages sur les moyens de gestion nécessaires pour atteindre des objectifs de restaurations (e.g., favoriser ou contrôler l'abondance de certaines espèces).

Enfin, certaines caractéristiques écologiques peuvent parfois être recréées sans pour autant que l'ensemble des caractéristiques perdues aient été retrouvées. Par exemple, dans le cadre des zones humides, plusieurs études montrent des résultats positifs sur les indicateurs de richesse spécifique et de biomasse végétale, mais des résultats négatifs (ou encore trop incertains) concernant les fonctions du sol (e.g., Ballantine & Schneider, 2009 ; Hossler et al., 2011). Comprendre quels sont les processus écologiques qui peuvent ou ne peuvent pas être retrouvés par l'ingénierie écologique, et quels sont les éventuels trade-offs dans les objectifs recherchés, est un enjeu important de la conception des compensations.

IV.2. Perspectives d'améliorations dans la pratique

Les besoins d'améliorations de la conception des mesures compensatoires ne doivent pas pour autant empêcher d'agir face aux impacts actuels. Dans cette partie, je tente d'apporter quelques pistes de réflexions sur les moyens de mise en œuvre des enjeux scientifiques de la compensation.

IV.2.1. Vers une compensation proactive

Les réflexions sur les mesures compensatoires débutent souvent tardivement et dans un cadre d'aménagement prédéfini (périmètre du site d'impact, modalités de chantiers déjà décidées ou presque). Cette approche conduit à une compensation que nous pourrions qualifier de réactive dans la mesure où les mesures compensatoires sont définies projet-par-projet, de manière non ou peu anticipée. Ce type d'approche laisse peu de marge de manœuvre pour déployer un raisonnement sur les pertes et gains

écologiques et se heurte rapidement à des difficultés d'acquisitions foncières, en particulier dans les pays comme la France où la pression d'occupation des sols est forte.

Logique proactive

Or, comme nous avons pu le montrer dans la première partie de cette thèse, la conception de la compensation repose nécessairement sur des prédictions et des scénarios qui doivent intégrer les dynamiques de la biodiversité ainsi que celles de facteurs externes (e.g., tendances socio-économiques, changement climatique). La conception des mesures compensatoires doit ainsi permettre d'anticiper les pertes écologiques à l'échelle d'un territoire, et les gains qui permettraient d'atteindre l'objectif de non-perte-nette dans l'espace et dans le temps. Cela nécessite de tendre vers des approches proactives, où la conception et la mise en œuvre des mesures compensatoires seraient menées plus en amont des impacts d'aménagement. Sur un plan écologique, ce type d'approche pourrait potentiellement améliorer les points suivants :

- la spatialisation des pertes

Les espaces consacrés aux impacts d'aménagement pourraient être définis en amont des aménagements afin d'orienter les projets vers les sites où les pertes écologiques seront les plus faibles.

- l'évaluation des impacts cumulés

Les espaces consacrés aux aménagements étant mieux anticipés, l'évaluation des impacts cumulés pourrait être effectuée beaucoup plus en amont des projets (ce qui laisserait le temps nécessaire pour mener les inventaires et développer des estimations d'impacts cumulés).

- la spatialisation des gains

Les espaces de compensation pourraient être définis en amont des aménagements afin d'orienter les actions de compensation sur les sites qui génèreront le plus de gains écologiques (e.g., sites dégradés ou subissant des pressions de gestion, mais possédant encore des capacités de résilience). Les compensations pourraient être spatialisées dans une logique de restauration de continuités écologiques (voir la **Fig. 17** présentant différentes modalités de spatialisation en fonction des espèces considérées).

- la synchronisation entre pertes et gains

Les mesures compensatoires pourraient être effectives en amont de l'installation des projets. Les autorisations d'aménagement pourraient ainsi s'appuyer sur la base de succès avérés de compensations (Bekessy et al., 2010), ou d'une forte probabilité de succès (trajectoire écologique positive par rapport à l'objectif attendu). Cela permettrait également d'éviter les décalages temporels entre pertes et gains (décrits en partie I.2.2).

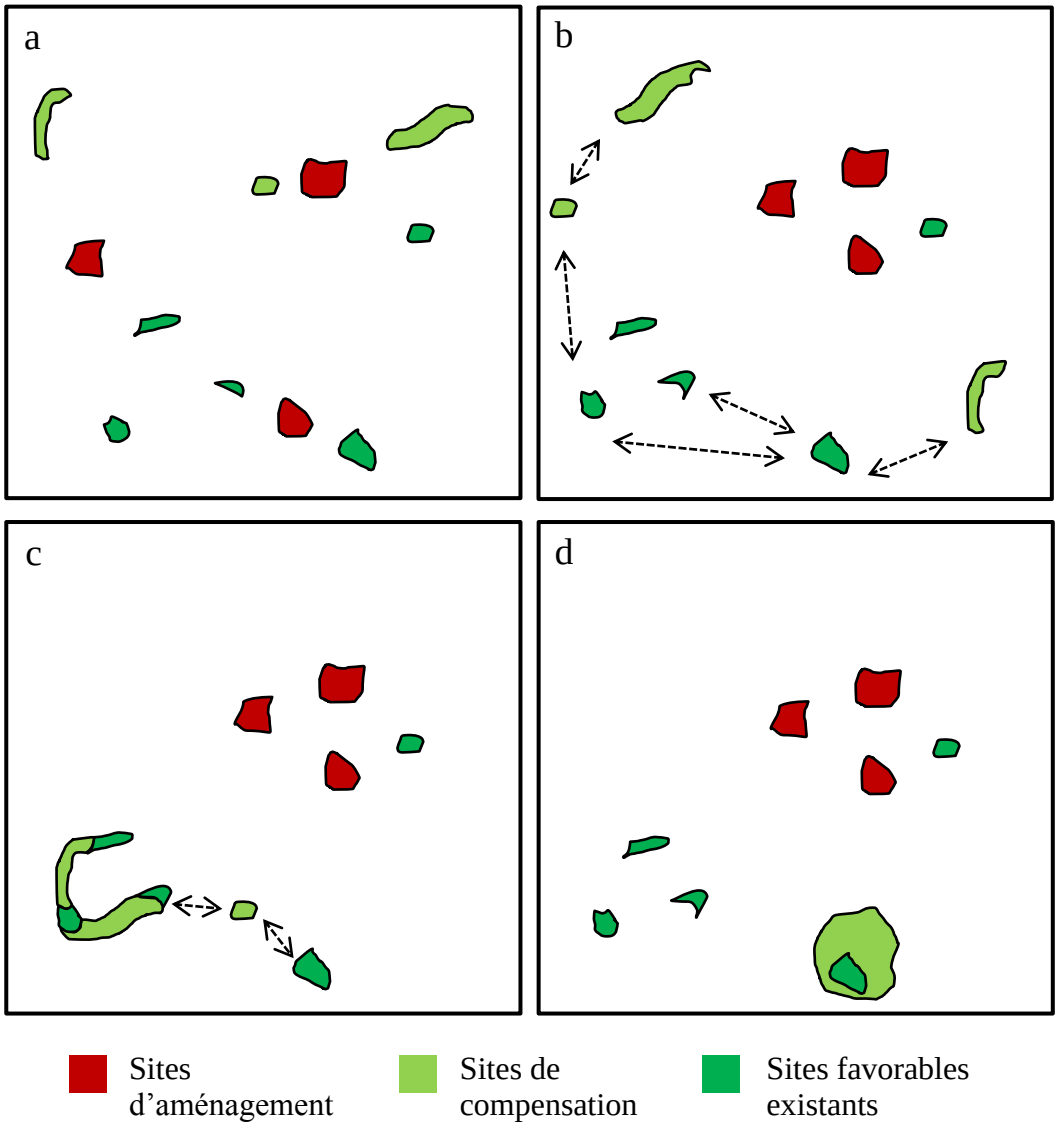


Figure 17. Comparaison de l'approche réactive (a) et proactive (b, c, d) dans la conception des mesures compensatoires. Exemples de spatialisations en fonction de différentes espèces ou groupes d'espèces : (b) espèces mobiles, (c) espèces peu mobiles (d) espèces nécessitant des surfaces d'habitat d'un seul tenant.

- la cohérence des actions de conservation à l'échelle du territoire

L'approche proactive permet d'avoir une vision globale des potentialités écologiques du territoire et des possibilités d'aménagement de l'espace. Cette vision globale est nécessaire pour deux raisons principales. Tout d'abord, elle permet d'intégrer l'objectif "d'additionnalité écologique aux actions publiques" qui stipule que les mesures compensatoires ne doivent pas se substituer à des plans de protections d'espèces, trames vertes et bleues, ou d'autres actions publiques (MEDDE, 2012c, 2013b). L'approche proactive apporterait plus de recul qu'une approche réactive, et permettrait d'intégrer ces actions publiques dans les trajectoires écologiques de références (voir partie I). Ensuite, l'approche proactive permet plus facilement d'harmoniser et prioriser les actions de compensation. Par exemple dans le cadre d'un impact d'aménagement en milieu forestier, il peut sembler justifié de recréer un boisement ailleurs (une mesure couramment employée dans le cadre de l'article L311-4 du code forestier). Cependant, à une échelle supérieure au site, ces compensations peuvent soulever des problèmes de cohérences écologiques car le reboisement induit également une perte d'habitats ouverts qui peut rentrer en conflit avec d'autres objectifs de conservation (un point déjà évoqué dans la partie III.4 concernant les compensations sur les milieux forestiers). De manière plus générale, nous pouvons constater que la "création" d'un habitat engendre toujours la "transformation" d'un habitat existant (**Fig. 18**). Par conséquent, l'utilisation des méthodes de création d'habitat engendre aussi un impact en transformant un écosystème en un autre. Afin d'anticiper ce double-impact (1-impact du projet, 2-impact de la compensation), il est important d'adopter une démarche proactive pour prendre le temps de replacer les compensations dans un contexte global de conservation de la biodiversité ; quels sont les espaces à conserver pour atteindre une non-perte-nette ? Quelles sont les surfaces minimum à maintenir pour assurer la viabilité des écosystèmes à l'échelle du territoire ? Comment organiser l'aménagement en fonction de ces objectifs ?

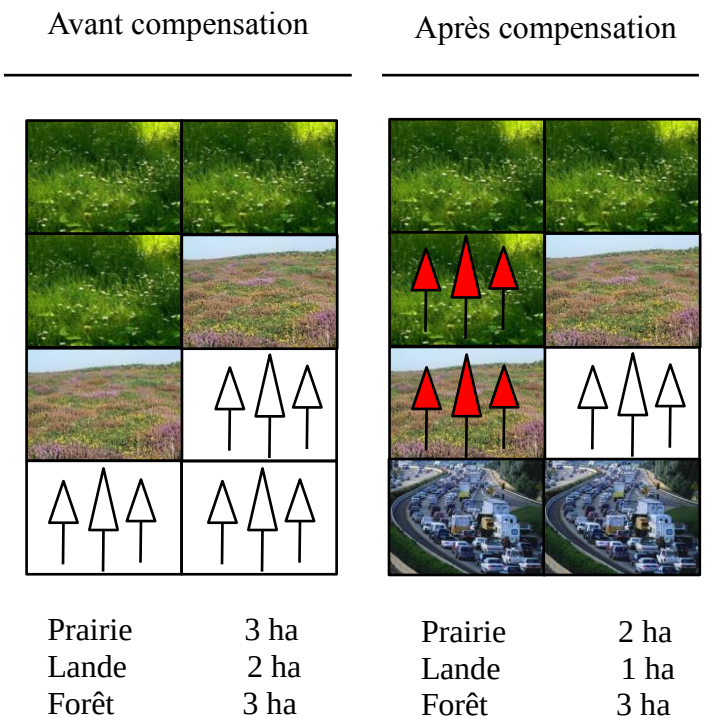


Figure 18. Bilan des surfaces d'habitat avant et après impact-recréation d'habitat. La recréation d'un habitat engendre inévitablement la perte d'un autre habitat. L'exemple ci-dessus montre la perte d'1 ha de prairie et d'1 ha de lande sous l'effet de la recréation d'une surface de forêt égale à la surface impactée (2 ha).

La mise en place d'une démarche proactive de compensation laisse place à un vaste champ d'investigation sur les outils qui peuvent être mobilisés ou développés. En France, il faut noter qu'il serait possible de s'appuyer sur des textes de lois existants telle que la réforme des études d'impact qui impose désormais d'évaluer les impacts cumulés, ou encore les décrets sur les évaluations environnementales des plans, programmes, et documents d'urbanismes (décret n°2012-616 du 2 mai 2012 et décret n°2012-995 du 23 août 2012). Ces décrets, entrés en vigueur au 1er janvier 2013, soumettent les documents d'aménagement du territoire à des évaluations environnementales en amont de l'installation des projets. C'est à ce stade que la conception de la compensation devrait être initiée afin de calculer les pertes et gains écologiques. Au même titre que les trames vertes et bleues, la compensation gagnerait à devenir un objectif anticipé et planifié à différentes échelles, intégré dans l'aménagement du territoire.

Banques de compensation

Cependant, les dispositifs réglementaires ne sont pas suffisants pour promouvoir des compensations proactives. Pour cela, il serait nécessaire de développer des dispositifs de gouvernance qui permettraient de véritablement mettre en œuvre une compensation en

amont des projets, de sécuriser les actions de compensation, et suivre leur efficacité. Par exemple, quelques Etats (Etats-Unis, Australie, Allemagne ; MEDDE, 2012e) ont déjà adopté une démarche proactive de compensation via l'instauration de banques de compensation. D'autres Etats, comme la France ou les Pays-Bas, ont mis en place des projets pilotes de banques de compensation (MEDDE, 2012e). Une banque de compensation est un site naturel sur lequel un opérateur met en œuvre des actions écologiques en anticipation de besoins futurs de compensation. Au niveau écologique, les banques permettent de mettre en place des compensations proactives et pourraient favoriser l'atteinte de l'objectif de non-perte-nette. Cependant, la littérature scientifique sur les banques de compensation aux Etats-Unis dresse un bilan très mitigé jusqu'à présent (e.g., Balzano et al., 2002 ; Minkin & Ladd, 2003 ; Fox & Nino-Murcia, 2005 ; Ambrose et al., 2006 ; Matthews & Endress, 2008 ; Kihslinger, 2008). Une première liste de reproche ne semble pas concerner les banques de compensation en soi, mais plutôt le développement d'un marché autour des banques de compensation (Robertson, 2004 ; Hough & Robertson, 2008). L'introduction d'un marché, s'il n'est pas correctement régulé, risque d'engendrer des conséquences négatives sur la biodiversité et le bien-être humain. Par exemple, une étude réalisée en Floride a montré que l'utilisation des banques de compensation avait engendré un déplacement des zones humides des milieux urbanisés vers les milieux ruraux, où la maîtrise foncière ou d'usage est à moindre coût (Ruhl & Salzman, 2006). Une deuxième liste de reproche concerne l'insuffisante prise en compte de l'incertitude scientifique dans la vente des crédits aux aménageurs (Streever, 1999 ; Kihslinger, 2008 ; Matthews & Endress, 2008). Une troisième liste de reproche est le risque que les autorités pourraient devenir de moins en moins regardantes aux premières étapes d'évitement et de réduction des impacts (du fait d'une simplification des démarches administratives – e.g., Eftec, 2010).

Ainsi, la démarche proactive de compensation présente de nombreux avantages sur le plan écologique, mais les outils et les moyens pour atteindre les objectifs écologiques restent à développer. L'expérience des banques de compensation à l'étranger montrent que seule une gouvernance forte pourrait permettre d'atteindre les objectifs écologiques d'une démarche proactive de compensation.

IV.2.2. Quel statut juridique sur les sites de compensation ?

Le statut juridique des sites de compensation est important pour garantir la pérennité des gains écologiques (en particulier dans le cadre des compensations d'impacts

irréversibles qui devraient permettre de maintenir des gains ad vitam aeternam – voir partie I.2.3).

En Europe, il n'existe actuellement pas de statut juridique spécifique pour les sites de compensation. Au niveau national, notre analyse des dossiers de dérogation a montré que seulement 16% des projets proposaient de mettre en place un statut de protection réglementaire sur les sites de compensation (partie II.2.3). Les statuts de protection proposés étaient principalement des Arrêtés de Protection de Biotope (APB) ou des Espaces Naturels Sensibles (ENS) (1 projet proposait également des mesures compensatoires dans un site Natura 2000 et 1 projet proposait la mise en place d'une Réserve Naturelle Régionale). Nous pourrions faire deux constats sur la base de ces résultats. Le premier constat est que la majorité des compensations ne bénéficient pas de protection juridique ce qui fait peser une certaine incertitude sur la pérennité des gains écologiques. En effet, en l'absence de protection juridique il peut être difficile de contrôler des usages compatibles avec la recherche et le maintien des gains écologiques. De plus, il existe un risque que de nouveaux aménagements puissent être créés sur des sites préalablement consacrés à des compensations, et ce avant même que le site ait rempli la fonction de soutenir des gains dans une logique de non-perte-nette (en France, il y a de plus en plus de demandes pour aménager des sites qui avaient été préalablement définis comme sites de compensation). Le deuxième constat est que ces statuts de protection n'apportent pas véritablement de garantie sur le long terme dans la mesure où leur déclassement reste relativement aisé (excepté le site Natura 2000 mais qui existait déjà avant les actions de compensation). En effet, même dans le cas d'une Réserve Naturelle Régionale, il suffit d'une délibération du Conseil Régional pour déclasser le statut (contrairement au déclassement d'une Réserve Naturelle Nationale qui nécessite une délibération du Conseil d'Etat - article L332-10 du code de l'environnement).

Aux Etats-Unis, la question du statut juridique des banques de compensation a été traitée de manière pragmatique. En effet, les banques de compensation pour les espèces protégées, ainsi que les banques pour les zones humides, bénéficient d'une protection ad vitam aeternam (U.S. DOI, 2003 ; MEDDE, 2012b). Pour les compensations d'espèces protégées, les objectifs de gestion écologique sont définis dans les "conservation easements" qui sont des documents juridiques fixant les objectifs de gestion à long terme (U.S. DOI, 2003). L'avantage d'un tel outil est qu'il apporte une protection maximale du site de compensation et empêche les futurs projets d'aménagement de s'installer sur ces sites. Cependant, nous pourrions faire remarquer deux inconvénients. Tout d'abord, ce

type de protection systématique n'est pas forcément justifié pour des impacts temporaires. Ensuite, un inconvénient majeur est que ce type de protection rend les sites peu adaptables aux changements de conditions écologiques, en particulier au changement climatique. Par exemple, pour les espèces situées en limite d'aire de répartition, ou pour les espèces montagnardes, les mesures compensatoires définies actuellement pourraient ne plus être aussi efficaces dans le futur.

En conclusion, le statut des sites de compensation devraient réunir deux qualités qui peuvent être difficiles à concilier : 1) une protection juridique qui garantit la possibilité de maintenir des gains écologiques dans le temps (protection pérenne), et 2) conserver une souplesse pour éventuellement adapter les compensations aux changements de conditions écologiques, en particulier au changement climatique. Cette double qualité invite à réfléchir au développement de nouveaux statuts juridiques tels que les aires protégées mobiles (Bull et al., 2013b). Des sites protégés mobiles pourraient permettre de sécuriser des compensations tout en s'adaptant aux possibles changements de conditions écologiques (e.g., espèces mobiles, modifications des patchs d'habitats au sein du territoire, changements de fonctionnalités écologiques sous l'effet du réchauffement climatique). Ces outils pourraient s'intégrer dans une gestion adaptative des espaces de compensation permettant d'ajuster la gestion écologique dans l'espace et dans le temps.

IV.3. Etendre les compensations à l'ensemble des impacts sur la biodiversité

Les compensations sont de plus en plus utilisées pour contrebalancer les impacts des projets d'aménagement. Cependant, ces impacts ne doivent pas faire oublier les pertes engendrées par deux pratiques de gestion courante : l'agriculture et la sylviculture. Au niveau national, les surfaces agricoles et forestières représentent environ 80% du territoire, et il faut noter qu'une part importante de la biodiversité liée à ces milieux est désormais menacée (**Fig. 19**). Dans un contexte de préservation globale de la biodiversité, ne faudrait-il pas compenser également les impacts de la gestion productive de ces écosystèmes ?

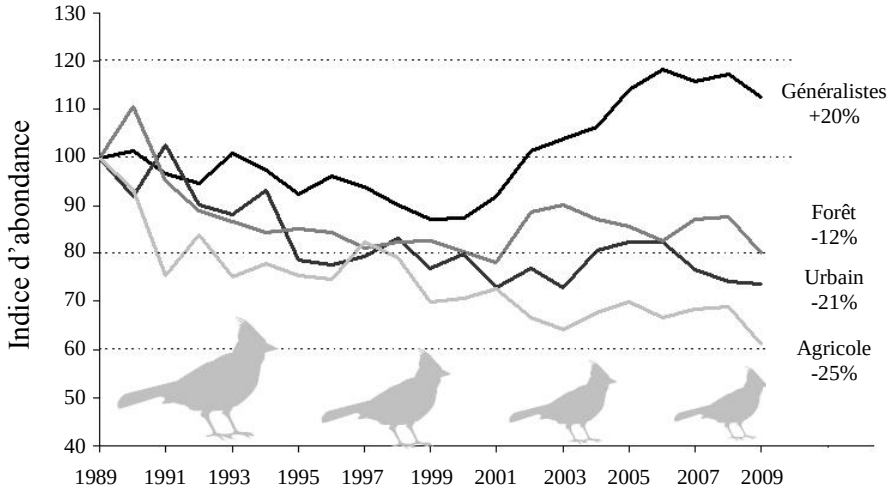


Figure 19. Tendances des populations d'oiseaux nicheurs en fonctions de la spécialisation à l'habitat, au niveau français. Les données sont issues du protocole de Suivi Temporel d'Oiseaux Communs. Source : Jiguet et al., 2012.

L'agriculture est indispensable pour nourrir la population mondiale mais son utilisation n'est pas sans engendrer des impacts importants sur la biodiversité. Les terres agricoles ont entraîné la conversion de vastes surfaces d'espaces naturels pour atteindre aujourd'hui 38% de la surface de la planète (Foley et al., 2011). Les pratiques agricoles peuvent engendrer des impacts majeurs sur la biodiversité, en particulier les pratiques agricoles intensives qui engendrent de nombreux effets directs et indirects (pesticides, labour, drainage, irrigation) (Foley et al., 2011). En France, les impacts de l'agriculture sont une préoccupation importante pour la conservation de la biodiversité notamment en raison de l'utilisation intensive des pesticides, qui place la France au troisième rang européen (Bonnefoy, 2012). Les indicateurs de populations d'oiseaux des milieux agricoles montrent que ces espèces ont perdu 25% de leurs effectifs en 20 ans (**Fig. 19**). Par ailleurs, certaines pratiques sylvicoles peuvent également avoir des effets négatifs importants (e.g., coupes rases, rotations courtes, enrésinements, traitements chimiques) (Paillet et al., 2010). Dans certaines régions du monde, les forêts subissent un déclin considérable à cause de la déforestation. Cependant, dans d'autres pays comme la France, les surfaces forestières sont stables ou en augmentation et la contrainte principale sur la biodiversité est donc due aux pratiques de gestion sylvicole. Les indicateurs de populations d'oiseaux des milieux forestiers montrent que ces espèces ont perdu 12% de leurs effectifs en 20 ans (**Fig. 19**).

Les milieux agricoles et les forêts gérées sont des supports importants pour la biodiversité car ils couvrent la majorité de la surface terrestre au niveau mondial et

hébergent une biodiversité souvent spécifique de ces milieux. Cependant, ces espaces peuvent également être soumis à de fortes pressions c'est pourquoi il serait nécessaire d'étendre la compensation aux impacts de gestion agricole et sylvicole. Cependant, les compensations seraient différentes des pratiques classiques de restauration ou recréation d'habitats ; dans le cadre des espaces cultivés, il pourrait s'agir de relâcher certaines pressions de gestion, favoriser certaines variétés culturales ou certaines essences favorables à la biodiversité (voir notamment nos résultats sur les différences entre espèces d'arbre dans le support des micro-habitats – article [4]), et de manière générale, orienter certaines pratiques de gestion plus respectueuses des processus écologiques. Les compensations pourraient également consister à maintenir une diversité paysagère et des corridors écologiques, comme par exemple en France via les mesures agro-environnementales, ou en Suisse dans le cadre des "compensations écologiques" en milieu agricole (article 76 de la loi fédérale sur l'agriculture).

Enfin, étendre la compensation à l'ensemble des impacts sur la biodiversité nécessite aussi d'intégrer les effets sur le changement climatique, ainsi que les impacts engendrés au-delà des frontières. Par exemple, quels sont les effets de la création d'un supermarché sur l'intensité de la production agricole dans les régions de production en Asie ? Quels sont les effets de la création d'une boutique informatique sur la dégradation des forêts tropicales concernées par l'extraction des métaux rares ? Une manière d'étendre la prise en compte des impacts d'aménagement serait d'adopter, pour tout projet d'aménagement, une démarche d'évaluation basée sur la pensée des analyses de cycle de vie. Les moyens de compenser écologiquement des produits importés restent à inventer.

V. La compensation et ses dimensions éthiques

Durant ma thèse, j'ai tenté d'apporter des connaissances scientifiques et des outils pour améliorer la conception et les pratiques de compensation. Toutefois, j'ai pu constater que des limites persistaient dans notre capacité à pouvoir répondre scientifiquement à l'étendue et au rythme actuel des impacts d'aménagement. Pour cette raison, j'ai souhaité dans cette dernière partie faire partager mes questionnements d'écologue sur l'atteinte de l'objectif de non-perte-nette, et ses dimensions éthiques.

V.1. Les limites de la compensation face à nos besoins d'aménagement

Au-delà de toute amélioration possible, la compensation se heurte à plusieurs limites qui ont des implications importantes vis-à-vis de l'objectif de non-perte-nette.

Incertitudes scientifiques

Une première limite abordée à plusieurs reprises dans la thèse est l'incertitude scientifique (voir la partie I.4 pour la description des principales sources d'incertitude). Cette incertitude concerne toutes les étapes de la conception des mesures compensatoires, et limite notre capacité à anticiper l'ensemble des pertes et gains écologiques dans l'espace et dans le temps.

Limites spatiales

Une deuxième limite est une limite spatiale. Dans un monde aux surfaces finies, toute consommation d'espace pour l'installation de nouvelles infrastructures entraîne une diminution d'espaces naturels[14] restants. La période actuelle est marquée par une augmentation des surfaces artificialisées et une diminution mécanique des surfaces naturelles (au niveau mondial : Barnosky et al., 2012 ; au niveau européen : EEA, 2006 ; et national : MEDDE, 2013c). Les compensations actuelles, en visant à valoriser au mieux les surfaces naturelles restantes, ne permettent pas d'enrayer ces pertes (y compris dans le cas de "recréations d'habitats" qui en fait "transforment un habitat existant" - un problème déjà évoqué dans la partie III.4 et IV.2.1). Dans ce contexte, l'objectif de non-perte-nette repose sur le pari que la surface des habitats naturels pourrait être remplacée par la qualité des habitats restants, pour atteindre une même quantité de biodiversité ; il

[14] Nous considérerons la typologie adoptée par Teruti-Lucas. Les "surfaces naturelles" correspondent aux surfaces agricoles, forestières, et à toute surface verte excepté "les espaces verts urbains, équipements sportifs et de loisirs" (par opposition aux "surfaces artificielles") (MEDDE, 2013b).

s'agirait de "densifier la biodiversité". Or, même si cette idée est en principe valable, elle se heurte à une relation majeure en écologie qui restreint sa pertinence. Cette loi, connue sous le nom de la loi "aire-espèce" (Connor & McCoy, 1979 ; Rosenzweig, 1995 ; Drakare et al., 2006), prédit une relation positive entre la surface d'habitat et le nombre d'espèces (relation de type puissance). Cette relation est vérifiée dans différents biomes, pour différents groupes, à différentes échelles considérées, et repose sur deux hypothèses majeures (Drakare et al., 2006).

Tout d'abord, une hypothèse démographique selon laquelle les grandes surfaces ont une plus grande probabilité de colonisation et de plus larges populations (théorie de MacArthur & Wilson sur la biogéographie des îles - MacArthur & Wilson, 1967 ; voir également Hanski et al., 1996 ; Guthery et al., 2001 ; Fahrig et al., 2003). Dans le contexte de la compensation, le risque associé à des pertes de surface d'habitats est une diminution des effectifs de populations d'espèces. Cette diminution des effectifs s'accompagne généralement d'une perte de diversité génétique qui rend les populations plus vulnérables aux effets de la dépression génétique et aux effets de la stochasticité démographique, augmentant le risque d'extinction locale (Soulé, 1990). L'intensité de l'effet de la perte de surface d'habitat peut varier en fonction du contexte paysager mais la perte de surface reste un problème majeur pour la conservation (voir notamment les travaux sur les effets de la fragmentation montrant que la quantité totale d'habitats est souvent plus importante que leur configuration spatiale – e.g., Fahrig, 2003).

Ensuite, une deuxième hypothèse sur l'hétérogénéité des habitats. Selon cette hypothèse, plus la surface est grande, plus la diversité d'habitats présents sur cette surface augmente et permet la coexistence d'espèces différentes. Dans le contexte de la compensation, les actions de création/restauration d'habitats, et/ou le relâchement de certaines pressions de gestion, pourraient permettre de combler la perte de surfaces par une augmentation de la diversité d'habitats sur les espaces restants. Sur un plan écologique, les espaces qui présentent de fortes potentialités pour restaurer une hétérogénéité d'habitats sont les espaces de production fortement homogénéisés (e.g., espaces de gestion agricole ou forestière intensive), et la compensation risque de rencontrer très rapidement des limites socio-économiques empêchant ou limitant l'accroissement d'une hétérogénéité d'habitats sur ces espaces. Par ailleurs, les incertitudes demeurent sur les conséquences d'une densification des niches écologiques entraînée par la compensation (**Fig. 20**) ; quelles peuvent être les conséquences sur les

relations prédateurs-proies ? Plus généralement quelles peuvent être les conséquences sur les interactions biotiques et le fonctionnement des écosystèmes à long terme ?

Enfin, au-delà des limites au niveau des populations et des communautés, nous pourrions ajouter qu'il existe une autre limite à un niveau spécifique. En effet, certaines espèces sont dépendantes de grandes surfaces d'habitat telles que les grands mammifères, les rapaces, ou certains passereaux (e.g., Rousserolle turdoïde utilisant de grandes roselières) ; par conséquent le maintien de ces espèces à long terme nécessite le maintien de surfaces suffisantes d'habitat. Ainsi, l'idée de densification de biodiversité rencontre rapidement une limite mécanique à savoir que la surface est elle-même une variable de qualité des habitats ; la surface totale est une variable déterminante dans la survie, l'occurrence des espèces, et le maintien à long terme des assemblages d'espèces.

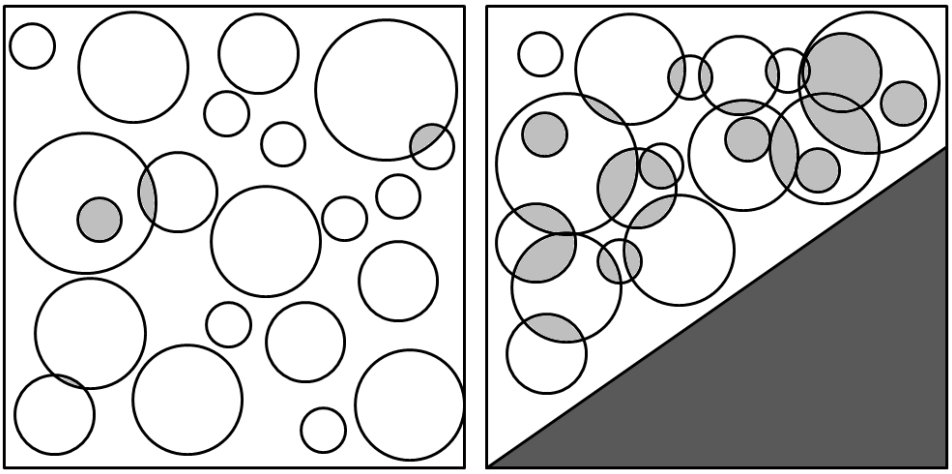


Figure 20. Représentation schématique de la distribution des habitats d'espèce avant et après impact-compensation. Chaque cercle représente une espèce. Les chevauchements d'habitats sont représentés en gris. Note : la représentation des chevauchements complets de niches écologiques évoqués dans le texte nécessiterait une représentation multi-dimensionnelle.

Limites temporelles

Dans le cas où les pertes de surfaces seraient lentes et progressives (e.g., quelques hectares tous les cent ans ?), nous pourrions imaginer que la biodiversité puisse dans une certaine mesure s'adapter à cette réduction d'espace (e.g., réductions évolutivement stables des largeurs de niches, spéciations). Mais les écosystèmes, constitués sur des milliers voire des millions d'années, et souvent issus d'une longue interaction entre l'homme et la biodiversité, fondent désormais sous l'effet des projets d'aménagement. En France, le taux d'artificialisation augmente de manière continue depuis 1993 (taux

d'artificialisation : période 1993-1997 = 50 800 ha/an ; 2006-2011 = 79 400 ha/an), et s'est même accéléré ces dernières années (MEDDE, 2013c). Dans ces conditions, les possibilités d'adaptation de la biodiversité sont extrêmement limitées.

V.2. Vers une normalisation des pratiques de compensation ?

Au-delà des incertitudes et des limites spatiales et temporelles, la conception des mesures compensatoires s'inscrit dans un cadre de pensée qui peut restreindre les possibilités d'atteindre une non-perte-nette. Durant ma thèse, j'ai pu constater l'installation de certaines "tendances" (ou "orientations") dans le développement des connaissances, en particulier concernant le développement de méthodes d'évaluation rapide et l'émergence d'attentes de plus en plus prégnantes de trading-up.

Le temps de la mesure

Une première tendance est le développement de méthodes d'évaluation rapide (voir les méthodes présentées en partie I.2.4). Ces méthodes sont censées permettre de révéler un état écologique mais elles sont aussi soumises à d'autres exigences, qui n'ont rien d'écologique en soi ; elles doivent être simples, rapides, peu coûteuses, et apporter des quantifications comparables entre sites (souvent sous la forme de scores de biodiversité ; Parkes et al., 2003 ; Gibbons & Freudenberger, 2006 ; Fennessy et al., 2007). Il semble que l'efficacité écologique ne soit pas nécessairement l'objectif principal (si l'on considère notamment les méthodes basées sur les ratios présentées en I.2.4), car il faut aussi que ces approches répondent aux attentes de la sphère décisionnelle et économique (voir également Devictor, 2013). Cependant, quelle est la compatibilité entre ces exigences et l'objectif de non-perte-nette ? Devrait-on écarter les méthodes qui seraient pertinentes sur le plan écologique mais ne répondrait pas à ces critères ? Pourquoi ne pas considérer le temps nécessaire pour comprendre et évaluer la complexité de la biodiversité ? Son incertitude ? Sa dynamique ?

Le type de biodiversité

Une deuxième tendance que j'ai pu observer est une priorisation sur la biodiversité exceptionnelle. Cette tendance dépasse le cadre national présenté en partie II (voir notamment les recommandations récente du BBOP, 2012a et Pilgrim et al., 2013 - ainsi que notre réponse dans l'article [2]). Par exemple, une question de plus en plus abordée est celle du "trading-up" qui consiste à définir des échelles d'équivalences dans le sens

d'une priorisation pour les espèces menacées. Ces échelles d'équivalences reposent sur des coefficients multiplicateurs (e.g., un impact sur un site de 10 ha de biodiversité ordinaire peut être compensé par des actions sur 1 ha de biodiversité exceptionnelle et vice-versa ; BBOP, 2012a). Le trading-up est déjà instauré dans l'Etat de Victoria en Australie ainsi qu'en Angleterre, et pourrait se développer dans les prochaines années (BBOP, 2012c ; Overton et al., 2012). Une limite souvent reprochée au trading-up est le manque de métriques et de méthodes pour évaluer les échanges entre pertes et gains de biodiversités différentes (Pilgrim et al., 2013). Mais peut-on seulement évaluer ces échanges sur la base de métriques de transferts (vulnérabilité, rôle fonctionnel, etc.) ? Sur quels critères échange-t-on une biodiversité A par une biodiversité B ? Là encore, l'objectif est-il vraiment d'atteindre une non-perte-nette ? En effet, il faut reconnaître que cette priorisation favorise remarquablement la simplification de la mesure de biodiversité, et offre plus de souplesse pour l'aménagement (en particulier dans les espaces où la biodiversité exceptionnelle couvre désormais des surfaces restreintes – voir notre discussion dans la partie II.4). Sur un plan écologique, il faut noter que le trading-up a aussi pour conséquence d'accélérer la densification de biodiversité évoquée dans la partie précédente.

Ainsi, les indicateurs, les méthodes, et les actions de compensation seraient-ils bien acceptés et utilisés mais à condition qu'ils soient simples, rapides, rentables, équivalents, exportables. Ces critères ressemblent étrangement aux logiques de rapidité et de rentabilité du monde dans lequel nous vivons et nous sommes en droit de nous interroger sur la pertinence d'apporter des solutions qui devraient répondre à ces seuls critères. Il est indéniable que nous avons besoin d'indicateurs pour comprendre la biodiversité, ainsi que de méthodes pour concevoir des compensations intelligentes, mais dans quel cadre inscrivons-nous ces réflexions ? A quelles fins ? Car comment changer les pratiques si la conception des mesures compensatoires est enfermée dans les logiques qui ont conduit aux problèmes que nous rencontrons ? Comment changer les pratiques si ces logiques souscrivent à des normes qui mettent en second plan l'objectif de protection de la biodiversité ?

V.3. Le besoin d'un changement de paradigme

L'objectif de non-perte-nette est un objectif ambitieux sur le plan écologique. Au-delà des métriques et des méthodes, c'est aussi un paradigme de développement dans son ensemble qui est questionné.

Paradigme actuel

Le paradigme actuel consiste à promouvoir un modèle d'aménagement fortement consommateur d'espaces, puis à tenter d'internaliser des mesures compensatoires dans ce modèle. Or, un problème majeur qui pèse sur la biodiversité est bien le rythme actuel de consommation de l'espace et des ressources naturelles. Ce rythme de consommation n'est pas le simple reflet de l'augmentation de la population mondiale, il est aussi le résultat de l'augmentation des consommations individuelles dans la culture occidentale (et qui tend à s'exporter - Global Energy Statistical Yearbook, 2012). Au niveau global, l'empreinte écologique[15] globale de l'humanité a doublé ces 35 dernières années et dépasse de 30% les capacités biologiques de la Terre (elle est également trois fois plus élevée dans les pays à haut revenu que les pays à faible revenu - WWF, 2008). Au niveau national, la surface au sol consacrée à l'habitat urbain a augmenté trois à quatre fois plus que la population entre 1992 et 2010 (MEDDE, 2012a), alors même que plus de deux millions de logements sont considérés "vacants" (INSEE, 2009). Dans l'hypothèse où nous continuerions à promouvoir le rythme d'aménagement actuel, le risque est d'entretenir une compensation nécessairement urgentiste, dépassée par les incertitudes et cloisonnée dans un objectif de densification de la biodiversité qui possède de nombreuses limites scientifiques. Dans ce contexte, non seulement l'objectif de non-perte-nette semble illusoire, mais il faut également s'attendre à un blocage du mécanisme impact-compensation à court terme (voir à titre indicatif les estimations pour la France en Annexe 4).

Vers un autre paradigme pour atteindre l'objectif de non-perte-nette ?

Un autre paradigme est nécessaire si nous voulons atteindre une non-perte-nette. Pour cela, il s'agirait non plus de promouvoir le modèle d'aménagement actuel, et considérer ensuite comment y intégrer la compensation en fonction des circonstances, mais plutôt de s'interroger en amont sur les conditions écologiques d'une non-perte-nette, et s'autoriser

[15] L'empreinte écologique, initialement créée par William Rees (Rees, 1992), est un indicateur qui évalue la surface nécessaire à une population pour répondre à sa consommation de ressources.

à repenser les modalités économiques et sociales qui permettront d'atteindre cet objectif. Dans ce nouveau paradigme, il s'agirait d'ajuster notre consommation de l'espace à l'objectif de non-perte-nette, et non l'inverse. La question ne serait plus seulement "quelle place pour la biodiversité dans notre environnement aménagé ?" mais "quelle place pour nos aménagements dans la nature ?". Pour cela, une attention particulière serait attribuée au maintien de surfaces suffisantes d'espaces naturels favorables au maintien de la biodiversité. Cela nécessiterait de ralentir considérablement le rythme actuel d'artificialisation de l'espace, en particulier le rythme d'imperméabilisation. Cela nécessiterait également d'étudier quels espaces pourraient être redonnés à la nature. A l'image des actions de dé-poldérisations qui visent à rendre des surfaces de zones humides (**Fig. 21**), pourquoi ne pas envisager de désurbaniser certains espaces pour véritablement recréer des surfaces de nature ?

Figure 21. Polder agricole rendu à la mer en 1995 par le percement d'une brèche (visible en arrière-plan). Tollesbury, Angleterre, mars 2008. Source : Goeldner-Gianella, 2013.

Ce changement de paradigme invite à réévaluer nos besoins (ou désirs) d'aménagement et à repenser les valeurs[16] que nous attribuons à la biodiversité : quelle est la nécessité de tel ou tel projet d'aménagement pour la collectivité ? Qu'est-ce qui nous motive vraiment dans la compensation ? Quelles sont les conséquences de nos décisions pour les générations futures qui devront maintenir des gains écologiques qu'elles n'ont pas choisis ? Prendre du temps pour nous interroger sur les valeurs en jeu, les conséquences et la fin de nos actions est une nécessité pour faire face au défi de

[16] Selon John Dewey, les valeurs peuvent être définies comme "ce à quoi nous tenons" (Dewey, 2011).

l'érosion de la biodiversité (Maris, 2010). Il existe aujourd'hui de nombreuses réflexions qui invitent à repenser les valeurs de la biodiversité et notre rapport au vivant (e.g., éthique du Care qui cherche à "prendre soin" - ; éthique écocentrée qui cherche un "bon usage" de la nature – Larrère & Larrère, 1997 ; pragmatisme de Dewey qui éclaire sur "ce à quoi nous tenons" ; la "sobriété heureuse" de Pierre Rabhi (2000)). Tout le monde peut s'adonner à un travail réflexif sur les valeurs et questionner le cadre de pensée dominant. L'expert scientifique est lui aussi impliqué dans le champ des valeurs (Latour, 1991; Pestre, 2006; Pielke, 2007) : pourquoi développer des méthodes rapides ? Ces méthodes sont-elles bien compatibles avec la connaissance que nous avons des écosystèmes ? Telle mesure est-elle réaliste ou est-elle seulement souhaitable ? Les questions sont quotidiennes et le scientifique peut aider à faire bon usage de l'outil compensatoire ; non seulement en apportant des éclairages sur les concepts et les enjeux scientifiques, mais aussi en décrivant les limites qu'il rencontre, et en explicitant ses jugements de valeurs (par exemple, en décrivant les choix et les pondérations qui sous-tendent la construction d'indicateurs ; Game et al., 2012). Ces questionnements, ces doutes, ces jugements méritent d'être investis dans une réflexion globale sur les solutions à apporter aux défis de la crise écologique.

Un nouveau paradigme est nécessaire pour atteindre l'objectif de non-perte-nette. Un paradigme fondé sur une véritable attention aux autres et à la biodiversité (Gilligan, 2008). Dans ce nouveau paradigme, la compensation ne serait pas exclue, au contraire elle serait un outil utile pour augmenter la qualité écologique des surfaces existantes et redonner des espaces à la nature. Néanmoins, la compensation ne serait plus perçue comme LA solution majeure au problème de perte de biodiversité. Elle serait un outil parmi d'autres, avec ses limites et son champ d'application, et LA solution serait dans notre capacité à repenser notre rapport au vivant et à créer une utilisation éthique intelligente et écologique de l'outil compensatoire. Cela nécessite de changer notre regard sur la biodiversité en ne considérant plus seulement ce que nous voudrions qu'elle soit, mais ce qu'elle est réellement. La biodiversité est complexe, stochastique, dynamique, adaptative, évolutive, et la réconciliation homme-nature nécessite une reconnaissance préalable de ces propriétés.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

L'objectif de cette dernière partie est de synthétiser les principaux résultats de ma thèse et de proposer des perspectives d'amélioration pour des recherches futures.

Modalités de compensation en France

Au début de ma thèse, j'ai pu constater qu'un obstacle important pour proposer des améliorations était le manque de retours d'expériences et de visibilité sur les pratiques. Grâce à l'analyse des dossiers de dérogation, j'ai pu identifier des tendances dans les modalités de compensation à l'échelle nationale Un résultat majeur est que nous avons observé une faible prise en compte des espèces communes dans la conception des mesures compensatoires. Dans ce contexte, les compensations s'inscrivent inévitablement dans une approche urgentiste de la conservation où il s'agit de sauver les espèces les plus menacées, et non d'anticiper et prévenir les risques de déclins qui touchent désormais les espèces communes comme les espèces rares. Par ailleurs, j'ai pu soulever la nécessité de compléter les indicateurs directs (principalement des mesures taxonomiques) par des indicateurs indirects, qui porteraient plus directement sur les pressions écologiques qui pèsent sur les écosystèmes. L'avantage des indicateurs indirects est qu'ils apportent des mesures complémentaires sur les conditions écologiques d'habitat et peuvent apporter des références pour la gestion des sites de compensation (e.g., surface à recréer, structure de végétation à restaurer). J'ai également identifié le besoin de mieux prendre en compte les dimensions spatiales et temporelles de la biodiversité dans la conception des mesures compensatoires.

Afin de compléter notre analyse, une prochaine étape intéressante serait d'évaluer la mise en œuvre et l'efficacité des mesures compensatoires pour les espèces protégées. En effet, nous avons pu montrer des tendances dans les modalités de compensation contenues dans les dossiers de dérogation, mais plusieurs questions demeurent sur les étapes qui succèderont à la réalisation des mesures définies dans ces dossiers : quelles ont été les décisions administratives ? Quelles mesures compensatoires ont été mises en œuvre ? Quels sont les succès ou les échecs de ces mesures ? Ce travail pourrait mobiliser les sciences de la gestion, afin d'analyser les jeux d'acteurs et les facteurs de décisions qui ont permis ou contraint la mise en œuvre des mesures compensatoires, ainsi

que les sciences de l'écologie afin d'apporter une compréhension des facteurs de succès et d'échec sur le terrain. Cette double approche pourrait ouvrir des perspectives de réflexion et d'amélioration sur l'efficience globale du processus de compensation pour les espèces protégées.

Enfin, la compensation doit aller au-delà du champ des réglementations d'espèces protégées ou de certaines politiques sectorielles. Face à l'ampleur des impacts actuels, il est nécessaire de déployer des compensations qui permettront d'intégrer l'ensemble de la biodiversité, et non seulement certaines entités. Cela ne signifie pas de quitter une approche sur les espèces protégées mais de replacer cette approche dans un contexte plus général de conservation prenant en compte la biodiversité protégée et non protégée, à différents niveaux d'intégration. Ainsi, il serait intéressant de compléter l'évaluation de l'efficacité des mesures compensatoires sur les espèces protégées (voir ci-dessus) par une évaluation plus intégratrice : parmi la biodiversité impactée, quelle est la part de biodiversité qui a été compensée via les espèces protégées ? Cette question pourrait ouvrir des perspectives sur le rôle indicateur de certaines espèces protégées et la possibilité d'utiliser ces espèces comme des indicateurs de fonctionnalités écologiques dans les futures évaluations des pertes et gains écologiques.

Indicateurs et compensation en milieu forestier

Un des objectifs de la thèse était également de répondre à un besoin d'indicateurs dans le cas d'un projet de compensation sur des milieux forestiers. Dans ce contexte, je me suis intéressé au potentiel indicateur des micro-habitats d'arbre qui présentaient l'avantage d'être simples à mesurer, compréhensibles, et utilisables par tous les acteurs. Cependant, la sensibilité des micro-habitats aux pratiques de gestion et leur capacité à révéler des changements de biodiversité restaient mal connus. Tout d'abord, nos résultats ont permis de montrer que trois facteurs permettaient d'expliquer l'occurrence et la richesse des micro-habitats à l'échelle de l'arbre : le diamètre, la vitalité, et l'espèce. A l'échelle des peuplements, nous avons montré que le temps depuis la dernière coupe expliquait le mieux la densité des différents types de micro-habitat. Ces résultats ont des implications pour la gestion forestière et montrent qu'il est possible de favoriser les micro-habitats en agissant sur les arbres (e.g., en favorisant le chêne vert ou en maintenant des gros arbres) ou sur les peuplements (e.g., allongement des durées de rotations sylvicoles). Ensuite, nous avons montré que les variations d'abondance de plusieurs espèces d'oiseaux (10 espèces sur 22) et de chiroptères (2 espèces sur 5) étaient

corrélées avec les variations d'abondance des micro-habitats, majoritairement avec les variations de diversité des micro-habitats. A l'échelle des communautés, nous avons également pu montrer l'importance de la diversité des micro-habitats, en particulier pour les communautés d'oiseaux. Dans une perspective de conservation, ces résultats soulignent qu'il est important de considérer les micro-habitats dans leur ensemble, et non seulement comme des entités séparées, propres à certaines espèces. Enfin, nous avons tenté de replacer nos résultats sur les micro-habitats dans un contexte de conception des mesures compensatoires, en montrant comment les micro-habitats pourraient être utilisés pour évaluer des pertes et gains écologiques.

Nos résultats ont ainsi permis d'améliorer les connaissances sur le rôle indicateur des micro-habitats d'arbre et d'ouvrir des pistes pour la compensation. Toutefois, il serait intéressant de compléter nos travaux par des études à plus large échelle et sur d'autres taxons (voir les besoins futurs dans la partie III.3.4). Il serait également intéressant de poursuivre les recherches sur les mécanismes qui sous-tendent la relation entre micro-habitats et biodiversité. Par exemple, nos résultats suggèrent que les micro-habitats pourraient jouer un rôle important dans les réseaux trophiques forestiers. Chez les oiseaux, nous avons montré une relation positive entre la diversité des micro-habitats et l'indice trophique des communautés. Chez les chiroptères, nous avons observé une relation positive entre la diversité des micro-habitats et la richesse spécifique[17]. D'après ces résultats, nous pouvons supposer que la diversité des micro-habitats pourrait avoir un effet positif sur l'abondance et la diversité des proies, mais cela nécessite d'être testé expérimentalement. Pour cela, il serait utile de compléter notre approche par des inventaires qualitatifs et quantitatifs sur les invertébrés (principalement insectes et arthropodes), dans des conditions contrastées d'occurrence de micro-habitats.

Les micro-habitats présentent des perspectives pour améliorer la conception et la mise en œuvre des mesures compensatoires. En particulier, la diversité des micro-habitats apparaît comme un indicateur pertinent pour la conception des mesures compensatoires car elle offre l'avantage de fournir une mesure intégratrice, englobant des espèces communes et des fonctionnalités écologiques. De plus, nous avons montré que la diversité des micro-habitats est sensible au temps depuis la dernière coupe (rappelons toutefois que d'autres variables de gestion pourraient également expliquer la diversité des micro-habitats – partie III.4). Dans ce contexte, il pourrait être intéressant d'intégrer nos

[17] Chez les chiroptères, les cris mesurés étaient les cris d'écholocation qui correspondent principalement à des mesures d'activités de chasse.

résultats dans des démarches d'évaluations de pertes et gains écologiques en estimant des trajectoires écologiques à partir des micro-habitats. Dans un territoire donné, quelle serait la durée des compensations pour atteindre les objectifs attendus en termes de diversité des micro-habitats ? Comment prendre en compte les pertes intermédiaires en cas d'impact suite à l'installation d'une infrastructure ? Quelles seraient les surfaces de compensation nécessaires ? Une prochaine étape pourrait être d'estimer des pertes et gains écologiques à partir de nos résultats et de comparer les résultats obtenus avec d'autres indicateurs, afin d'étudier quels indicateurs devraient être conservés pour les futures compensations.

Enjeux spatiaux et temporels de la compensation

Un enjeu important des mesures compensatoires est d'intégrer les enjeux spatiaux et temporels de la biodiversité dans l'évaluation des pertes et gains écologiques. Dans ce contexte, j'ai proposé plusieurs pistes d'amélioration tant sur un plan scientifique (évaluation des seuils et risques de changements d'état, succès des techniques d'ingénierie écologique), que dans la pratique. Un point qui me paraît important pour améliorer les pratiques de compensation est de passer d'une approche réactive, où la conception et la mise en œuvre des mesures compensatoires ont lieu peu avant le début des impacts, à une compensation proactive, où la conception et la mise en œuvre est réalisée très en amont des projets. La démarche de compensation proactive pourrait permettre de mieux anticiper la spatialisation des pertes et gains écologiques, assurer une meilleure cohérence dans les actions de conservation à l'échelle du territoire, et mieux synchroniser les pertes et gains. Au-delà de la possibilité de réduire les pertes intermédiaires, la probabilité de succès des mesures compensatoires pourrait être évaluée en amont des projets et pourrait être pris en compte dans les décisions administratives. Cela permettrait ainsi de conditionner les projets d'aménagement aux réalités de l'efficacité des mesures compensatoires (et non l'inverse comme c'est le cas actuellement).

Toutefois, si une approche proactive présente plusieurs intérêts sur un plan écologique, elle nécessite aussi d'être d'intégrée dans un cadre propice de contrôle et de régulation de la compensation. En effet, il est important de distinguer l'intérêt que présentent les banques sur un plan écologique, et l'efficacité réelle des banques dans la pratique. Plusieurs questions sont importantes pour adapter les banques aux exigences écologiques de la compensation : comment s'articulent les exigences des différentes

étapes de la séquence ERC avec la création de banques de compensation ? Quelles sont les conditions de succès des mesures compensatoires avant la vente de surfaces de compensation ? Quel est le devenir des banques de compensation à l'issue de la durée d'engagement de l'opérateur ? Plusieurs pays européens ont mis en place des projets pilotes de compensation (e.g., France, Pays-Bas). Il est important d'étudier leur efficacité et d'évaluer dans quelle mesure elles permettront d'atteindre les objectifs écologiques d'une non-perte-nette.

Enfin, dans la dernière partie de ma thèse, j'ai pu mettre en évidence qu'il subsistait néanmoins des limites importantes pour atteindre l'objectif de non-perte-nette dans le contexte actuel d'aménagement. Face à ce constat, j'ai tenté de montrer la nécessité d'associer à l'investigation scientifique, une investigation sur le cadre de pensée dans lequel nous souhaitons inscrire l'outil compensatoire.

BIBLIOGRAPHIE

ADEME (Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie), 2012. Contribution de l'ADEME à l'élaboration de visions énergétiques 2030-2050. http://www2.ademe.fr.

Aitken, K.E.H., Martin, K., 2007. The importance of excavators in hole-nesting communities: availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada. Journal of Ornithology 148, S425–S434.

Alkemade, R., van Oorschot, M., Miles, L., Nellemann, C., Bakkenes, M., ten Brink, B., 2009. Globio 3: A framework to investigate options for reducing global terrestrial biodiversity loss. Ecosystems 12, 374-390.

Ambrose, R.F., Callaway, J.C., Lee, S.F., 2006. An Evaluation of compensatory mitigation projects permitted under Clean Water Act Section 401 by the California State Water Quality Control Board, 1991-2002. Los Angeles Regional Water Quality Control Board, California.

Anawar, H.M., Canha, N., Santa-Regina, I., Freitas, M.C., 2013. Adaptation, tolerance, and evolution of plant species in a pyrite mine in response to contamination level and properties of mine tailings: sustainable rehabilitation. Journal of Soils and Sediments 13, 730-741.

Ballantine, K., Schneider, R., 2009. Fifty-five years of soil development in restored freshwater depressional wetlands. Ecological Applications 19, 1467–1480.

Balmford, A., Bond, W., 2005. Trends in the state of nature and their implications for human well-being. Ecology Letters 8, 1218–1234.

Balzano, S., A., Ertman, L., Brancheau, W., Smejkal, A.S., Greene, M. Kaplan, Fanz., D., 2002. Creating Indicators of Wetland Status (Quantity and Quality): Freshwater Wetland Mitigation in New Jersey. NJ Department of Environmental Protection, Division of Science, Research, & Technology.

Barataud, M., 2012. Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe, identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse. Biotope, Mèze (collection Inventaires et biodiversité) ; Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Barbault, R., Chevassus-au-Louis, 2004. Biodiversity and Global Change. Ministère des Affaires Etrangères, ADPF, 237 p.

Barnaud, G., Coïc, B., 2011. Mesures compensatoires et correctives liées à la destruction des zones humides : revue bibliographique et analyse critique des méthodes. Convention ONEMA – MNHN, 104 p.

Barnosky, A.D., Hadly, E.A., Bascompte, J., Berlow, E.L., Brown, J.H., Fortelius, M., Getz, W.M., Harte, J., Hastings, A., Marquet, P.A., Martinez, N.D., Mooers, A., Roopnarine, P., Vermeij, G., Williams, J.W., Gillespie, R., Kitzes, J., Marshall, C., Matzke, N., Mindell, D.P., Revilla, E., Smith, A.B., 2012. Approaching a state shift in Earth's biosphere. Nature 486, 52–58.

Barré, M., Thiévent, P., 2012. Modalités de la compensation des impacts sur la biodiversité en forêt. Revue Forestière Française LXIV 3, 257-262.

Bas, A ., Gaibet, H, 2010. La directive "Responsabilité environnementale" et ses méthodes d'équivalence. CGDD n°19, 1N3 pages.

BBOP (Business and Biodiversity Offsets Programme), 2012a. Biodiversity Offset Design Handbook-Updated. BBOP, Washington, D.C. http://bbop.forest-trends.org.

BBOP, 2012b. Design Handbook Appendices. BBOP, Washington, D.C. http://bbop.forest-trends.org.

BBOP, 2012c. Resource paper : No Net Loss and loss-gain calculations in biodiversity offsets. BBOP, Washington, D.C. http://bbop.forest-trends.org.

Bekessy, S.A., Wintle, B.A., Lindenmayer, D.B., Mccarthy, M.A., Colyvan, M., Burgman, M.A., Possingham, H.P., 2010. The biodiversity bank cannot be a lending bank. Conservation Letters 3, 151–158.

Benayas, J.M.R., Newton, A.C., Diaz, A., Bullock, J.M., 2009. Enhancement of Biodiversity and Ecosystem Services by Ecological Restoration: A Meta-Analysis. Science 325, 1121-1124.

Bensettiti, F., Trouvilliez, J., 2009. Rapport synthétique des résultats de la France sur l'état de conservation des habitats et des espèces conformément à l'article 17 de la directive habitats. Rapport SPN 2009/12, MNHN-DEGB-SPN, Paris, 48 p.

Berthelot, C., Demilly, S., Gaillard, G., Grouard, S, L., P., Saddier, 2011. Rapport d'information déposé par la mission d'information relative aux enjeux et aux outils d'une politique intégrée de conservation et de reconquête de la biodiversité au nom de la commission du développement durable et de l'aménagement du territoire, 172 p.

Bonnefoy, N., 2012. Rapport d'information fait au nom de la mission commune d'information sur les pesticides et leur impact sur la santé et l'environnement. Sénat. Tome1 : Rapport, 348 p.

Brooks, T.M., Pimm, S.L., Collard, N.J., 1997. Deforestation predicts the number of threatened birds in insular southeast Asia. Conservation Biology 11, 382-394.

Brudvig, L.A., Damschen, E.I., Tewksbury, J.J., Haddad, N.M., Levey, D.J., 2009. Landscape connectivity promotes plant biodiversity spillover into non-target habitats. Proceedings of the National Academy of Sciences 106, 1-5.

Bruns, E., 2007. Bewertungs-und Bilanzierungsmethoden in der Eingriffsregelung. Analyse und Systematisierung von Vorgehensweisen des Bundes und der Länder (PhD, Institut für Landschaftsarchitektur und Umweltplanung, TU Berlin, Germany).

Bull, J.W., Kenwyn, S., Ascelin, G., Navinder, S., Milner-Gulland, E.J., 2013a. Biodiversity offsets in theory and practice. Oryx 47, 369-380.

Bull, J.W., Suttle, K.B., Singh, N.J., Milner-Gulland, E.J., 2013b. Conservation when nothing stands still: moving targets and biodiversity offsets. Frontiers in Ecology and the Environment 11, 203-210.

Bullock, J.M., Aronson, J., Newton, A.C., Pywell, R.F., Rey-Benayas, J.M., 2011. Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. Trends in Ecology and Evolution 26, 541–549.

Burylo, M., Regnery, B., Julliard, R., Quenouille, B., 2013. Compenser aussi la perte de services écologiques. Espaces Naturels 41, p.18.

Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotchnick, N., 2011. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. Journal of Applied Ecology 48, 1079-1087.

Callec, A., 2013. Les espaces naturels sensibles, moteur des politiques sociales. Espaces Naturels 42, 44-46.

Cam, E., Nichols, J.D., Sauer, J.R., Hines, J.E., Flather, C.H., 2000. Relative species richness and community completeness: birds and urbanization in the Mid-Atlantic states. Ecological Applications 10, 1196-1210.

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature 486, 59–67.

Caro, T., 2010. Conservation by proxy. Indicator, umbrella, keystone, flagship, and other surrogate species. Island Press, Wahsington, USA.

Carpenter, S.R., Ludwig, D., Brock, W.A., 1999. Management of eutrophication for lakes subject to potentially irreversible change. Ecological Applications 9, 751-771.

CE (Commission Européenne), 2007. Document d'orientation sur la protection stricte des espèces animales d'intérêt communautaire en vertu de la directive «Habitats» 92/43/CEE. http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation.

CE, 2009. Directive 2009/147/EC du Parlement Européen et du Conseil du 30 Novembre 2009 concernant la conservation des oiseaux sauvages (version codifiée). http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation.

CE, 2013. Natura 2000 network. http://ec.europa.eu/environment/nature/natura2000.

CEE (Commission Economique Européenne), 1992. Directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages. http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation.

Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Diaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. Nature 405, 234-242.

Clements, W.H., Vieira, N.K.M., Church, S.E., 2010. Quantifying restoration success and recovery in a metal-polluted stream: a 17-year assessment of physicochemical and biological responses. Journal of Applied Ecology 47, 899-910.

Cockle, K.L., K. Martin, T. Wesolowski, 2011. Woodpeckers, decay and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. Frontiers in Ecology and the Environment 9, 377-382.

Coiffait-Gombault, C., Buisson, E., Dutoit, T., 2011. Hay transfer promotes establishment of Mediterranean steppe vegetation on soil disturbed by pipeline construction. Restoration Ecology 19, 214-222.

Coiffait-Gombault, C., Buisson, E., Dutoit, T., 2012. Sowing foundation species to restore, and subordinate species to evaluate restoration success. Applied Vegetation Science 15, 277–289.

Connor, E.F., McCoy, E.D., 1979. The statistics and biology of the species–area relationship. American Naturalist 113, 791–833.

Cozannet, N., 2012. Quelles métriques d'équivalence écologique pour mieux compenser les impacts des stations de ski sur les milieux favorables aux Tétras Lyre? Rapport de stage de Master II, IRSTEA.

Crouzat, E., 2011. Caractérisation des techniques d'ingénierie écologique employées en faveur de la biodiversité. Une base de données pour la restauration des milieux naturels. Rapport de stage pour l'obtention du diplôme d'ingénieur de l'ENSAIA.

Dai, L., Vorselen, D., Korolev, K.S., Gore, J., 2012. Generic Indicators for Loss of Resilience Before a Tipping Point Leading to Population Collapse. Science 336, 1175-1177.

Dakos, V., Scheffer, M., van Nes, E.H., Brovkin, V., Petoukhov, V., Held, H., 2008. Slowing down as an early warning signal for abrupt climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences 105, 14308–14312.

Damschen, E.I., Haddad, N.M., Orrock, J.L., Tewksbury, J.T., Levey, D.J., 2006. Corridors Increase Plant Species Richness at Large Scales. Science 313, 1284-1286.

Dasnias, P., (Ecosphère) 2002. Aménagement écologique des carrières en eau : guide pratique, UNPG, Paris.

Davenport, J., Davenport, J. L., 2006. The ecology of transportation: managing mobility for the environment. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

DEFRA (Department for Environment Food and Rural Affairs), 2012. Biodiversity Offsetting Pilots. Technical Paper: the metric for the biodiversity offsetting pilot in England. https://www.gov.uk/biodiversity-offsetting.

Deguines, N., Julliard, R., de Flores, M., Fontaine, C., 2012. The Whereabouts of Flower Visitors: Contrasting Land-Use Preferences Revealed by a Country-Wide Survey Based on Citizen Science. PLOS One 7, 1-9.

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.

Devictor, V., 2013. L'émergence d'une double tension éthique et scientifique dans la protection de la nature. *in prep*.

Dewey, J., 2011. La formation des valeurs. Les empêcheurs de penser en rond/La découverte, Paris.

DIREN PACA (Direction Régionale de l'Environnement Provence-Alpes-Côte d'Azur), 2008. Espèces protégées en droit français et possibilités de dérogation. http://www.developpement-durable.gouv.fr.

DIREN PACA, 2009. Les mesures compensatoires pour la biodiversité. Principes et projet de mise en œuvre en Région PACA.

Drakare, S., Lennon, J.L., Hillebrand, H., 2006. The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species–area relationships. Ecology Letters 9, 215-227.

Drake, J.M., Griffen, B.D., 2010. Early warning signals of extinction in deteriorating environments. Nature 467, 456-459.

Drechsler, M., Eppink, F.V., Wätzold, F., 2011. Does proactive biodiversity conservation save costs? Biodiversity and Conservation 20, 1045-1055.

Dupouey, J.L., Dambrine, E., Laffite, J.D., Moares, C., 2002. Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. Ecology 83, 2978-2984.

Dutoit T., Buisson E., Mesleard F, 2013. L'écologie de la restauration a 80 ans ! Espoirs et limites d'une discipline scientifique controversée. Dans Gauthier-Clerc M., Mesléard F and Blondel J. (ed.). "Ecologie de la conservation". De Boeck éditions, Paris (sous presse).

Dutoit, T., 2013. L'ingénierie écologique, nouvel oxymore ou nouveau paradigme écologique ? Société Française d'Ecologie, Regard n°44, 5 avril 2013.

EBCC (European Bird Census Council), 2011. Trends of common birds in Europe, 2011 update. http://www.ebcc.info/index.php?ID=457.

Eftec (Economics for the Environment Consultancy), IEEP (Institute for European Environmental Policy), 2010. The use of market-based in struments for biodiversity protection - The case of habitat banking - Technical Report. http://ec.europa.eu/environment/enveco/index.htm.

Ehrlich, P.R., Kareiva, P.M., Daily, G.C., 2012. Securing natural capital and expanding equity to rescale civilization. Nature 486, 68–73.

Etchecopar Etchart, C., 2011. La gestion des zones humides dans les dossiers Loi sur l'eau. Etat des lieux de la mise en œuvre des mesures compensatoires. Rapport de stage de Master II, Onema, 30 p. + annexes.

European Environment Agency (EEA). 2006. Land accounts for Europe 1990–2000. http://www.eea.europa.eu.

Ewers, R.M., Didham, R.K., 2005. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. Biological Reviews 81, 117-142.

Fagan, K.C. et al. (2008) Do restored calcareous grasslands on former arable fields resemble ancient targets? The effect of time, methods and environment on outcomes. Journal of Applied Ecology 45, 1293-1303.

Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34, 487-515.

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), 2010. Geneva Timber and forest study paper 26. Private forest ownership in Europe. http://www.unece.org.

Fauvel, B., 2012. Premiers résultats sur les arbres gîtes à chauves-souris et les surfaces des domaines vitaux en Champagne-Ardenne. Naturale n°4, 100-109.

Fennessy, M.S., Jacobs, A.D., Kentula, M.E., 2007. An evaluation of rapid methods for assessing the ecological condition of wetlands. Wetlands 27, 543-560.

Foley, J.A., Ramankutty, N., Brauman, K.A., Cassidy, E.S., Gerber, J.S., Johnston, M., Mueller, N.D., O'Connell, C., Ray, D.K., West, P.C., Balzer, C., Bennett, E.M., Carpenter, S.R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert,

S., Tilman, D., Zaks, D.P.M, 2011. Solutions for a cultivated planet. Nature 478, 337-342.

Fontaine, B., Bouchet, P., Achterberg, K.V., *et al*. 2007. The European union's 2010 target**:** putting rare species in focus. Biological Conservation 139, 167–185.

Fox, J., Nino-Murcia, A., 2005. Status of Species Conservation Banking in the United States. Conservation Biology 19, 996–1007.

Game, E.T., Kareiva, P., Possingham, H.P., 2012. Six common mistakes in conservation priority setting. Conservation Biology 27, 480-485.

Gaston, K.J., 2011. Common ecology. BioScience 61, 354-362.

Gaston, K.J., Fuller, R.A., 2007. Commonness, population depletion and conservation biology. Trends in Ecology and Evolution 23, 14-19.

Ghadiri Khanaposhtani, M., Kaboli, M., Karami, M., Etemad, V., 2012. Effect of Habitat Complexity on Richness, Abundance and Distributional Pattern of Forest Birds. Environmental Management 50, 296–303.

Gibbons, P., Freudenberger, D., 2006. An overview of methods used to assess vegetation condition at the scale of the site. Ecological Management and Restoration 7, 10-17.

Gibbons, P., Lindenmayer, D., 2002. Tree Hollows and Wildlife Conservation in Australia. CSIRO Publishing.

Gibbons, P., Lindenmayer, D.B., 2007. Offsets for land clearing: no net loss or the tail wagging the dog? Environmental Management and Restoration 8, 26–31.

Gilligan, C., 2008. Une voix différente : Pour une éthique du care. Editions Flammarion.

Global Energy Statistical Yearbook, 2012. Statistiques disponibles sur le site: http://yearbook.enerdata.net.

Goeldner-Gianella, L., 2013. Dépoldériser en Europe occidentale. Pour une géographie et une gestion intégrées du littoral. Publications de la Sorbonne, Paris, 340 p.

Gosselin, F., Gosselin, G., 2008. Pour une amélioration des indicateurs et suivis de biodiversité forestière. Ingénieries n°55-56, 113-120.

Gunn, J.S., Hagan III, J.M., 2000. Woodpecker abundance and tree use in uneven-aged managed, and unmanaged, forest in northern Maine. Forest Ecology and Management 126, 1–12.

Guthery, F.S., Green, M.C., Masters, R.E., DeMaso, S.J., Wilson, H.M., Steubing, F.B., 2001. Land cover and bobwhite abundance on Oklahoma farms and ranches. Journal of Wildlife Management 65, 838-49.

Hanski, I., Moilanen, A., Gyllenberg, M., 1996. Minimum viable metapopulation size. American Naturalist 147, 527-41.

Hermy, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C., Lawesson, J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. Biological Conservation 91, 9-22.

Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A. *et al*., 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. Science, 330, 1503-1509.

Holling, C. S., 1978. Adaptive Environmental Assessment and Management. John Wiley and Sons, Chichester, Royaume-Uni.

Honnay, O., Hermy, M., Coppin, P., 1999. Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. Biological Conservation 87, 73-84.

Hossler, K., Bouchard, V., Fennessy, M.S., Frey, S.D., Anemaet, E., Herbert, E., 2011. No-net-loss not met for nutrient function in freshwater marshes: recommendations for wetland mitigation policies. Ecosphere 2, art82.

Hough, P., Robertson, M., 2008. Mitigation under Section 404 of the Clean Water Act: where it comes from, what it means. Wetlands Ecology and Management 17, 15-33.

Hruby, T., Richter, K., Fuerstenberg, B., and Murphy, M., 2011. Calculating credits and debits for compensatory mitigation in wetlands of western Washington. Operational draft. Shorelands and Environmental Assistance Program. Washington State Department of Ecology, Olympia, Washington. 167 pp.

Hruby, T., Richter, K., Fuerstenberg, B., Murphy, M., 2011. Calculating credits and debits for compensatory mitigation in wetlands of western Washington. Operational draft. Shorelands and Environmental Assistance Program. Washington State Department of Ecology, Olympia, Washington. 167pp.

INSEE (Institut National de la Statistique et des Etudes Economiques), 2009. Taille des logements selon la catégorie et le statut d'occupation. http://www.insee.fr/fr/themes/tableau.asp?reg_id=0&ref_id=NATTEF05265.

Jackson, J.A., Jackson, BJ.S., 2004. Ecological relationships between fungi and woodpecker cavity sites. The Condor 106, 37-49.

Jaunatre, R., Buisson, E., Muller, I., Morlon, H., Mesléard, F., Dutoit, T., 2013. New synthetic indicators to assess community resilience and restoration success. Ecological Indicators 29, 468–477.

Jensen, M.E., Moss, C.F., Surlykke, A., 2005. Echolocating bats can use acoustic landmarks for spatial orientation. Journal of Experimental Biology 208, 4399- 4410.

Jiguet, F., Gregory, R.D., Devictor, V., Green, R.E., Vorisek, P., Strien, A.V., Couvet, D., 2010. Population trends of European common birds are predicted by characteristics of their climatic niche. Global Change Biology 16, 497–505.

Jiguet, F., Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. Acta Oecologica 44, 58–66.

Johansson, T., Olsson, J., Hjältén, J., Jonsson, B.G., Ericson, L., 2006. Beetle attraction to sporocarps and wood infected with mycelia of decay fungi in old-growth spruce forests of northern Sweden. Forest Ecology and Management 237, 335–341.

Jones, J., Jacobs, D.S., Kunz, T.H., Willig, M.R., Racey, P.A., 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. Endangered Species Research 8, 93–115.

Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., Couvet, D., 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. Ecology Letters 9, 1237-1244.

Kéfi, S., 2012. Des écosystèmes sur le fil : Comment certains écosystèmes basculent d'un état à un autre. Société Française d'Ecologie, Regard n°37, 19 octobre 2012.

Kiesecker, J.M., Copeland, H., Pocewicz, A., McKenney, B., 2010. Development by design: blending landscape-level planning with the mitigation hierarchy. Frontiers in Ecology and Environment 8, 261-266.

Kihslinger, R.L, 2008. Success of Wetland Mitigation Projects. National Wetlands Newsletter 30, 14-16.

Laroche, A., 2012. Les mesures compensatoires liées aux impacts résiduels des aménagements de stations de ski en Savoie et Haute-Savoie. Rapport de stage de Master II, IRSTEA, 65 p. + annexes.

Larrère, C., Larrère, R., 1997. Du bon usage de la nature. Pour une philosophie de l'environnement. Editions Flammarion.

Larrieu, L., Cabanettes, A., 2012. Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech–fir forests. Canadian Journal of Forest Research 42, 1433–1445.

Larrieu, L., Cabanettes, A., Delarue, A., 2012. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. European Journal of Forest Research 131, 773–786.

Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. Ecological Indicators 11, 1027–1039.

Latour, B., 1991. Nous n'avons jamais été modernes. Essai d'anthropologie symétrique. Editions La Découverte, Paris, 1991.

Leibold, A.M., 1995. The Niche Concept Revisited: Mechanistic Models and Community Context. Ecology 76, 1371-1382.

Levrel, H., 2007. Quels indicateurs pour la gestion de la biodiversité? Les Cahiers de l'IFB. http://www.fondationbiodiversite.fr.

Lockwood, J.L., Pimm, S.L., 1999. When does restoration succeed? Dans: Weiher, E., Keddy, P. Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni.

Lomov, B., Keith, D.A., Hochuli, D.F., 2009. Linking ecological function to species composition in ecological restoration: seed removal by ants in recreated woodland. Austral Ecology 34, 751–760.

Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., 2004. Rethinking plant community theory. Oikos 107, 433-438.

MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, Etats-Unis.

Mace, G.M., Norris, K., Fitter, A.H., 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. Trends in Ecology and Evolution 27, 19–26.

Madsen, B., Nathaniel, C., Kelly, M.B., 2010. State of biodiversity markets report: offset and compensation programs worldwide. http://www.ecosystemmarketplace.com.

Margules, C.R., Pressey, R.L., 2000. Systematic conservation planning. Nature 405, 243–253.

Maris, V., 2010. Philosophie de la biodiversité. Petite éthique pour une nature en péril. Editions Buchet/Chastel.

Marnell, F., Presetnik, F.P., 2010. Protection of over ground roosts for bats. EUROBATS Publication Series No 4. UNEP/EUROBATS Secretariat, Bonn, Germany.

Maron, M., Hobbs, R.J., Moilanen, A., Matthews, J.W., Christie, K., Gardner, T.A., Keith, D.A., Lindenmayer, D.B., McAlpine, C.A., 2012. Faustian bargains? Restoration realities in the context of biodiversity offset policies. Biological Conservation 155, 141–148.

Matthews, J.W., Endress, A.G., 2007. Performance Criteria, Compliance Success, and Vegetation Development in Compensatory Mitigation Wetlands. Environmental Management 41, 130-141.

MBGC (Mitigation Banking Guidebook Committee), 2000. Wetland Mitigation Banking Guidebook for Oregon, First Version, 95 p. + annexes.

McCarthy M.A., Parris K.M., van der Ree R., McDonnell M.J., Burgman M.A., Williams N.S.G., McLean N., Harper M.J., Meyer R., Hahs A., Coates T., 2004. The habitat hectares approach to vegetation assessment: an evaluation and suggestions for improvement. Ecological Management and Restoration 5, 24–27.

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.

McKenney, B., 2005. Environmental Offset Policies, Principles, and Methods: A Review of Selected Legislative Frameworks. Biodiversity Neutral Initiative. http://www.forest-trends.org.

McKenney, B.A., Kiesecker, J.M., 2010. Policy Development for Biodiversity Offsets: A Review of Offset Frameworks. Environmental Management 45, 165–176.

MEA (Millenium Ecosystem Assessment), 2005. Ecosystem and human well-being: synthesis. http://www.unep.org/maweb/fr/Synthesis.aspx.

MEDDE (Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable et de l'Energie) 2012a. Chiffres clés de l'environnement - édition 2012. 64 p. http://www.developpement-durable.gouv.fr.

MEDDE, 2012b. Compenser les atteintes à la biodiversité : l'expérience américaine des banques de zones humides. Le point sur, n°134, 1-4. http://www.developpement-durable.gouv.fr.

MEDDE, 2012c. Doctrine relative à la séquence éviter, réduire et compenser les impacts sur le milieu naturel. http://www.developpement-durable.gouv.fr.

MEDDE, 2012d. Guide "Espèces protégées, aménagements et infrastructures". http://www.developpement-durable.gouv.fr.

MEDDE, 2012e. La compensation des atteintes à la biodiversité à l'étranger. Etude de parangonnage. Etudes & Documents, n°68, 136 p. http://www.developpement-durable.gouv.fr.

MEDDE, 2013a. La consommation des produits bio a progressé en France en 2012. http://www.developpement-durable.gouv.fr/La-consommation-des-produits-bio-a.html

MEDDE, 2013b. Lignes directrices nationales sur la séquence éviter, réduire et compenser les impacts sur les milieux naturels. Commissariat Général au Développement Durable. Version provisoire, 154 p.

MEDDE, 2013c. Observations et Statistiques. http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/indicateurs-indices/f/1934/1339/artificialisation-sols.html.

Michel, A.K., 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 1453–1464.

Minkin, P., Ladd, R., 2003. Success of Corps-Required Mitigation in New England, USACE New England District.

Moilanen, A., van Teeffelen, A.J.A., Ben-Haim, Y., Ferrier, S., 2009. How Much Compensation is Enough? A Framework for Incorporating Uncertainty and Time Discounting When Calculating Offset Ratios for Impacted Habitat. Restoration Ecology 17, 470–478.

Moreno-Mateos, D., Power, M.E., Comín, F.A., Yockteng, R., 2012. Structural and Functional Loss in Restored Wetland Ecosystems. PLOS Biology 10, 1-8.

Mouillot, D., Bellwood, D.R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., Kulbicki, M., Lavergne, S., Lavorel, S., Mouquet, N., Paine, C.E.T., Renaud, J., Thuiller, W., 2013. Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. PLOS Biology 11, 1-11.

Mouysset, L., Doyen, L., Jiguet, F., 2012. Different policy scenarios to promote various targets of biodiversity. Ecological Indicators 14, 209–221.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403, 853-858.

OCDE (Organisation de Coopération et de Développement Economiques), 2012. OECD Environmental Outlook to 2050: The Consequences of Inaction, OECD Publishing.

Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. B., Douglas, M. E., Fausch, K. D., 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. Trends in Ecology and Evolution 19, 18–24.

Olsson, P., Folke, C., Berkes, F., 2004. Adaptive co-management for building resilience in social-ecological systems. Environmental Management 34, 75–90.

ONF (Office National des Forêts), 2009. Recensement des Arbres Réservoirs de Biodiversité sur 1200 ha autour du site ITER (13 & 83).

ONF, 2010. Les arbres à conserver pour la biodiversité. Comment les identifier et les désigner ? Fiches techniques – Biodiversité n°3.

Overton, J.M., Stephens, R.T., Ferrier, S., 2012. Net present biodiversity value and the design of biodiversity offsets. Ambio 42, 100-110.

Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.-J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastià, M.-T., Schmidt, W., Standovár, T., Tóthmérész, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Virtanen, R., 2010. Biodiversity differences

between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. Conservation Biology 24, 101-112.

Parkes D., Newell G., Gheal D., 2003. Assessing the quality of native vegetation: The 'habitat hectares' approach. Ecological Management and Restoration 4, 29–38.

Pärtel, M., Szava-Kovats, R., Zobel, M., 2010. Dark diversity: shedding light on absent species. Trends in Ecology and Evolution 26, 124-128.

Pénicaud, P., 2000. Chauves-souris arboricoles en Bretagne (France) : typologie de 60 arbres-gîtes et éléments de l'écologie des espèces observées. Le Rhinolophe 14, 37-68.

Pénicaud, P., Le Reste, G., 2011. Report of the National survey on tree roosts for bats. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères. Mammifères sauvages n°61.

Pereira, P., Alves da Silva, A., Alves, J., Matos, M., Fonseca, C., 2012. Coexistence of carnivores in a heterogeneous landscape: habitat selection and ecological niches. Ecological Research 27, 745–753.

Peres, C. 2010. Overexploitation. Dans Sodhi, N.S., Ehrlich, P.R. Conservation biology for all. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.

Pestre, D., 2006. Introduction aux Science Studies. La Découverte, Paris.

Pielke Jr, R.A., 2007. The honest broker. Making sense of science in policy and politics. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Pilgrim, J.D., Brownlie, S., Ekstrom, J.M.M., Gardner, T.A., von Hase, A., ten Kate, K., Savy, C.E., Theo Stephens, R.T., Temple, H.J., Treweek, J., Ussher, G.T., Ward, G., 2013. A process for assessing the offsetability of biodiversity impacts. Conservation Letters: doi: 10.1111/conl.12002.

Pimm, S., 1998. Extinction. Dans Sutherland, W.J. Conservation science and action. Blackwell Sciçence, Oxford, Royaume-Uni.

Pimm, S.L., Raven, P., 2000. Biodiversity – Extinction by numbers. Nature 403, 843-845.

Pimm, S.L., Russell, G., Gittleman, J., Brooks, T., 1995. The future of biodiversity. Science 269, 347-354.

Primack, R.B., Sarrazin, F., Lecomte, J., 2012. Biologie de la conservation. Dunod, Paris.

Pullin, A.S., Baldi, A., Can, O.E., et al. (2008). Conservation focus on Europe: major conservation policy issues that need to be informed by conservation science. Conservation Biology 23, 818-824.

Quétier, F., Lavorel, S., 2011. Assessing ecological equivalence in biodiversity offset schemes: Key issues and solutions. Biological Conservation 144, 2991-2999.

Quintero, J.D., Mathur, A., 2011. Biodiversity Offsets and Infrastructure. Conservation Biology 25, 1121–1123.

Rabhi, P., 2010. Vers la sobriété heureuse. Editions Actes Sud.

Ranius T., 2000. Population biology and conservation of beetles and pseudoscorpions associated with hollow oaks. Thèse de doctorat, Université de Lund, Suède.

Rees, W., 1992. Ecological footprints and appropriated carrying capacity : what urban economics leaves out. Environmental Urbanism 4, 121-130.

Remm, J., Lohmus, A., 2011. Tree cavities in forest – The broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity. Forest Ecology and Management 262, 579-585.

Robb, J.T., 2002. Assessing wetland compensatory mitigation sites to aid in establishing mitigation ratios. Wetlands 22, 435-440.

Roberge, J.-M., Angelstam, P., Villard, M.-A., 2008. Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests – Deriving quantitative targets for conservation planning. Biological Conservation 141, 997–1012.

Robertson, M.M., 2004. The neoliberalization of ecosystem services: wetland mitigation banking and problems in environmental governance. Geoforum 35, 361-373.

Rodrigues, A., Pilgrim, J., Lamoreux, J., Hoffmann, M., Brooks, T., 2006. The value of the IUCN Red List for conservation. Trends in Ecology and Evolution 21, 71–76.

Rodríguez, J.P., Rodríguez-Clark, K.M., Baillie, J.E.M., Ash, N., Benson, J., Boucher, T., Brown, C., Burgess, N.D., Collen, B., Jennings, M., Keith, D.A., Nicholson, E., Revenga, C., Reyers, B., Rouget, M., Smith, T., Spalding, M., Taber, A., Walpole, M., Zager, I., Zamin, T., 2011. Establishing IUCN Red List Criteria for Threatened Ecosystems. Conservation Biology 25, 21-29.

Rosenzweig, M.L., 1995. Species Diversity in Space and Time. Cambridge University Press, Cambridge.

Rossi, J-P., Jactel, H., Van Halder, I., Barbaro, L., Corcket, E., Alard, D., 2007. Indicateurs indirects de biodiversité en forêt de plantation. ECOFOR : Les indicateurs de biodiversité en milieu forestier, 19 p.

Ruhl, J.B., Salzman, J., 2006. The Effects of Wetland Mitigation Banking on People. National Wetlands Newsletter 28, 1-14.

Russo, D., Cistrone, L., Jones, G., Mazzoleni, S., 2004. Roost selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*, Chiroptera: Vespertilionidae) in beech woodlands of central Italy: consequences for conservation. Biological Conservation 117, 73-81.

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B., 2011. Catastrophic shifts in ecosystems. Science 413, 591-596.

Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araujo, M.B., Arnell, N.W., Bondeau, A., Bugmann, H., Carter, T.R., Gracia, C.A., de la Vega-Leinert, A.C., Erhard, M., Ewert, F., Glendining, M., House, J.I., Kankaanpaa, S., Klein, R.J.T., Lavorel, S., Lindner, M., Metzger, M.J., Meyer, J., Mitchell, T.D., Reginster, I., Rounsevell, M., Sabate, S., Sitch, S., Smith, B., Smith, J., Smith, P., Sykes, M.T., Thonicke, K., Thuiller, W., Tuck, G., Zaehle, S., Zierl, B., 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in europe. Science 310, 1333-1337.

Schwoertzig, E., 2011. Sélection d'indicateurs appropriés à la définition d'échelles d'équivalence écologique. Analyse de la pertinence de méthodes d'évaluation développées pour les zones humides aux Etats-Unis et appliquées au département de l'Isère. Rapport de stage de Master II, 37 p. + annexes.

Scott, J.M., Goble, D.D., Haines, A.M., Wiens, J.A., Neel, M.C., 2010. Conservation-reliant species and the future of conservation. Conservation Letters 3, 91-97.

Soulé, M.E., 1985, What Is Conservation Biology? BioScience 35, 727-734.

Soulé, M.E., 1990. Viable populations for conservation. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni.

State of Florida, 2004. F-DEP UMAM (Chapter 62–345).

Strange, E., Galbraith, H., Bickel, S., Mills, D., Beltman, D., Lipton, J., 2002. Determining Ecological Equivalence in Service-to- Service Scaling of Salt Marsh Restoration. Environmental Management 29, 290-300.

Streever, W.J., 1999. Examples of performance standards for wetland creation and restoration in Section 404 permits and an approach. U.S. Army Engineer Research and Development Center, Vicksburg, MS, USA. WRP Technical Notes Collection (TN WRP WG-RS-3.3).

Sutherland, W.J., Pullin A.S., Dolman, P.M., Knight, T.M., 2004. The need for evidence-based conservation. Trends in Ecology and Evolution 19, 305-308.

Sutula, M.A., Stein, E.D., Collins, J.N., Fetscher, A.E., and Clark, R., 2006. A practical guide for the development of a wetland assessment method: The California experience. Journal of the American Water Resources Association 42, 157-175.

TEEB (The Economics of Ecosystems and Biodiversity), 2010. L'Économie des écosystèmes et de la biodiversité : Intégration de l'Économie de la nature. Une synthèse de l'approche, des conclusions et des recommandations de la TEEB.

Temple, H.J., Terry, A., 2007. The Status and Distribution of European Mammals. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. viii + 48pp, 210 x 297 mm.

Thur, S.M., 2007. Refining the Use of Habitat Equivalency Analysis. Environmental Management 40, 161–170.

Tischew, S., Baasch, A., Conrad, M.K., Kirmer, A., 2010. Evaluating Restoration Success of Frequently Implemented Compensation Measures: Results and Demands for Control Procedures. Restoration Ecology 18, 467–480.

U.S. DOI (Department of the Interior), 2003. Guidance for the establishment, use and operation of conservation banks. DOI, Washington, D.C. http://www.fws.gov/endangered/esa-library/pdf/Conservation_Banking_Guidance.pdf.

UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature), 2013. Rapports disponibles à l'adresse: http://www.iucn.org.

UNEP-WCMC, État des aires protégées dans le monde, 2007 : bilan annuel des progrès mondiaux en matière de conservation, UNEP-WCMC, Cambridge, 2008.

Vignon, V., 2006. Le Pique-prune, histoire d'une sauvegarde. Catiche Productions, 31 p.

Villarroya, A., and J. Puig. 2010. Ecological compensation and Environmental Impact Assessment in Spain. Environmental Impact Assessment Review 30, 357-362.

Vonhof, M.J., Gwilliam, J.C., 2007. Intra- and interspecific patterns of day roost selection by three species of forest-dwelling bats in Southern British Columbia. Forest Ecology and Management 252, 165–175.

Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. Biological Conservation 144, 441–450.

Walz, U., Syrbe, R-U., 2013. Linking landscape structure and biodiversity. Ecological Indicators 31, 1-5.

White, P.S., Walker, J.L., 1997. Approximating nature's variation: Selecting and Using Reference Information in restoration ecology. Restoration Ecology 5, 338-349.

Wilkins, S., Keith, D.A., Adam, P., 2003. Measuring success: evaluating the restoration of a grassy eucalypt woodland on the Cumberland Plain, Sydney, Australia. Restoration Ecology 11, 489–503.

Winter, S., Möller, G.C., 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. Forest Ecology and Management 255, 1251–1261.

Wolters, M., Garbutt, A., Bakker, J.P. (2005). Salt-marsh restoration: evaluating the success of de-embankments in north-west Europe. Biological Conservation 123, 249-268.

WWF (World Wildlife Fund), 2008. Rapport planète vivante 2008. http://www.wwf.fr/pdf/LPR_2008_FR.pdf.

WWF, 2011. Forêts anciennes à haute valeur de conservation. http://www.foretsanciennes.fr/evaluer/methode/anciennete.

Zeale, M.R. K., Davidson-Watts, I., Jones, G., 2012. Home range use and habitat selection by barbastelle bats (Barbastella barbastellus): implications for conservation. Journal of Mammalogy 93, 1110-1118.

Zobel, M., 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence. Trends in Ecology Evolution 12, 266-269.

ANNEXES

ANNEXE 1 : Grille d'analyse du contenu des dossiers de dérogation.

La grille ci-dessous a permis de constituer la base de données sur les modalités de conception des mesures compensatoires pour les espèces protégées. Elle a été envoyée avant la lecture des dossiers aux présidents des Commissions Faune et Flore du Conseil National de Protection de la Nature ainsi qu'au bureau de la faune et de la flore sauvage du Ministère de l'Ecologie.

Présentation générale et « définitions »

La méthodologie repose exclusivement sur la saisie d'informations explicites. Ces informations sont soit écrites dans les dossiers, et saisies dans la base, ou absentes et renseignées d'un NA dans la base (« non available »). En effet, il est important que les informations contenues dans la base de données ne soient ni interprétées ni soumises à l'avis du lecteur.

La base de données repose uniquement sur le contenu des dossiers et en aucun cas sur les différents avis apportés par les experts consultés (CNPN, CSRPN, DREAL, etc.). Les fiches CERFA apportent des informations qui peuvent être utilisées dans la base de données, telles que les espèces visées par la compensation, leurs effectifs et les surfaces d'habitat concernées. Toutefois, les critères d'effectifs et de surfaces pouvant manquer, seule la lecture approfondie des dossiers de dérogation permet d'obtenir toutes les informations.

Le fichier de saisie est composé de **6 feuilles excel**: 1 feuille pour la description du projet d'aménagement (type d'infrastructure, région concernée, etc.), 1 feuille sur l'évaluation des impacts sur les espèces protégées et 4 feuilles sur les compensations.

Feuille 1 : Description du projet

- **Année, Type de dossiers, Type d'infrastructure, Région géographique, Commune principale, Maître d'ouvrage, Bureau d'études, Titre de l'étude**

- **Nombre de pages sur les compensations :** nombre de pages indiqué dans le sommaire et s'appliquant spécifiquement aux mesures compensatoires (ne comprend pas le tableau de chiffrage de l'ensemble des mesures d'évitement, réduction, compensation et accompagnement, ou des parties non spécifiques aux compensations)

- **Nombre total de pages :** nombre total de pages indiqué dans le sommaire

- **Surface totale impactée (en ha) :** surface de sol impactée par le projet. Elle peut être inférieure à la « surface du projet » lorsque des zones comprises dans le périmètre du projet sont volontairement conservées ou évitées.

- **Longueur du projet (en km) :** pour les infrastructures linéaires uniquement (routes/autoroutes, lignes ferroviaires, pistes cyclables).

- **Nombre d'espèces protégées soumises à demande de dérogation :** il s'agit des espèces faisant l'objet de la demande de dérogation (espèces listées dans les fiches CERFA).

Feuille 2 : Evaluation des impacts

- **Nom d'espèce**

- **Groupe biologique de l'espèce**

- **Quantification des impacts sur les espèces protégées :**

  - Abondances (effectif exact ou estimé, ex : 75-100 individus) (exceptionnellement, surface de la station pour les espèces trop difficiles à dénombrer telles que les plantes aquatiques - *Ceratophyllum*…)

  - Surfaces d'habitat (surfaces exactes ou estimées)

- **Nombre total de jours de prospections :** il s'agit du nombre de jours passés sur le terrain pour l'ensemble des inventaires (ex : si 2 jours ont été utilisés pour les amphibiens et aucun renseignement n'est disponible pour les mammifères, mettre NA)

- **Au moins une méthode d'inventaire :** il s'agit des méthodes précisant « comment ont travaillé les experts » (ex : « points d'écoute » pour les oiseaux, « capture au filet » des insectes, « surfaces d'échantillonnage » pour les plantes, etc.)

Feuille 3 : Mesures de compensation – équivalence entre site impacté et compensé

Remarques : - seules les mesures de gestion définies spécifiquement pour un ou plusieurs sites de compensation, même potentiels, sont prises en compte. Ainsi, si aucun site de compensation n'est présenté, l'ensemble des critères ci-dessous est renseigné d'un NA !

- les mesures de gestion visant à réduire les impacts d'un projet d'aménagement (réaménagement de carrière, passages à faune le long d'une autoroute…) ne sont pas considérées comme des mesures de compensation, même lorsqu'elles sont présentées comme telles. Ainsi, les mesures de compensation s'appliquent nécessairement sur d'autres surfaces de sols que celles impactées par le projet.

- **Nombre de sites de compensation :** nombre de sites qui soutiendront au moins une mesure de compensation (technique, réglementaire, foncière) (des parcelles contigües sont considérées comme faisant partie d'un même site)

- **Distance moyenne au site impacté (km) :** il s'agit de la distance moyenne des sites de compensation, même potentiels (ex : négociation d'une convention de gestion au moment de l'élaboration du dossier), au site impacté

- **Surface de compensation :** surface sur laquelle s'applique l'ensemble des mesures de compensation (mesures techniques + mesures réglementaires + mesures foncières)

- **Espèces protégées recherchées :** il s'agit des espèces protégées (et soumises à demande de dérogation) présentes, ou absentes mais recherchées sur au moins un site de compensation

- **Espèces protégées présentes :** il s'agit des espèces protégées (et soumises à demande de dérogation) dont la présence est avérée sur au moins un site de compensation

- **Abondance d'au moins une espèce protégée:** citer l'espèce lorsque l'abondance est connue ou estimée sur au moins un site de compensation

- **Surface d'habitats d'au moins une espèce protégée:** citer l'espèce lorsque l'abondance est connue ou estimée sur au moins un site de compensation

- **Autres espèces recherchées :** autres espèces recherchées sur les sites de compensation (ex : « ouvertures de milieux favorables à la Tortue d'Hermann (impactée par le projet) et au Traquet motteux » -> ici la mesure de gestion vise aussi le Traquet motteux, qui rentre dans la catégorie « Autres espèces recherchées »)

Feuille 4 : Mesures de compensation – gains écologiques

- **Préservation écologique :** opérations de maintien d'un état écologique (ex : fauche fréquente pour maintenir une végétation prairiale)

- **Amélioration écologique :** opérations visant à améliorer l'état écologique existant (ex : modification des dates de fauche en vue d'augmenter la richesse spécifique des papillons)

- **Restauration écologique :** opérations visant à restaurer un état écologique perdu (ex : curage écologique d'une mare atterrie, réouverture d'un milieu colonisé par les ligneux, etc.)

- **Création d'habitats :** création d'un nouvel habitat (ex : création de mare, plantations d'arbres, etc.)

- **Menaces :** il s'agit des menaces pesant sur au moins un site de compensation

- **Type de menace principale :** menace anthropique ou naturelle

- **Gestionnaire désigné :** il s'agit d'un professionnel de la gestion des espaces naturels (Conservatoire d'Espaces Naturels, association de protection de la nature, etc.) désigné pour assurer la mise en œuvre des mesures compensatoires

Feuille 5 : Mesures de compensation – état d'avancement

- **Durée avant les premières mesures de gestion écologique (en années) :** utiliser des intervalles de temps (ex : si les mesures de gestion écologique débutent 3 mois après le début des travaux d'aménagement, mettre « 0-1 »)

- **Nombre de sites d'acquisition :** il s'agit du nombre de sites achetés, ou sur le point d'être achetés, par le maître d'ouvrage (ce nombre peut être inférieur au nombre de sites de compensation définis précédemment)

- **Ratio de compensation :** au moins un coefficient multiplicateur est défini dans le dossier en fonction de la surface d'habitat d'une ou plusieurs espèces

- **Surfaces foncières :** il s'agit de distinguer la surface foncière visée, la surface déjà acquise (ou disponible pour une rétrocession), et la surface potentielle d'acquisition (sites connus et recherchés pour une acquisition)

Feuille 6 : Mesures de compensation – durabilité

- **Outil de protection**

- **Type d'outil de protection :** il peut s'agir d'un APPB, d'une RNR ou de tout autre outil de protection de l'environnement (RBD, etc.)

- **Mesures de suivi des mesures compensatoires :** les mesures de suivi doivent concerner spécifiquement les mesures compensatoires, et comportent au minimum une fréquence de passage (ex : passage tous les 2 ans pour un recensement des populations d'une espèce)

- **Durée des mesures de suivi (en années)**

- **Connexions avec d'autres stratégies de conservation :** présence d'un autre site protégé et/ou géré à moins de 500 m de distance des sites de compensation (Natura 2000, etc.)

Quelques références bibliographiques ayant aidé à l'établissement de la grille d'analyse

Arrêté Ministériel, 2007. Arrêté du 19 février 2007 fixant les conditions de demande et d'instruction des dérogations définies au 4° de l'article L. 411-2 du code de l'environnement portant sur des espèces de faune et de flore sauvages protégées. http://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000000614256&dateTexte=

Business and Biodiversity Offsets Programme (BBOP). 2009. Biodiversity offset design handbook. BBOP, Washington, D.C.

Business and Biodiversity Offsets Programme (BBOP). http://bbop.forest-trends.org/.

Communauté Economique Européenne. 1979. Directive 79/409/EEC du Conseil du 2 avril 1979 concernant la conservation des oiseaux sauvages. Journal Officiel L103:1–25.

Communauté Economique Européenne. 1992. Directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages. Journal Officiel L206:7–50.

Communauté Economique Européenne. 2007. Document d'orientation sur la protection stricte des espèces animales d'intérêt communautaire en vertu de la directive «Habitats» 92/43/CEE.

DIREN PACA, 2008. Les mesures compensatoires pour la biodiversité : la stratégie de la DIREN PACA. Principes de mise en œuvre, actions régionales et nouvelles perspectives.

DIREN PACA, 2009. Rapport : Les mesures compensatoires pour la biodiversité. Principes et projet de mise en œuvre en région PACA.

Kiesecker, J. M., H. Copeland, A. Pocewicz, N. Nibbelink, B. McKenney, J. Dahlke, M. Holloran, et D. Stroud. 2009. A Framework for Implementing Biodiversity Offsets: Selecting Sites and Determining Scale. BioScience 59:77-84. Consulté novembre 28, 2011, .

Mace, G. M., N. J. Collar, K. J. Gaston, C. Hilton-Taylor, H. R. AkçAkaya, N. Leader-Williams, E. J. Milner-Gulland, et S. N. Stuart. 2008. Quantification of Extinction Risk: IUCN's System for Classifying Threatened Species. Conservation Biology 22:1424-1442.

McKenney, B. A., et J. M. Kiesecker. 2009. Policy Development for Biodiversity Offsets: A Review of Offset Frameworks. Environmental Management 45:165-176.

MEEDDEM, 2010. Guide « Espèces protégées, aménagements et infrastructures » 62p. Document de travail.

MNHN, 2010. Guide des méthodes d'évaluation écologique des milieux naturels. Outils d'inventaire, d'évaluation et de suivi écologique appliqués aux carrières. Unicem 349 p.

Pullin, A. S. et al. 2009. Conservation Focus on Europe: Major Conservation Policy Issues That Need to Be Informed by Conservation Science. Conservation Biology 23:818-824.

Villarroya, A., et J. Puig. 2010. Ecological compensation and Environmental Impact Assessment in Spain. Environmental Impact Assessment Review 30:357-362.

ANNEXE 2 : Critères d'évaluation des catégories de liste rouge.

Résumé des cinq critères (A-E) utilisés pour évaluer l'appartenance d'un taxon à une catégorie menacée (En danger critique d'extinction, En danger et Vulnérable).

Utiliser n'importe lequel des critères A–E	**En danger critique d'extinction (CR)**	**En danger (EN)**	**Vulnérable (VU)**
A. Réduction de la population	Déclin mesuré sur la plus longue des deux durées: 10 ans ou 3 générations		
A1	≥ 90%	≥ 70%	≥ 50%
A2, A3 & A4	≥ 80%	≥ 50%	≥ 30%

Al. Réduction de la taille de la population constatée, estimée, déduite ou supposée, dans le passé, lorsque les causes de la réduction sont clairement réversibles **ET** comprises **ET** ont cessé, en se basant sur l'un des éléments suivants:

- **(a)** l'observation directe
- **(b)** un indice d'abondance adapté au taxon
- **(c)** la réduction de la zone d'occupation (AOO), de la zone d'occurrence (EOO) et/ou de la qualité de l'habitat
- **(d)** les niveaux d'exploitation réels ou potentiels
- **(e)** les effets de taxons introduits, de l'hybridation, d'agents pathogènes, de substances polluantes, d'espèces concurrentes ou parasites.

A2. Réduction de la population constatée, estimée, déduite ou supposée, dans le passé, lorsque les causes de la réduction n'ont peut-être pas cessé **OU** ne sont peut-être pas comprises **OU** ne sont peut-être pas réversibles, en se basant sur l'un des éléments (a) à (e) mentionnés sous A1.

A3. Réduction de la population prévue ou supposée dans le futur (sur un maximum de 100 ans), en se basant sur l'un des éléments (b) à (e) mentionnés sous A1.

A4. Réduction de la population constatée, estimée, déduite ou supposée (sur un maximum de 100 ans), sur une période de temps devant inclure à la fois le passé et l'avenir, lorsque les causes de la réduction n'ont peut-être pas cessé **OU** ne sont peut-être pas comprises **OU** ne sont peut-être pas réversibles, en se basant sur l'un des éléments (a) à (e) mentionnés sous A1.

B. Répartition géographique, qu'il s'agisse de B1 (zone d'occurrence) ET/OU B2 (zone d'occupation)			
B1. Zone d'occurrence	< 100 km²	< 5,000 km²	< 20,000 km²
B2. Zone d'occupation	< 10 km²	< 500 km²	< 2,000 km²
Et au moins 2 des conditions suivantes:			
(a) Sévèrement fragmentée, **OU** Nombre de localités	= 1	≤ 5	≤ 10
(b) Déclin continu de l'un des éléments suivants: **(i)** zone d'occurrence, **(ii)** zone d'occupation, **(iii)** superficie, étendue et/ou qualité de l'habitat, **(iv)** nombre de localités ou de sous populations, **(v)** nombre d'individus matures.			
(c) Fluctuations extrêmes de l'un des éléments suivants: **(i)** zone d'occurrence, **(ii)** zone d'occupation, **(iii)** nombre de localités ou de sous populations, **(iv)** nombre d'individus matures.			

C. Petite population et déclin			
Nombre d'individus matures	< 250	< 2,500	< 10,000
ET C1 ou C2:			
C1. Un déclin continu estimé à au moins: (max. de 100 ans dans l'avenir)	25% en 3 ans ou 1 génération	20% en 5 ans ou 2 générations	10% en 10 ans ou 3 générations
C2. Un déclin continu **ET** (a) et/ou (b):			
(a i) Nombre d'individus matures dans chaque sous population:	< 50	< 250	< 1,000
ou			
(a ii) % d'individus dans une sous population =	90–100%	95–100%	100%
(b) Fluctuations extrêmes du nombre d'individus matures.			

D. Population très petite ou restreinte			
Soit:			
Nombre d'individus matures	< 50	< 250	**D1.** < 1,000
			ET/OU
	Zone d'occupation restreinte		**D2.** en règle générale: AOO < 20 km² ou nombre de localités ≤ 5

E. Analyse quantitative			
Indiquant que la probabilité d'extinction dans la nature est:	≥ 50% sur 10 ans ou 3 générations (100 ans max.)	≥ 20% sur 20 ans ou 5 générations (100 ans max.)	≥ 10% sur 100 ans

Source: UICN France.

ANNEXE 3 : Protocole d'inventaire des micro-habitats d'arbre.

Office National des Forêts

Recensement des Arbres Réservoirs de Biodiversité sur 1200 ha autour du site ITER (13 & 83)

ONF 2009

Contexte

Conformément à la convention passée entre l'AIF et l'ONF en date du 20 février 2009, l'Office National des Forêt (Agence 13/84) s'est engagé à réaliser, en préalable aux inventaires relatifs aux espèces citées dans l'article 3 du 3 mars 2008, un recensement précis de tous les Arbres Réservoirs de Biodiversité (ci après nommés ARB) présents sur 1223 ha autour du site ITER.
L'espace à prospecter se décompose en quatre propriétés : la forêt domaniale de Cadarache (807 ha), les terrains du CEA autour du château (121 ha), 57 ha sur l'emprise du projet ITER, ainsi que la forêt de domaniale Vinon sur Verdon (238 ha) dans le Var

Les enjeux de l'inventaire des ARB

L'arbre en tant qu'individu peut être une composante importante de la biodiversité d'un lieu. Au sein de certains écosystèmes, il peut représenter une part très importante de la diversité spécifique générale (*Vallauri et al. 2002, 2003). Vallauri (2005*) insistent sur le fait que cette diversité est menacée et que certaines espèces aujourd'hui très rares ne doivent leur survie qu'au maintien de cette composante naturelle.

D'une part, l'arbre est une ressource alimentaire importante pour la faune. Ses fruits, ses feuilles sont comme les autres végétaux largement exploités par de nombreux animaux : herbivores, insectes, oiseaux…. Mais l'arbre se distingue spécifiquement par le développement de tissus ligneux formant le bois, matériau fabriqué au fur et à mesure de sa croissance. Ainsi, l'arbre ayant atteint la maturité et une certaine croissance, propose un volume de bois qui va être la proie de différents organismes, d'abord en tant qu'arbre vivant puis en tant qu'arbre mort. Un grand nombre d'insectes et de champignons (organismes saprophytes) se nourrissent ainsi de façon exclusive de bois. Les insectes présents dans l'arbre constituent à leur tour des proies pour certains prédateurs spécialisés comme les pics ou des mammifères (Vallauri et al. 2003).

D'autre part, l'arbre est un abri, un refuge et un lieu de reproduction pour beaucoup d'espèces.
Nombre de coléoptères ont leur stade larvaire dans le bois (*Brustel et Dodelin 2005*). L'absence de bois disponible atteint donc directement la pérennité de certaines de ces espèces. Plusieurs espèces d'oiseaux nichent sur l'arbre ou dans ses cavités (Sitelle torchepot, mésanges, pics) (*Blondel 2005*). Les mammifères, rongeurs et chauves souris exploitent également les arbres comme gîtes temporaires ou permanents (*Tillon 2005*).
Là encore, les arbres à gîtes sont dans la majorité des cas des sujets matures ayant développé des cavités suites à des blessures provoquées par des évènements climatiques, des animaux, etc…

Ainsi, les arbres matures en phase de sénescence et les arbres morts, sont de véritables réservoirs potentiels d'une biodiversité importante tant sur le plan quantitatif que qualitatif.

La faible représentativité de ces arbres « réservoirs de biodiversité » dans les forêts françaises et plus particulièrement dans les forêts méditerranéennes en font un enjeu patrimonial des plus fort. L'histoire humaine explique ce définit observé.

Protocole

Vingt trois jours, de février à avril 2009, ont été nécessaires pour parcourir l'intégralité des 1 223 ha. Tous les arbres intéressants ont été recensés, identifiés à la peinture par un numéro et expertisés. La base de données ainsi constituée a été immédiatement aux différents prestataires en charge des autres inventaires afin de servir de socle à leurs prospections.

Les éléments d'expertise suivants ont été collectés au sein d'un tableau :

	A	B	C	D	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z	AA	AB	AC	AD
1	num_	date_saisi	coord_	coord_	num_	num_G	essence	vitalite	circinf	BM_s	BM_p	trous_	cerambyx	cav_ba	cav_inter	cav_haut	decol&fiss	Champig	lianes	valeur_tot	classe	remarque
2	N° Inventaire chrono	Date de saisie	Coordonnées GPS WGS 84 X	Coordonnées GPS WGS 84 Y	N°îlot	N° GPS	Essence	Vitalité	Classe circonf	Bois mort au sol	Bois mort sur pied	Trous de pics	Galeries de Cerambyx cerdo	cavites basses	cavités intermédiaires	cavités hautes	Décollement et fissures	Champignons	lianes	Valeur totale	Classe	Remarques
1139	0	07/04/2009	0	0	0	1139	CHV	V	1	1	1	0	0	1	2	0	1	0	0	7	0	isapro
1140	0	07/04/2009	0	0	0	1140	CHY	V	2	1	3	0	1	0	2	1	2	0	0	12	0	0
1141	0	07/04/2009	0	0	0	1141	CHY	V	3	1	2	0	0	0	0	1	2	0	0	9	0	0
1142	0	07/04/2009	0	0	0	1142	CHY	V	3	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	7	0	arbre d avenir
1143	0	07/04/2009	0	0	0	1143	CHY	V	3	1	1	0	0	0	0	2	1	0	0	8	0	arbre d avenir
1144	0	07/04/2009	0	0	33	1144	CHV	V	1	1	1	0	0	0	2	0	1	3	0	9	0	imyco
1145	0	07/04/2009	0	0	33	1145	CHV	V	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0
1146	0	07/04/2009	0	0	33	1146	CHV	V	1	0	1	0	0	0	3	0	0	0	0	5	0	0
1147	0	07/04/2009	0	0	0	1147	CHY	V	2	0	2	0	0	0	1	0	1	0	0	6	0	terreau
1148	0	07/04/2009	0	0	0	1148	CHV	V	2	0	2	0	2	0	0	3	2	0	0	11	0	ichiro isapro
1149	0	07/04/2009	0	0	0	1149	CHV	V	3	0	2	0	2	1	0	1	2	0	0	11	0	ichiro isapro
1150	0	07/04/2009	0	0	0	1150	CHV	V	2	0	2	0	2	0	0	1	1	1	0	9	0	0
1151	0	07/04/2009	0	0	0	1151	CHV	V	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	4	0	0
1152	0	07/04/2009	0	0	34	1152	CHY	V	3	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	5	0	arbre d avenir
1153	0	07/04/2009	0	0	34	1153	CHY	V	4	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	7	0	arbre d avenir
1154	0	07/04/2009	0	0	34	1154	CHY	V	3	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	7	0	arbre d avenir
1155	0	07/04/2009	0	0	34	1155	CHY	V	3	0	2	0	1	1	3	0	2	1	1	14	0	isapro terreau
1156	0	07/04/2009	0	0	34	1156	CHY	V	3	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	6	0	arbre d avenir
1157	0	07/04/2009	0	0	34	1157	CHY	V	2	0	1	0	0	0	0	2	1	0	1	7	0	isapro terreau
1158	0	07/04/2009	0	0	0	1158	CHY	V	4	0	2	0	2	0	0	1	2	0	1	12	0	0
1159	0	07/04/2009	0	0	0	1159	CHY	V	2	0	2	0	0	0	0	0	2	1	0	7	0	arbre d avenir
1160	0	07/04/2009	0	0	0	1160	CHY	V	5	3	3	0	0	0	0	3	2	1	0	17	0	arbre d avenir
1161	0	07/04/2009	0	0	0	1161	CHY	V	5	0	2	1	2	0	0	3	2	0	1	16	0	arbre d avenir
1162	0	07/04/2009	0	0	0	1162	CHY	V	2	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	6	0	arbre d avenir
1163	0	10/04/2009	0	0	35	1163	CHY	V	2	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0	9	0	0

Arbres tableau / Codification / Code essence simplifié / Code Essence

- essence de l'arbre,
- vitalité,
- circonférence de l'arbre,
- présence de bois mort sur l'arbre,
- présence de bois mort au sol,
- présence d'oiseaux ou de traces d'exploitation par les oiseaux (nid, pelotes, trous et loges de pics),
- présence parmi les traces laissées par les insectes de galeries ou trous d'entrée de cerambycidés,
- présence de cavités en précisant leur localisation sur l'arbre (basse = inférieur à 50 cm de haut, moyenne = entre 50 cm et 2 mètres de haut, haute = supérieure à 2 mètres)
- présence de décollement d'écorce,
- présence de champignons (polypores et autres saprophytes),
- présence de lierre.

A l'exception de l'essence de l'arbre, l'ensemble de ces éléments a fait l'objet d'une quantification chiffrée selon une échelle de valeurs :

- l'**essence** de l'arbre (par exemple, CHV veut dire Chêne vert et CHY, chêne pubescent…)

Codes Essence (Codification ONF Nationale)	
CCOD_ESS	**LLIB_ESS**
A.F	Autres Feuillus
A.R	Autres Résineux
CHV	Chêne vert
CHY	Chêne pubescent
ERC	Erable champêtre
ERM	Erable de Montpellier
GEC	Genévrier commun
GEO	Genévrier oxycèdre
MER	Merisier
PEB	Peuplier blanc
PEU	Peupliers divers
P.S	Pin sylvestre
P.A	Pin d'Alep
SOR	Sorbier des oiseleurs
TIG	Tilleul à grandes feuilles

- la présence d'**îlot** (zone avec une forte concentration en ARB)

N° îlot	
0	Arbre isolé non inclus dans un îlot
X	N° X de l'îlot dans lequel l'ARB est intégré

- la **circonférence** de l'arbre (de 1 à 6)

Classes de circonférence	
1	<1m
2	entre 1 et 2 m
3	entre 2 et 3 m
4	entre 3 et 4 m
5	entre 4 et 5 m
6	plus de 5 m

- la présence ou non de **bois mort** (BM) **sur l'arbre** (de 0 à 3)

Bois mort sur pied	
0	Pas de bois mort
1	Faible volume (branchettes, branches)
2	Volume moyen (charpentières)
3	Volume Important

- la présence ou non de **bois mort au sol** (de 0 à 3)

Bois mort au sol (provenant de l'ARB)	
0	Pas de bois mort
1	Faible volume (branchettes, branches)
2	Volume moyen (charpentières)
3	Volume élevé (Plusieurs grosses charpentières ou parties de tronc)

- la présence ou non de **cavités** (micro ou macro) qui seront soient basses, soient intermédiaires, soient hautes (de 0 à 3)

Macrocavités basses (au contact du sol ou < 50 cm) Macrocavités intermédiaires (entre 50 cm et 2 m) Macrocavités hautes (sur tronc et charpentières au dessus de 2 m)	
0	Pas de macrocavités
1	1 macrocavité
2	2 macrocavités
3	3 macrocavités et plus

Microcavités hautes

Macro cavité haute et trou de pics

- la présence de **trou(s) de pic**

Trous de pics	
0	Pas de trou de pic
1	1 trou de pic
2	2 trous de pic
3	3 trous de pic et plus

- la présence ou non de **galeries de Cerambyx Cerdo** avec ou sans **sciure** (grand capricorne) (de 0 à 2)

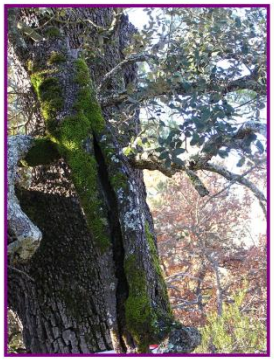
Galeries de Cerambyx cerdo	
0	Galerie non apparente
1	Galerie apparente
2	Galeries apparentes avec présence de sciure

Sciure au pied d'un arbre

- le niveau de **décollement** de l'écorce (de 0 à 3) et la **fissuration**

Décollement d'écorce et fissuration	
0	Pas de décollement visible
1	Décollement faible (au niveau des branches)
2	Décollement moyen (au niveau des branches et charpentières)
3	Décollement important (au niveau du tronc et grosses charpentières)

Décollement d'écorce
(qualifié de niveau 2)



Fissure le long d'un tronc

- la présence ou non **de champignon(s)** (de 0 à 3)

Champignons visibles sur écorce (polypores, croûtes, ...)	
0	Pas de champignons visibles
1	1 individu
2	2 individus
3	3 individus et plus

- la présence ou non de **lianes** (0 ou 1)

Lianes	
0	Pas de lianes présentes
1	Lianes présentes (clématite, lierre)

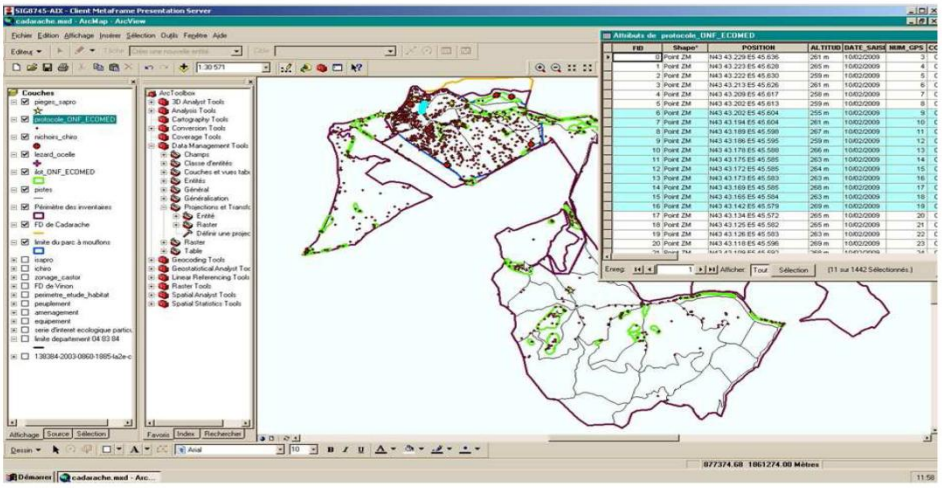
Source : Photos ONF

- des **remarques**

Remarques	Signification
imyco	Arbre présentant un intérêt mycologique
ichiro	Arbre présentant un intérêt pour les chiroptères
isapro	Arbre présentant un intérêt pour les insectes saprophages
imyco isapro ichiro	Arbre présentant un triple intérêt : mycologique, chiroptère et insectes sapro
ichiro ++	Arbre à Très fort intérêt pour les chiroptères
isapro ++	Arbre à Très fort intérêt pour les saprophages
ichiro isapro	
imyco isapro	
ichiro imyco	
ichiro isapro terreau	
ichiro terreau	
isapro terreau	
petard	Gros Arbre mort en décomposition
petard terreau	Gros Arbre en décomposition avec présence de terreau
petard ichiro et terreau	
petard ichiro imyco	
petard ichiro	
suspicion osmoderme	
petard suspicion	
fissures chiro	
terreau	
arbre d'avenir	Arbre à conserver car futur ARB

Procédure de géoréférencement, de marquage et de rentrée des données dans l'ordinateur, d'un ARB
Photos J. Guyot / ONF

Toutes les données collectées ont été intégrées à un Système d'Information Géographique afin d'obtenir une couche SIG avec la localisation des ARB, associée à une table attributaire comportant toutes les informations de l'expertise.



Vue du Projet SIG sur ArcGis

ANNEXE 4 : Estimation des limites spatiales et temporelles et conséquences pour la compensation.

Combien d'années de nature en France ?

En France, les surfaces artificialisés augmentent d'années en années aux dépens des terres agricoles et des milieux naturels. Cette tendance est d'ailleurs en constante augmentation depuis plusieurs années (MEDDE, 2013c[18]).
Une question se pose alors : si nous poursuivons le rythme actuel d'aménagement du territoire, combien d'années de nature reste-t-il en France ?

Pour cela, il est possible d'utiliser les chiffres des enquêtes Teruti et Teruti-Lucas permettant de distinguer (France métropolitaine) :

- la surface non artificialisée = 49 494 500 ha
- la surface non imperméabilisée = 51 227 500ha
- le taux annuel d'artificialisation[19] = 79 400 ha/an (période 2006-2011)
- le taux annuel d'imperméabilisation[20] = 58 591 ha/an (période 2006-2010)

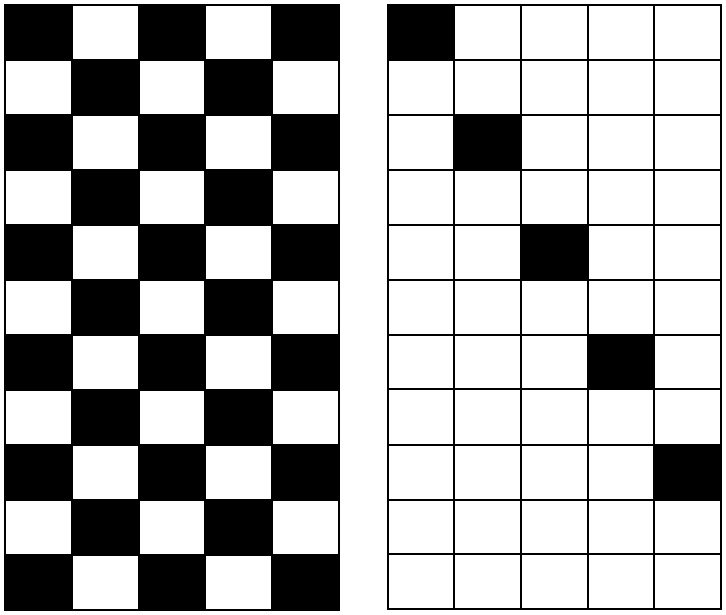
Nous pouvons ensuite calculer le nombre d'années restantes de nature en divisant la surface non artificialisée/imperméabilisée par le taux annuel d'artificialisation/imperméabilisation :

- nombre d'années restantes de nature avant artificialisation totale = 623 ans
- nombre d'années restantes de nature avant imperméabilisation totale = 874 ans

Combien d'années de compensation en France ?

Si nous poursuivons le rythme actuel d'aménagement, sur quelle durabilité se place l'usage de la compensation en France ?
Prenons deux types de ratios qui correspondraient à une exigence faible (ratio de 1 :1) et une exigence forte de compensation (ratio de 10 :1 ; 10 ha de surface compensée pour 1 ha de surface impactée).

[18] http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/indicateurs-indices/f/1934/1339/artificialisation-sols.html
[19] les surfaces artificialisées comprennent les sols imperméabilisés et les autres sols artificialisés : mines, carrières, décharges, chantiers, terrains vagues, ainsi que les espaces verts artificialisés - espaces verts urbains, équipements sportifs et de loisirs.
[20] les surfaces imperméabilisées comprennent les sols bâtis et les revêtus ou stabilisés : routes, voies ferrées, parcs de stationnements, etc.



Conséquences des valeurs de ratios de compensation sur la consommation globale de nature. A gauche : ratio de 1 :1, 50% de la surface de nature est préservée ; à droite : ratio de 10 :1, 91% de la surface de nature est préservée. Les surfaces d'aménagement sont en noir et les surfaces de compensation sont en blanc.

L'application de ratios de 1 :1 aurait pour conséquence les durées de compensation suivantes :

- nombre d'années de compensation face à l'artificialisation totale = 311.5 ans
- nombre d'années de compensation face à l'imperméabilisation totale = 437 ans.

L'application de ratios de 1 :10 aurait pour conséquence les durées de compensation suivantes :

- nombre d'années de compensation face à l'artificialisation totale = 56 ans
- nombre d'années de compensation face à l'imperméabilisation totale = 79 ans.

Remarques

Ces chiffres apportent des ordres de grandeur dans l'hypothèse où nous prolongerions le rythme actuel d'aménagement du territoire. Pour des prédictions plus fines, il serait nécessaire d'intégrer les tendances des politiques publiques de préservation de la biodiversité (e.g., surfaces protégées, évolution), des paramètres d'occupations des sols (e.g., aires non constructibles), ainsi que des paramètres socio-économiques (perceptions de la biodiversité, prix du foncier, etc.).

En pratique, il est peu probable que l'aménagement du territoire mène jusqu'à la disparition totale des espaces naturels en France. En effet, à mesure que les surfaces naturelles diminuent, et que la compensation se déploie, les projets d'infrastructures risquent de rentrer très rapidement en conflit pour les surfaces nécessaires à la production agricole et forestière d'une part, et celles nécessaires à la compensation d'autre part. Au niveau agricole, si l'objectif est de maintenir les productions actuelles au niveau national, le risque d'une perte continue des surfaces de production est d'entraîner une intensification des pratiques sur les surfaces restantes. Cependant, l'intensification agricole se heurte à plusieurs obstacles dont la stagnation des rendements dans les productions déjà fortement intensifiées (Ministère de l'agriculture, 2011), ou encore à une volonté de plus en plus affirmée par la société de tendre vers des méthodes plus sobres sur un plan énergétique et écologique (MEDDE, 2013a). La compensation, quant à elle, risque de se généraliser et de monter en exigence au fur et à mesure que les problèmes écologiques s'accumulent. Les besoins de surfaces pourraient rapidement croître. Les aires protégées pourraient également devenir de plus en nombreuses dans les prochaines décennies (UNEP-WCMC, 2007 ; TEEB, 2010). Dans un tel contexte de consommation d'espace, il faut s'attendre à ce que le couple impact-compensation rencontre rapidement un point de saturation, plus tôt que les estimations ci-dessus.

ARTICLES

Article 1

Offsets and conservation of the species of the EU Habitats and Birds Directives

Baptiste Regnery - Denis Couvet - Christian Kerbiriou

2013

Conservation Biology

Conservation Biology

Contributed Paper

Offsets and Conservation of the Species of the EU Habitats and Birds Directives

BAPTISTE REGNERY, DENIS COUVET, AND CHRISTIAN KERBIRIOU

Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 7204, Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations, 55 Rue Buffon, 75005 Paris, France, email regnery@mnhn.fr

Abstract: *Biodiversity offsets are intended to achieve no net loss of biodiversity due to economic and human development. A variety of biodiversity components are addressed by offset policies. It is required that loss of protected species due to development be offset under the EU Habitats and Birds Directives in Europe. We call this type of offset a species-equality offset because the offset pertains to the same species affected by the development project. Whether species equality can be achieved by offset design is unknown. We addressed this gap by reviewing derogation files (i.e., specific files that describe mitigation measures to ensure no net loss under the EU Habitats and Birds Directives) from 85 development projects in France (2009–2010). We collected information on type of effect (reversible vs. irreversible) and characteristics of affected and offset sites (i.e., types of species, total area). We analyzed how the type of effect and the affected-site characteristics influenced the occurrence of offset measures. The proportion of species targeted by offset measures (i.e., offset species) increased with the irreversibility of the effect of development and the conservation status of the species affected by development (i.e., affected species). Not all effects on endangered species (International Union for Conservation of Nature Red List) were offset; on average, 82% of affected species would be offset. Twenty-six percent of species of least concern were offset species. Thirty-five percent of development projects considered all affected species in their offset measures. Species richness was much lower in offset sites than in developed sites even after offset proposals. For developed areas where species richness was relatively high before development, species richness at offset sites was 5–10 times lower. The species-equality principle appears to have been applied only partially in offset policies, as in the EU directives. We suggest the application of this principle through offsets is highly important for the long-term conservation of biodiversity in Europe.*

Keywords: conservation status, offset policies, biodiversity offset, species equality

Compensaciones y Conservación de las Especies de las Directivas de Hábitats y Aves de la UE

Resumen: *Las compensaciones de biodiversidad tienen la intención de alcanzar la no-pérdida neta de la biodiversidad debido al desarrollo humano y económico. Una variedad de componentes de la biodiversidad están señalados por políticas de compensación. Se requiere que la pérdida de especies protegidas debido al desarrollo sea compensada bajo las Directivas de Hábitats y Aves de la Unión Europea. Llamamos a este tipo de compensación una compensación de igualdad de especies porque pertenece a las mismas especies afectadas por el proyecto de desarrollo. Se desconoce si la igualdad de especies se puede obtener mediante el diseño de compensaciones. Nos dirigimos a este vacío al revisar archivos de derogación (p. ej.: archivos específicos que describen las medidas de mitigación para asegurar la no-pérdida bajo las Directivas de Hábitats y Aves de la UE) de 85 proyectos de desarrollo en Francia (2009–2010). Colectamos información sobre el tipo de efecto (reversible vs. irreversible) y sobre las características de los sitios afectados y de compensación (p. ej.: tipos de especies, área total). Analizamos como el tipo de efecto y las características del sitio afectado influenciaron la ocurrencia de las medidas de compensación. La proporción de especies enfocadas por las medidas de compensación (p. ej.: especies afectadas). No todos los efectos sobre las especies en peligro (Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) fueron compensaciones; en promedio el 82% de las especies afectadas serían compensaciones. El 26% de las especies de menor preocupación fueron especies de compensación. El 35% de los proyectos de desarrollo consideraban a todas las especies afectadas*

Paper submitted May 23, 2012; revised manuscript accepted April 4, 2013.

Conservation Biology, Volume 00, No. 0, 1–9
© 2013 Society for Conservation Biology
DOI: 10.1111/cobi.12123

en sus medidas de compensación. La riqueza de especies fue mucho más baja en los sitios de compensación que en sitios desarrollados, aún después de las propuestas de compensación. Para las áreas desarrolladas donde la riqueza de especies fue relativamente alta antes del desarrollo, la riqueza de especies en sitios de compensación fue entre 5 – 10 veces más baja. El principio de igualdad de especies parece haber sido aplicado parcialmente en políticas de compensación, como en las directivas de la UE. Sugerimos que la aplicación de este principio a través de compensaciones es muy importante para la conservación a largo plazo de la biodiversidad en Europa.

Palabras Clave: compensación de biodiversidad, estado de conservación, igualdad de especies, políticas de compensación

Introduction

Habitat destruction and transformation of land through development (e.g., roads, commercial centers, sandpits) is currently one of the greatest threats to biodiversity (Balmford & Bond 2005), and this threat is likely to continue (Giam et al. 2010). In addition to habitat loss, development leads to the fragmentation of species' habitats, land-use changes, and pollution (Davenport & Davenport 2006; Quintero & Mathur 2011). However, there are strong political and economic pressures to build new development projects (MEA 2005; World Bank 2007; Quintero & Mathur 2011).

To limit the negative effects of project development on biodiversity, many countries consider biodiversity offsets in the context of the mitigation hierarchy (Fox & Nino-Murcia 2005; McKenney & Kiesecker 2010; BBOP 2012). This hierarchy includes a 4-step procedure. First, avoid effects of development on biodiversity (e.g., avoid development in areas where threatened species occur). Second, reduce the size of the affected area or reduce fragmentation of native vegetation (e.g., through the construction of wildlife crossings). Third, conduct on-site restoration or rehabilitation to correct the effects of the project (e.g., restoration of a sandpit after development). Fourth, implement offset measures to compensate for residual effects (i.e., effects that could not be suppressed by the first 3 steps). Mitigation hierarchy (avoiding, reducing, restoring, and offsetting effects) is intended to achieve a no net loss of biodiversity or a net environmental benefit, and both of these require a so-called ecological equivalence between biodiversity losses (i.e., residual effects) and biodiversity gains through offset measures implemented outside the development site (Quétier & Lavorel 2011). Offsets are supposed to generate gains in biodiversity through management measures (e.g., restoration or creation of habitat on offset sites) (Maron et al. 2012). Measures to reduce the negative effect of other anthropogenic pressures on offset sites are also considered. For example, land acquisition and the legal protection of areas to reduce certain threats (e.g., disturbance from tourists or intensive agriculture) are considered.

Assessing ecological equivalence requires comparing biodiversity losses and gains on affected and offset sites. To do this, offsets often aim to compensate for the same types of biodiversity found in the affected sites in terms of species, habitats, and ecosystem functions (BBOP 2012). When the types of biodiversity are the same between affected and offset sites, biodiversity offset is termed "in-kind" or "like for like" (Hayes & Morrison-Saunders 2007; McKenney & Kiesecker 2010; BBOP 2012). This type of offset is highly accepted in the development of offset policy frameworks, especially for conserving protected species. Examples include the U.S. Endangered Species Act (since 1973) (Fox & Nino-Murcia 2005), the management policy of fish habitats in Canada (since 1986) (Harper & Quigley 2005), and the Australian Environment Protection and Biodiversity Conservation Act (since 1999) (Australian Government 2007). In the European Union, offsets to protect species are strictly regulated by the EU Habitats and Birds Directives (EEC 1992, 2009 [articles 16 and 9, respectively]), which are the most influential policy frameworks in European nature conservation (Fontaine et al. 2007). All these policies assume effective species-by-species offsets that we call species equality (i.e., the species affected by development projects are affected by offset projects). Species equality is a key step in the goal of no net loss of biodiversity. However, the achievement of species equality in offset design remains poorly known, especially in Europe.

We explored how the principle of species equality is enforced in France, an EU member, under the EU Habitats and Birds Directives. We investigated how many development projects in France included offsets and upheld species-equality principles; the factors that most affected the achievement of species equality; and the relation between richness of affected species and richness of offset species (i.e., species targeted by offset measures).

Methods

Species Protection Status and the European Legal Framework

Species protection in Europe is based on the EU Habitats Directive and the EU Birds Directive. Over 900 animal and plant species are protected under Annex IV of the EU Habitats Directive 92/43/EEC (EEC 1992), and all wild birds are protected under Article 1 of the EU Birds Directive 2009/147/EC (codified version of

Table 1. Information extracted from the derogation files of the 85 development projects.

Criteria	*Description*	*Variable*
Type of project	transport (e.g., road, railway), commercial (e.g., shop, shopping center), housing, sandpit, waste landfill, tourism (e.g., tourist park, ski trail), other (e.g., water project, maintenance of electric lines)	category of project
Type of effect	duration of the effects	reversible or irreversible
Affected site	species present at the affected site	name of species
	taxonomic group of affected species	plant, insect, mammal, amphibian, reptile, bird
	French Red List of affected species	
	legal protection status of the affected species	Annexes of EU Birds (I) and Habitats Directives (IV, II, II*—species of "priority interest")
	affected area	total affected area
Offset site(s)	affected species targeted but not present on the offset site(s)	name of species
	affected species targeted and present on the offset site(s)	name of species
	other species targeted by offset measures but not affected by development project	yes or no
	offset area	total offset area

Directive 79/409/EEC as amended) (EEC 2009). The protection of these species prohibits the destruction or alteration of their habitats and aims to maintain or restore a favorable conservation status to these species (EEC 1992, 2009). When developers cannot avoid negatively affecting a species (considering the economic and social issues of development projects), strict protection may be bypassed through derogations under articles 16 and 9 of EU Habitats and Birds Directives. According to these articles, development projects are allowed under the condition that they do not detrimentally affect the maintenance of a favorable conservation status of the populations of the species concerned (EEC 1992, 2009). To achieve these objectives, European countries must achieve species equality to demonstrate that derogations are "neutral or positive for a species" (EC 2007). This requirement drives the need to provide effective avoidance, reduction, on-site restoration, and offset measures (EC 2007).

The protection of species listed in EU directives applies to all European countries. Furthermore, in many European countries, the initial lists of protected species were defined prior to the application of the Habitats Directive (1992); hence, the national protected species lists often contain species in addition to those listed in the Habitats Directive (mostly endemic species and species in decline at a national scale). In France, the derogations in the EU directives are included in the Ministerial decree of 19 February 2007, and they apply to all protected species, irrespective of the protection extent.

Development Projects

We reviewed the derogation files of 85 development projects (e.g., roads, sandpits, commercial centers). Each file related to the derogation of strict species protection under the EU Habitats and Birds Directives. They contained impact assessments and accounts of measures taken to mitigate residual effects on protected species (see Supporting Information for details about the content of derogation files). We selected the most recent files available at the French Ministry of Ecology. They included 73 files transmitted in 2010 and the last 12 files transmitted in 2009. The files from 2010 represented 95% of the annual derogation files. We could not analyze other 2010 derogation files because they were still being evaluated by the Ministry or were being litigated.

There were 7 types of projects and 2 types of effects with regard to duration of the project (Table 1). Reversible effects corresponded to projects with operating times of <30 years that could be ecologically restored after operation (e.g., sandpits, landfill sites, hydraulic maintenance operations). Irreversible effects were associated with projects that had operating times >30 years or that could not be restored (e.g., road construction, shopping centers).

In total, 253 species were affected by all development projects: 161 were protected at continental and national extents (i.e., species listed in Annex IV of the EU Habitats Directive, species listed in the EU Birds Directive) and 92 were protected nationally.

Evaluation Criteria of Offset Proposals

We assessed offset proposals from technical and biological criteria contained in the derogation files (Table 1). To examine the use of the species-equality principle, we determined which species were specifically targeted by offset measures (i.e., among the affected species, the species for which the offset measures [ecological engineering, land acquisition, or protection] were devised).

We added 2 criteria that were not mentioned in the derogation files: legal protection status of the species and conservation status (Table 1). We considered the legal protection status at the European scale (Appendices II and II* of the Habitats Directive and Appendix I of the

Birds Directive confer a priority value for such species [see Supporting Information]). The legal protection status is currently used for conservation purposes (Donald et al. 2007; Pullin et al. 2009); however, there may be differences between legal protection and conservation status (Fontaine et al. 2007). Therefore, we also used the National Red List for France (IUCN 2011), which was prepared according to International Union for Conservation of Nature (IUCN) Red List Categories and Criteria. Species on the National Red List of France accounted for 89% of the species included in the database (some species, such as some plants and invertebrates, were not on the national list). Files contained species from 4 red-list categories: least concern, near threatened, vulnerable, and endangered (IUCN). We did not evaluate species in the unknown red-list category (equivalent to the IUCN data deficient or not evaluated).

Offset policies may have different requirements on the time lag between project effects and offset measures (McKenney & Kiesecker 2010). We referred to the Guidance document of article 16 of the Habitats Directive (EEC 2007) to avoid possible biases due to the interpretation of terms sometimes used in derogation files. The European Commission specifies "that offsets would have to be effective before or at the latest when deterioration or destruction of a breeding site or resting place starts to take place" because temporary losses need to be offset (Bekessy et al. 2010; BBOP 2012). Thus, we did not consider offset measures implemented after development, especially on-site restoration or rehabilitation measures that are sometimes proposed several years after effects have occurred (e.g., rehabilitation of a mine after development).

Statistical Analyses

We used linear discriminant analyses (R package MASS) to differentiate the projects that contain no offsets, partial offsets, or uphold the species-equality principle. Explanatory variables were the main types of projects (transport, sandpit, commercial), type of effects (irreversible versus reversible), and affected site characteristics (site area, species richness, mean conservation status). To determine mean conservation status, we averaged the national red-list category of the species present at each site (Supporting Information). We tested the significance of the discriminant analysis with a multivariate analysis of variance (MANOVA) (R package stat) that allowed treating the group of response variables as one multivariate response (Hand & Taylor 1987). To determine the occurrence of offset measures in the derogation files, we used a generalized linear model (GLM) in which presence or absence of offset measures was the binary dependent variable. Explanatory variables were type of effect, mean conservation status, and the affected species richness. Total species richness was not available in the derogation files; therefore, species richness refers to the richness of the protected species, that is for each derogation file, the number of protected species listed as present at the affected site (hereinafter affected species richness) and the number of protected species targeted by offset measures (hereafter offset species richness).

We examined the effect of the species' characteristics variables (National Red List of France, legal protection status, and taxonomic group), species richness, and the type of effects on the probability that the effects of development on a species would be offset. We used a GLM with a mixed effect on species names (GLMM) (R package lme4) and the presence or absence of offset measures per species as the binary dependent variables. Species' characteristics were not all independent; they were not included in our models so we could avoid multicollinearity (Crawley 2009). For each species characteristic, we compared Akaike's information criterion (AIC) of simple models (each species characteristic was modeled as a unique explanatory variable) and selected the best model as that with the lowest AIC value (Crawley 2009). Then, we used the variable selected in the GLMM (species characteristic + species richness + type of effect).

We compared affected and offset species richness with a GLM with a Poisson error distribution (species richness was considered count data) (Crawley 2009). We also compared affected and offset log-transformed areas with a GLM with a normal error distribution. We then studied the relation of affected species richness to offset species richness with a GLM and a GLM with a broken-line relation (both models had a Poisson error distribution) to detect a possible threshold value in the offsets (R package segmented) (Muggeo 2008).

Independencies among the explanatory variables were systematically checked when multiple regressions were performed (Supporting Information). We analyzed data with R statistical software (R Development Core Team 2011). Data were deemed significant if $\alpha < 0.05$.

Results

Offset Application

Project offsets fell into 3 categories: no offset, partial offset, and species equality. No-offset projects did not mention any offset measures nor did they include projects that confused offset measures with reducing or accompanying measures (e.g., financial aid provided to research programs). Partial offset projects offset effects on some of the affected species but not all affected species. Species-equality projects offset effects on all affected species. Six of these projects provided a net positive effect (i.e., projects offset every affected species plus other unaffected protected species). Of the 85 development projects, 19 had no offset measures (8 of the 19 had

Table 2. Occurrence of offset measures as a function of different species' characteristic variables.

Explanatory variable	*Effect size (SE)*[a]	*AIC*[b]	*p*
All species			
French National Red List category[c]	EN 3.57 (1.07) > VU 2.4 (0.61) > NT 0.65 (0.36) > LC[d] −1.49 (0.15)	552.5[e]	<0.001
Taxonomic group	insect 2.53 (0.48) > plant 2.34 (0.39) > reptile 1.74 (0.43) > amphibian 1.45 (0.4) > mammal 0.57 (0.45) > bird[d] −2.72 (0.26)	672.6	<0.001
Nonbird species			
French National Red List category[c]	EN 3.57 (1.07) > VU 2.4 (0.61) > NT 0.65 (0.36) > LC[d] −1.49 (0.15)	363.4[e]	<0.001
European protection	Nat. prot. 0.33 (0.32) > Eur. prot.[d] -1.25 (0.23)	508.0	=0.30
Annex IV of Habitats Directive	not Ann. IV 0.47 (0.32) > Ann. IV[d] −1.33 (0.24)	507.0	=0.15
Annex II of Habitats Directive	Ann. II 0.35 (0.2) > not Ann. II[d] −1.12 (0.17)	508.3	=0.39
Annex II* of Habitats Directive species of priority interest)	Ann. II* 2.07 (1.52) > not Ann. II*[d] −1.09 (0.16)	507.2	=0.17
Birds			
French National Red List category[c]	EN 3.10 (1.64) > VU 2.07 (0.8)> NT 1.06 (0.85) > LC[d] −3.10 (0.31)	173.2[e]	=0.001
Annex I of Birds Directive	Ann. I 1.39 (0.6) > not Ann. I[d] −3.13 (0.33)	177.2	=0.02

[a]*Estimate of the generalized linear models with a binomial distribution and a mixed effect on species, names.*
[b]*Akaike information criterion.*
[c]*LC, least concern; NT, near threatened; VU, vulnerable; EN, endangered.*
[d]*Intercept of the model.*
[e]*The AIC of the selected models.*

confused offset) and 66 included offset measures. Of the 66 projects with offset measures, 36 partially offset effects and 30 offset 100% of effects.

These categories could not be differentiated by type of development, type of effect, or site characteristics (MANOVA, Wilks' $\lambda = 0.76$, $F_{2,62} = 1.15$, $p = 0.32$). The probability of presence of offset measures was positively affected by mean conservation status (GLM, $F_{1,62} = 15.50$, slope estimate [SE] = 3.51 [1.8]; $p < 0.001$), whereas no significant effect of the type of effect ($F_{1,62} = 2.04$; slope estimates: irreversible effects [intercept] = −2.88 [2], reversible effects = −0.93 [0.75]; $p = 0.16$) or species richness ($F_{1,62} = 1.23$; slope estimate = 0.03 [0.03]; $p = 0.21$) was detected. Thus, effects had a lower probability of being offset in communities where the mean conservation status of species was low than where species had a high mean conservation status. The same pattern occurred with or without the projects that did not contain offset measures.

Species Equality, Species Status, and Effect Type

National red-list category explained the presence of offset measures better than legal-protection status or taxonomic group (Table 2). Legal protection had no significant effect, except for birds (Table 2). However, national red-list category was the best explanatory variable for birds (Table 2).

National red-list category had a positive effect on the choices of offset species (GLMM, $z = 5.568$, estimates [SE]: least concern [intercept] = −0.39 [0.24], near threatened = 0.99 [0.36], vulnerable = 1.78 [0.47], endangered = 3.47 [0.99]; p <0.001). For species with a highconservation status, effects had a higher probability of being offset than for species with a low conservation status. On average, the proportion of offset species (the number of offset species divided by the number of affected species) was 3 times higher for endangered species than for species of least concern (proportion of offset species: least concern = 26% [5]; endangered = 82% [12]) (Fig. 1). However, the proportion of offset species was <100%, even for endangered species (Fig. 1).

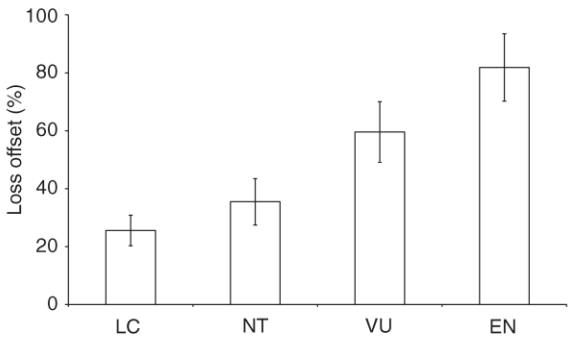


Figure 1. Species loss offset as a function of conservation status (French National Red List) (LC, least concern; NT, near threatened; VU, vulnerable; EN, endangered).

Affected species were offset less when effects of development were reversible than when effects were irreversible (GLMM, $z = -3.839$, estimates [SE]: irreversible effects [intercept] = −1.41 [0.33], reversible effects = −1.07 [0.28]; $p < 0.001$) (proportion of offset species

(SE): irreversible = 54% [6%], reversible = 29% [6%]). Affected species were significantly less offset where species richness was high than where species richness was low ($z = -6.437$, slope estimate = −0.05 [0.008]; $p < 0.001$).

Species Equality and Species Richness at Affected sites

The offset sites had 5 times less species richness than the affected sites (mean species richness [SE]: affected sites = 8.9 [1.38], offset sites = 1.74 [0.21]; GLM, $F_{1,168} = 43.521$; $p < 0.001$). The total offset area (sometimes distributed in several offset sites close to each other) were smaller than the affected area (total area per project: affected sites = 34.64 ha [5.98], offset sites = 22.12 ha [6.27]; GLM, $F_{1,166} = 30.983$; $p < 0.001$).

There was a positive relation between affected species richness and the offset species richness (slope β [SE] = 0.027 [0.005]; $p < 0.001$). However, a segmented model with a break point at affected species richness of 8 better explained the offset species richness than the linear model (AIC for linear model = 307.73, AIC for segmented model = 295.54). Thus, the segmented model helped distinguish 2 different categories of offset projects with regard to affected species richness: <8 affected species, where the relation between affected species richness and offset species richness was significant and positive (slope $\beta = 0.125$ [0.030]; $p < 0.001$), and >8 affected species, where there was no significant relation between the affected species richness and offset species richness ($p = 1$). Thus, the percentage of offset species was higher in the <8 affected species category (56% [6]) than in the >8 affected species category (= 17% [3]).

Discussion

Offsets for protected species are intended to ensure that there is "no net loss" of species by improving the ecological conditions outside the affected site. Our analysis of the derogation files subjected to the EU Habitats and Birds Directives highlighted that this type of offset is moderately enforced in practice.

Offset Application

All development projects had residual effects on protected species before offset proposals. However, in 11 projects offset measures were not devised. Avoidance, reduction, and on-site restoration or rehabilitation were the only measures implemented to counterbalance development effects, and the measures did not achieve the no-net-loss objective. Indeed, offset measures are the only measures that specifically aim to offset residual effects of development projects (Quétier & Lavorel 2011; Quintero & Mathur 2011; BBOP 2012). In 8 other projects, offsets were confused with reduction, on-site restoration, or accompanying measures that did not match the project's effects (e.g., financial aid to research programs). Such confusion in mitigation interpretation was recently highlighted by Villarroya and Puig (2010), and our results show that confusion by developers and regulators can lead to no offset measures implemented in development projects.

Species Equality, Species Conservation Status, and Type of Effects

The probability of a species being offset depended on the national red-list categories, not on legal protection. Offset measures were absent for many species, but vulnerable and endangered species were more often considered for offset measures than nonthreatened species, especially species of least concern (Fig. 1). A possible compensatory effect for the latter species is that they may ultimately be present in some offset sites but not noted because they may be searched for less than more threatened species. Although this possibility cannot be eliminated, our data do not support this interpretation because total offset area was 37% smaller than the affected area, and there should be a corresponding decrease of species richness in these communities (Rosenzweig 1995). Furthermore, because some ecological processes depend on the amount of habitat (e.g., immigration, extinction; Rosenzweig 1995), small offset areas introduce an uncertainty in efficient offset of species over time.

A lower proportion of affected species was offset when there were reversible effects than when there were irreversible effects. A possible explanation for this is that projects involving reversible effects tend to have reduction or on-site restoration measures rather than offset measures (proportion of projects without offset measures: irreversible = 16%; reversible = 50%). On-site restoration may offer interesting conservation benefits (e.g., restoration of sandpits may occasionally create habitats and pioneer vegetation for rare and specialist species; Yuan et al. 2006). However, we found that even in these cases, the offset remained incomplete. After temporary development, landscapes and ecosystems often differed from the initial landscape and ecosystems; therefore, restoration measures did not consider the same biodiversity components. Furthermore, on-site restoration does not allow offsetting of the temporary losses due to the development projects because restoration measures only occur after the effects have ceased and recovery may not be achieved until long after the start of effects.

Species Equality and Species Richness at Affected Sites

Affected species richness and offset species richness were positively related at sites with low-species richness (<8 affected species) but not at sites with high-species richness (>8 affected species). Consequently, species at sites with a large number of protected species were less offset than species at sites that had lower protected species richness (proportion of offset species was 3 times higher when projects affected <8 species than

when they affected >8 species). This result reveals the limits in the achievement of the species-equality principle for rich-species communities. Most offset measures (52%) aimed to increase habitat area or to improve habitat quality for species already present on offset sites and hence would not increase species richness on offset sites. Significant gains in species richness might rather be achieved by creating or recreating conditions for additional species (i.e., for affected species not present on offset sites but likely to benefit from offset measures) and thus turning offset sites of low-species richness into sites of higher species richness.

Consequences for Biodiversity of Current Offset Practices

The EU directives aim to maintain the species conservation status when it is favorable and to improve this status when it is unfavorable. This is important because all species in Europe are exposed to threats such as climate change, pollution, or habitat fragmentation (Conrad et al. 2006; Devictor et al. 2012), and this latter pressure is partially driven by project development. Our results show that current offset practices do not completely compensate for the effects of development. However, the most important biodiversity consequences may vary depending on a species' conservation status.

For vulnerable and endangered species, incomplete offsets put them at high risk given the vulnerability of their populations. We observed that these species were mostly flying animals (birds, butterflies, and one bat). Although such mobile species can move from affected areas to other areas, they are less likely to be effectively protected by the existing matrix of protected areas across a landscape. To protect these species one would need dynamic approaches that consider their life cycles (e.g., mobile protected areas; Bull et al. 2013) or large protected areas, especially in highly altered landscapes, where habitats of high quality may be rare. An additional reason to pay special attention to mobile species is that they more often cross roads than less-mobile species (Rytwinski & Fahrig 2012) and are thus highly susceptible to negative effects of new development.

For nonthreatened species, especially species of least concern, the low proportion of offset species will also have a negative effect on conservation status if no change is made in offset practices. Although these species are more abundant and widely distributed, they are not spared from global threats. Among common birds, a significant proportion of least-concern species (53%) show long-term population declines in Europe, despite their current abundance and large distribution (data from 1980 to 2009; European Bird Census Council 2011). Although the effects of development on ecosystems may be marginal when considering common species individually, when all species of least concern are considered, low offset levels for these species could have marked effects on biodiversity because common species play an important role in the structure of communities and ecosystem functions (Sekercioglu 2006; Devictor et al. 2007). Although EU directives do not specifically aim to maintain ecosystem functions, the possible effect of development on ecosystem functions is one reason to be particularly vigilant in the offset for such species. Thus, for all species, there is an urgent need to improve species conservation efforts through offset measures.

Future Perspectives

Designing and determining the extent of offsets requires extensive planning. Many developers maintain a last-minute approach to biodiversity issues and offsets (Söderman 2006), and this often does not allow much time to plant for species equality and social contexts of offset measures. In Europe, where human population density is high, offset possibilities through partnerships or land acquisitions are rare. In particular, a major impediment to the purchase of land could be the difficulty in finding offset sites that offer the opportunity to create gains for all affected species. In this context, proactive approaches that assess ecological possibilities very far upstream of the development projects and the time and money needed to negotiate with local stakeholders are needed to better adapt development projects to the species-equality principle. Proactive approaches would offer opportunities for solutions acceptable to all stakeholders (Rosenzweig 2003). For developers, proactive approaches could lead to a more cost-efficient project and, most importantly, to greater political and social legitimacy. For regulators (i.e., agencies in charge of biodiversity conservation), effective planning should reduce effects on species, allow for the selection of the best offset sites, ensure implementation of offset measures before development, and improve ecological efficiency by mutualizing offsets in landscapes concerned with cumulative effects (e.g., offsets to reconnect fragmented areas).

Assessing species equality is a first step in offset efficiency because no net loss ought to be considered in a temporal dimension. To be completely effective, offsets should be maintained as long as the effects last to achieve species equality through time (McKenney & Kiesecker 2010). Maintaining habitats and ecological conditions for affected species involves monitoring and effective adaptive management given the uncertainty associated with offsets, such as restoration measures (Maron et al. 2012), especially in a context of land-use changes and climate change. We suggest monitoring the efficiency of offsets on the ground and to examine whether the offsets really conserve the species and for how long.

An important point in the efficacy of offsets is the protection status bestowed on offset sites in France. Only 16% of the projects we examined proposed legal

protection of offset sites, and among these, no protection statuses were directly contracted by the French government (regional entities only). The low proportion of protected offset sites is a major difference with other offset schemes, such as those of the U.S. conservation-banking policy (U.S. DOI 2003), where offset sites are systematically protected through conservation banks. The legal protections in the development projects we examined might be easily changed. Conservation banks ensure permanent protection with habitat-management obligations in perpetuity (U.S. DOI 2003), but there are currently no equivalent tools to protect offset sites and species in Europe.

Species offsets were strongly correlated with the characteristics of affected sites (type of species present, the type of effects, and species richness), and this correlation suggests variable but overall poor outcomes with regard to species conservation. We suggest it is vital to improve the design of offset measures to ensure the no net loss of species by 2020 that is expected by the EU Biodiversity Strategy (EC 2011).

Acknowledgments

We are grateful to F. Quétier and 4 anonymous reviewers for their constructive comments on previous versions of this paper. We thank the French Ministry of Ecology and the Conseil National de Protection de la Nature for providing the derogation files. We also thank M. Perret and J. Wintergerst for their helpful discussions on European legal frameworks and M. Brun and E. Beck for help in analyzing the derogation files. Funding was provided by the Commissariat à l'Energie Atomique (prefectorial decree n° 200863-5 of 3 March 2008). We certify that the funding agency was not involved in the collection, analysis, or interpretation of the data.

Supporting Information

Descriptions of derogation files (Appendix S1), European legal framework (Appendix S2), calculation of mean conservation status (Appendix S3), and tests of independence among variables (Appendix S4) are available online. The authors are solely responsible for the content and functionality of these materials. Queries (other than for an absence of the material) should be directed to the corresponding author.

Literature Cited

Australian Government. 2007. Use of environmental offsets under the Environment Protection and Biodiversity Conservation Act 1999. Australian Government, Canberra, Australia. Available from http://www.environment.gov.au/archive/epbc (accessed May 2013).

Balmford, A., and W. Bond. 2005. Trends in the state of nature and their implications for human well-being. Ecology Letters **8:**1218–1234.

BBOP (Business and Biodiversity Offsets Programme). 2012. Biodiversity offset design handbook-updated. BBOP, Washington, D.C. Available from http://bbop.forest-trends.org/guidelines/odh.pdf (accessed May 2013).

Bekessy, S., B. A. Wintle, D. B. Lindenmayer, M. McCarthy, M. Colyvan, and M. Burgman. 2010. The biodiversity bank cannot be a lending bank. Conservation Letters **3:**151–158.

Bull, J. W., K. B. Suttle, N. J. Singh, and E. J. Milner-Gulland. 2013. Conservation when nothing stands still: moving targets and biodiversity offsets. Frontiers in Ecology and the Environment **11:**203–210.

Conrad, K. F., M. S. Warren, R. Fox, M. S. Parsons, and I. P. Woiwod. 2006. Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. Biological Conservation **132:**279–291.

Crawley, M. J. 2009. The R book. John Wiley & Sons, Chicago.

Davenport, J., and J. L. Davenport, editors. 2006. The ecology of transportation: managing mobility for the environment. Springer, Dordrecht, the Netherlands.

Devictor, V., et al. 2012. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. Nature Climate Change **2:**121–124.

Devictor, V., L. Godet, R. Julliard, D. Couvet, and F. Jiguet. 2007. Can common species benefit from protected areas? Biological Conservation **139:**29–36.

Donald, P. F., F. J. Sanderson, I. J. Burfield, S. M. Bierman, R. D. Gregory, and Z. Waliczky. 2007. International conservation policy delivers benefits for birds in Europe. Science **317:**810–813.

European Bird Census Council. 2011. Trends of common birds in Europe, 2011 update. Available from http://www.ebcc.info/index.php?ID=457 (accessed April 2103).

European Commission (EC). 2007. Guidance on Habitats Directive Articles 12 and 16. Available from http://ec.europa.eu/environment/nature/conservation (accessed April 2103).

European Commission (EC). 2011. EU Biodiversity Strategy to 2020. Available from ec.europa.eu/environment/nature/biodiversity (accessed April 2103).

European Economic Community (EEC). 2009. Directive 2009/147/EC of the European Parliament and of the Council of 30 November 2009 on the conservation of wild birds on the conservation of wild birds (codified version). Official Journal **L20:**7–25.

European Economic Community (EEC). 1992. Council directive 92/43EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. Official Journal **L206:**7–50.

Fontaine, B., et al. 2007. The European union's 2010 target: putting rare species in focus. Biological Conservation **139:**167–185.

Fox, J., and A. Nino-Murcia. 2005. Status of species conservation banking in the United States. Conservation Biology **19:**996–1007.

Giam, X., C. J. A. Bradshaw, H. T. W. Tan, and N. S. Sodhi. 2010. Future habitat loss and the conservation of plant biodiversity. Biological Conservation **143:**1594–1602.

Hand, D. J., and C. C. Taylor. 1987. Multivariate analysis of variance and repeated measures. Chapman and Hall, London.

Harper, D. J., and J. T. Quigley. 2005. 'No net loss' of fish habitat: a review and analysis of habitat compensation in Canada. Environmental Management **36:**343–355.

Hayes, N., and A. Morrison-Saunders. 2007. Effectiveness of environmental offsets in environmental impact assessment: practitioner perspectives from Western Australia. Impact Assessment and Project Appraisal **25:**209–218.

International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2011. IUCN national red list categories and criteria. IUCN, Gland, Switzerland. Available from http://www.uicn.fr/Liste-rouge-France.html (accessed May 2013).

Maron, M., R. J. Hobbs, A. Moilanen, J. W. Matthews, K. Christie, T. A. Gardner, D. A. Keith, D. B. Lindenmayer, and C. A. McAlpine. 2012. Faustian bargains? Restoration realities in the context of biodiversity offset policies. Biological Conservation **155:**141–148.

McKenney, B. A., and J. M. Kiesecker. 2010. Policy development for biodiversity offsets: a review of offset frameworks. Environmental Management **45:**165–176.

MEA (Millennium Ecosystem AssessmentMEA). 2005. Ecosystems and human well-being: scenarios. Island Press, Washington, D.C.

Ministerial decree, 2007. Arrêté du 19 février 2007 fixant les conditions de demande et d'instruction des dérogations portant sur des espèces de faune et de flore sauvages protégées. Available from http://www.legifrance.gouv.fr (accessed April 2013).

Muggeo, V. M. R. 2008. Segmented: an R package to fit regression models with broken-line relationships. R News **8/1:**20–25.

Pullin, A. S., et al., 2009. Conservation focus on Europe: major conservation policy issues that need to be informed by conservation science. Conservation Biology **23:**818–824.

Quétier, F., and S. Lavorel. 2011. Assessing ecological equivalence in biodiversity offset schemes: key issues and solutions. Biological Conservation **144:**2991–2999.

Quintero, J. D., and A. Mathur. 2011. Biodiversity offsets and infrastructure. Conservation Biology **25:**1121–1123.

Rosenzweig, M. L. 2003. Win-win ecology: how the earth species can survive in the midst of human enterprise. Oxford University Press, Oxford, New York.

Rosenzweig, M. L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Rytwinski, T., and Fahrig, L. 2012. Do species life history traits explain population responses to roads? A meta-analysis. Biological Conservation **147**:87–98.

Sekercioglu, C. H. 2006. Increasing awareness of avian ecological function. Trends in Ecology & Evolution **21:**464–471.

Söderman, T. 2006. Treatment of biodiversity issues in impact assessment of electricity power transmission lines: a Finnish case review. environmental impact assessment Review **26:**319–338.

U.S. DOI (Department of the Interior). 2003. Guidance for the establishment, use and operation of conservation banks. DOI, Washington, D.C. Available from http://www.fws.gov/endangered/esa-library/pdf/Conservation_Banking_Guidance.pdf (accessed May 2013).

Villarroya, A., and J. Puig. 2010. Ecological compensation and environmental impact assessment in Spain. Environmental Impact Assessment Review **30:**357–362.

World Bank. 2007. The nexus between infrastructure and environment. Evaluation brief 5. Independent Evaluation Group, Washington, D.C.

Yuan, J. G., W. Fang, L. Fan, Y. Chen, D. Q. Wang, and Z. Y. Yang. 2006. Soil formation and vegetation establishment on the cliff face of abandoned quarries in the early stages of natural colonization. Restoration Ecology **14:**349–356.

Appendix S1: Content of derogation files

Derogation files are compulsory when project infrastructures are identified as having negative and residual impacts on species protected by the Birds and Habitats Directive (EEC 2009, 1992).

In France, derogation files are performed by land agencies specialized in ecology on behalf of the developer contractor, and they contain the following global structure (Ministerial decree 2007) (the criteria used for the analyses are underlined):

1- Derogation form

The derogation files start with a descriptive two-page form including a list of protected species concerned with residual impacts, the name of the developer, and a short description of the operation, such as the period of the project and its location. These files are available from *http://www.developpement-durable.gouv.fr/Services-en-ligne-et-formulaires.html.*

2- The applicant, the main features of the project and its justification

This part presents the developer contractor, the type of infrastructure, the main features of the project (with the impacted area), and its justification. That is, the reason why the project is of 'overriding public interest' (as expected by article 16 of the Habitats Directive) and the absence of a satisfactory alternative.

3- Impact assessment on protected species

Inventory methodologies are presented, as well as the descriptions of protected species impacted by the project (species monographs) and estimations of species' conservation status (per expert judgment).

4- Measures to reduce and offset the impacts

In this part, the measures to reduce and offset the residual impacts on protected species describe the offset species and offset areas. This section contained a mean of 6 pages among 85 pages in total (7 % of the total number of pages, calculated from the 85 derogation files of the dataset).

Appendix S2: Species protection in the European Union

EU Birds and Habitats Directives ensure the strict protection of all wild birds in Europe and more than 900 other animal and plant species. In addition, some protected species are used for the designation of special areas of conservation ("Natura 2000" sites) to reinforce actions to conserve habitats of most valuable and threatened species and habitats. All information about the EU Directives, the species lists, and the derogation procedures are available from the European Commission website: http://ec.europa.eu/environment/nature/legislation/index_en.htm.

Legal framework	Content
EU Birds Directive	*All wild birds are protected by the Directive (article 1)*
Annex I	Bird species whose conservation requires the designation of special areas of conservation ("Natura 2000" sites). Annex I lists a total of 193 species and sub-species.
EU Habitats Directive	*Lists of protected species are specified by the annexes of the Directive*
Annex II*	Animal and plant species of 'priority interest' (i.e., species listed in Annex II and for which key actions are required to improve their conservation status in Europe)
Annex II	Animal and plant species of community interest whose conservation requires the designation of special areas of conservation ("Natura 2000" sites). Annex II lists a total of 869 references, of which 297 are animal and 572 plant species.
Annex IV	Animal and plant species of community interest in need of strict protection. Annex IV lists a total of 922 references, of which 323 are animal and 599 plant species.

National Protection	*Lists of National protections include all species protected by EU Birds and Habitats Directive plus some species only protected at National scale*
Ministerial decree of October 29th 2009	Protection list for birds
Ministerial decree of April 23rd 2007	Protection list for insects
Ministerial decree of April 23rd 2007	Protection list for mammals
Ministerial decree of November 19th 2007	Protection list for amphibians and reptiles
Ministerial decree of January 20th 1982	Protection list for plants
Other Ministerial decrees	Protection lists for molluscs, fishes, marine fauna, etc.

Appendix S3: Calculating the mean conservation status of impacted communities.

The mean conservation status of the impacted communities was calculated as the average of the species conservation statuses at each impacted site using the following weighting scheme:

- Endangered = 4
- Vulnerable = 3
- Near Threatened = 2
- Least Concerned = 1
- Unknown = NA (not used in the analyses)

Appendix S4: Tests of independence between variables.

Variable X	Variable Y	Method	P-value
Model: GLM (glm(Offset ~ IUCN Red List + Species richness + Type of impact, family=binomial)			
Type of impact	IUCN Red List	Kruskal-Wallis test	KW χ^2 = 0.28; *p* = 0.60
Type of impact	Species Richness	Kruskal-Wallis test	KW χ^2 = 0.05; *p* = 0.83
IUCN Red List	Species Richness	Spearman's rho	rho = 0.43*
Model: GLMM (glmer(Offset species~ IUCN Red List + Species richness + Type of impact +(1|Species name), family=binomial)			
Type of impact	IUCN Red List	Kruskal-Wallis test	KW χ^2 = 1.46; *p* = 0.23
Type of impact	Species Richness	Kruskal-Wallis test	KW χ^2 = 3.88; *p* = 0.05
IUCN Red List	Species Richness	Spearman's rho	rho = - 0.20*

* Spearman's rho showed low correlations between variables (correlation coefficient |rho| < 0.5).

Article 2

Sustain common species and ecosystem functions through biodiversity offsets: response to Pilgrim *et al*.

Baptiste Regnery - Christian Kerbiriou - Romain Julliard - Jean-Christophe Vandevelde - Isabelle Le Viol - Mélanie Burylo - Denis Couvet

2013

Conservation Letters

CORRESPONDENCE

Sustain common species and ecosystem functions through biodiversity offsets: response to Pilgrim *et al.*

Baptiste Regnery, Christian Kerbiriou, Romain Julliard, Jean-Christophe Vandevelde, Isabelle Le Viol, Mélanie Burylo, & Denis Couvet

'Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations', 55 Rue Buffon, 75005 Paris, France

Keywords
Biodiversity offsets; common species; ecosystem functions; community index; conservation planning.

Correspondence
Baptiste Regnery, Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 7204, 55 Rue Buffon 75005, Paris, France. Tel: +33 1 40 79 34 53.
E-mail: regnery@mnhn.fr

Received
1 March 2013
Accepted
23 March 2013

Editor
Atte Moilanen

doi: 10.1111/conl.12027

Correspondence

Today's biodiversity crisis concerns both rare species, including species at risk of imminent extinction, and common species (Hoffmann *et al.* 2010; Powell *et al.* 2013). Common species are far from being above threats. On a global scale, Hoffmann *et al.* (2010) showed that change in status of previously Least Concern (LC)/Near Threatened (NT) species explained up to 64% of recent deteriorations in the IUCN red-list index, and that deterioration may be quite drastic (e.g., species moving directly from LC category to Endangered or Critically Endangered categories within a 15-year period). Because common species contribute disproportionally to ecosystem biomass and functions (Gaston & Fuller 2007), there is an urgent need to consider these species in biodiversity offsets.

Surprisingly, in their article about the offsetability of biodiversity impacts, Pilgrim *et al.* (2012) give no or little weight to LC/NT species when assessing "biodiversity conservation concern" (see Table 1, conservation concern is "low" until 10% of the population is impacted by one or several development projects, and "medium" until 95% of the population is impacted). These statements are deceptive if the authors' process aims to reverse the current biodiversity loss induced by development projects. Let us take the example of France, a European country with high anthropogenic pressures on ecosystems but several policy frameworks for the conservation of threatened species and habitats. In 2010, among the 78,500 hectares of agricultural and natural habitats newly impacted by human infrastructure, only 1% had species whose conservation status was worse than LC/NT at national scale (source: Ministry of Ecology). In other words, following the Pilgrim *et al.*'s process, 99% of these areas would not be the object of biodiversity offsets.

Offset measures are required that take into account LC/NT species, as these species support the overall biodiversity. However, since the number of LC/NT species is large and recognizing the need to maintain community

 Copyright and Photocopying. ©2013 Wiley Periodicals, Inc.

properties, it is necessary to move from a species-by-species approach to more integrative approaches (Cadotte *et al.* 2011). Assessing the risk of functional homogenization (Devictor *et al.* 2008), state shifts (Barnosky *et al.* 2012) and other ecological processes (e.g., Lavorel & Garnier 2002) that may be critical for ecosystem sustainability is central if we wish to detect limits in the offsetability of biodiversity impacts. As an example, the proportion of specialist species in a community is a powerful metric to predict the effects of landscape disturbance and fragmentation (Devictor *et al.* 2008) and hence could be used to develop sustainable land use planning (Kiesecker *et al.* 2010). Another perspective is the assessment of connectivity among ecosystems. In France, new obligations to offset the impacts on ecological corridors (called 'Trames vertes et bleues') were incorporated into Environmental Law no 2009–967 of 3 August 2009. These regulatory advances reinforce the need for developing biodiversity metrics at the landscape scale that fully include LC/NT species. In addition to conserving immediately at risk biodiversity, the offsetting of communities composed of LC/NT species may be particularly useful in a rapidly changing world (Bull *et al.* 2013).

Acknowledgments

We thank the team research of CNRS-MNHN-PARIS VI. UMR-7204 for helpful discussions during this work. Funding was provided by the Commissariat à l'Energie Atomique (prefectorial decree no 200863-5 of March 3rd 2008). We certify that the funding agency was not involved in the analysis and/or interpretation of the data.

References

Barnosky, A.D., Hadly, E.A., Bascompte, J. *et al.* (2012). Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature*, **486**, 52-58.

Bull, J.W., Suttle, K.B., Singh, N.J. *et al.* (2013). Conservation when nothing stands still: moving targets and biodiversity offsets. *Front. Ecol. Environ.*, in press.

Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J. Appl. Ecol.*, **48**, 1079-1087.

Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., *et al.* (2008). Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecol. Biogeogr.*, **17**, 252-261.

Gaston, K.J. & Fuller, R.A. (2007). Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends Ecol. Evol.*, **23**, 14-19.

Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A. *et al.* (2010). The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science*, **330**, 1503-1509.

Kiesecker, J.M., Copeland, H., Pocewicz, A. *et al.* (2010). Development by design: blending landscape level planning with the mitigation hierarchy. *Front. Ecol. Environ.*, **8**, 261-266.

Lavorel, S. & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.*, **16**, 545-556.

Pilgrim, J.D., Brownlie, S., Ekstrom, J.M.M. *et al.* (2012). A process for assessing the offsetability of biodiversity impacts. *Conserv. Lett.*, doi: 10.1111/conl.12002.

Powell, K.I., Chase, J.M., Knight, T.M. (2013). Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships. *Science*, **339**, 316-318.

 Copyright and Photocopying. ©2013 Wiley Periodicals, Inc.

Article 3

Concevoir des mesures compensatoires : réalité des dossiers environnementaux et perspectives d'améliorations

Baptiste Regnery - Naïg Cozannet - Stéphanie Gaucherand - Antoine Laroche - Mélanie Burylo - Denis Couvet - Christian Kerbiriou

2013

Sciences Eaux & Territoires

Hors-série 2013

Sciences Eaux & Territoires

La revue d'Irstea

Article hors-série numéro 12

Mesures compensatoires pour la biodiversité : comment améliorer les dossiers environnementaux et la gouvernance ?

Baptiste REGNERY, Fabien QUÉTIER, Naïg COZANNET, Stéphanie GAUCHERAND, Antoine LAROCHE, Mélanie BURYLO, Denis COUVET et Christian KERBIRIOU

www.set-revue.fr

Sciences Eaux & Territoires, la revue d'Irstea

Article hors-série numéro 12– 2013
Directeur de la publication : Jean-Marc Bournigal
Directeur éditorial : Nicolas de Menthière
Comité éditorial : Daniel Arnault, Louis-Joseph Brossollet, Denis Cassard, Camille Cédra, André Évette, Véronique Gouy, Alain Hénaut, Bruno Hérault, Emmanuelle Jannès-Ober, Philippe Jannot, Virginie Keller, Thomas Curt, André Le Bozec, Gwenael Philippe, Chrystel Prudhomme, Christian Romaneix pour le CINOV TEN et Michel Vallance.
Rédactrice en chef : Caroline Martin
Secrétariat de rédaction et mise en page : Valérie Pagneux
Infographie : Françoise Peyriguer
Conception de la maquette : CBat
Contact édition et administration : Irstea-DPV
1 rue Pierre-Gilles de Gennes – CS 10030
92761 Antony Cedex
Tél. : 01 40 96 61 21 – Fax : 01 40 96 61 64
E-mail : set-revue@irstea.fr
Numéro paritaire : 0511 B 07860 – Dépôt légal : à parution
N°ISSN : 2109-3016
Photos : S. Dubos (Irstea) et V. Pagneux (Irstea)

Pour mieux affirmer ses missions, le Cemagref devient Irstea.

irstea

Mesures compensatoires pour la biodiversité : comment améliorer les dossiers environnementaux et la gouvernance ?

Les compensations d'impacts sur la biodiversité reposent sur une équivalence écologique entre les pertes dues aux projets d'aménagements et les gains attendus par les mesures compensatoires. À partir de l'analyse de quatre-vingt-cinq dossiers de dérogations à la destruction d'espèces protégées, les auteurs ont identifié plusieurs limites dans l'évaluation courante des mesures compensatoires. Sur la base de leurs observations, ils nous proposent des améliorations, tant au niveau scientifique qu'à celui des moyens de gouvernance.

La compensation écologique en France

La consommation d'espaces due aux projets d'aménagements du territoire (ex. : infrastructures de transport, habitations, carrières…) est une des causes majeures d'érosion de la biodiversité. Les statistiques récentes montrent que soixante-dix-neuf mille hectares sont artificialisés chaque année en France (source : ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie – MEDDE), soit l'équivalent d'un département tous les sept ans. À cette lame de fond s'ajoutent d'autres impacts tels que la fragmentation des habitats naturels, ou les impacts indirects tels que les pollutions, ou les effets induits par le changement climatique.

Dans ce contexte, et selon la réglementation actuelle, les aménageurs doivent désormais intégrer pleinement la biodiversité dans la conception des projets d'aménagements. Ceci passe par la définition de mesures permettant d'éviter, réduire, puis compenser les impacts résiduels sur la biodiversité, de la phase de travaux à la phase d'exploitation des projets (séquence dite « ERC » – figure ❶). La compensation, dernière étape de la séquence ERC, consiste à mettre en œuvre des mesures susceptibles d'apporter une contrepartie en nature aux pertes résiduelles de biodiversité engendrées par un projet d'aménagement. Il peut s'agir par exemple d'améliorer l'état écologique de sites dits « de compensation » par des actions de génie écologique, assorties de garanties de pérennité de ces améliorations, notamment par le biais d'acquisitions foncières ou de mesures de protection réglementaires. La contrepartie demandée répond à un objectif d'équivalence écologique entre les impacts résiduels des projets d'aménagements (pertes) et la plus-value apportée par les mesures compensatoires (gains), tant en type de biodiversité (ex. : liste d'espèces, type d'écosystème, type de fonctionnalité écologique) qu'en quantité de biodiversité (ex. : surface d'habitat, taille de population…) (Quétier *et al.,* 2012).

L'égalisation des pertes et des gains par la compensation s'inscrit dans l'objectif « pas de perte nette » affiché par diverses politiques publiques comme la directive « Habitats » qui demande à ce que l'état de conservation de certaines espèces ou certains habitats ne soit pas dégradé, ou comme certains schémas directeurs d'aménagement et de gestion des eaux (SDAGE) qui visent à maintenir les surfaces de zones humides dans les bassins versants. Les aménageurs ont intégré ces exigences de compensations et ont de plus en plus l'habitude de concevoir les compensations dans les dossiers environnementaux (mesures dont ils confient généralement la réalisation à des prestataires spécialisés). L'atteinte de l'objectif « pas de perte nette » reste cependant débattue par les acteurs de la conservation de la biodiversité. Un obstacle important à des avancées concrètes est l'absence de retour d'expériences sur les modalités de conception des compensations qui ont été proposées jusqu'à présent. Comment sont conçues les mesures compensatoires en France ? Quelles sont les limites actuelles ? Comment améliorer les pratiques ?

Dans cet article, nous dressons un aperçu des pratiques récentes de conception de la compensation écologique à partir de l'analyse de quatre-vingt-cinq dossiers de demande de dérogation aux destructions d'espèces protégées soumis en 2009 et 2010 au Conseil national de protection de la nature (CNPN). Nous en tirerons des propositions d'améliorations méthodologiques répondant aux besoins actuels des acteurs de la compensation.

Une affaire d'espèces protégées ?

En France, l'obligation d'évaluer les impacts d'aménagement sur la biodiversité et d'appliquer la séquence ERC remonte à la loi sur la protection de la nature du 10 juillet 1976. Toutefois, ce n'est que depuis les années 2000 que la compensation écologique a été en quelque sorte « redécouverte », et plus particulièrement depuis l'arrêté du 19 février 2007 fixant les conditions de demandes de dérogations aux destructions d'espèces protégées (dénommées ci-après « demandes de dérogations »).

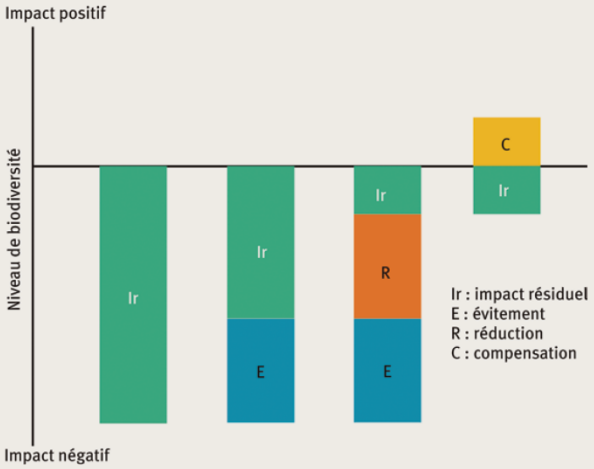
L'arrêté du 19 février 2007 a eu pour conséquence de focaliser l'évaluation des impacts et les mesures compensatoires sur les espèces protégées. Au niveau national, cela s'est traduit par une augmentation significative des demandes de dérogations auprès du CNPN et des administrations en charge de leur instruction (principalement au niveau des directions régionales de l'environnement, de l'aménagement et du logement – DREAL). Le nombre de dossiers de demandes de dérogations soumis au CNPN est passé de quarante-quatre dossiers en 2006 à cent-quatre-vingt-dix-sept en 2011, soit multiplié par quatre fois et demi (source : MEDDE). Les espèces protégées représentent une part non négligeable de certains groupes d'espèces comme les oiseaux (100 % des espèces, y compris les espèces chassables, qui font aussi l'objet de demandes de dérogations lors des projets d'aménagements), les amphibiens et reptiles (> 80 % des espèces) ou les mammifères (57 %). Ces espèces sont souvent protégées à la fois au niveau national et au niveau européen (article I de la directive « Oiseaux » et annexe IV de la directive « Habitats ») et constituent ainsi une préoccupation importante dans la conservation de la biodiversité.

Au niveau réglementaire, la compensation ne s'applique pas qu'aux impacts résiduels sur les espèces protégées. D'autres cadres réglementaires peuvent contraindre les aménageurs à proposer des compensations, comme par exemple la loi sur l'eau et les milieux aquatiques du 30 décembre 2006 (au travers les SDAGE) ou la loi sur la responsabilité environnementale du 1er août 2008 (dans le cas de pollutions industrielles). Toutefois, dans la pratique, les espèces protégées sont devenues depuis 2007 des « éléments juridiques » incontournables pour la compensation, soutenus par deux cadres réglementaires majeurs en Europe (directives « Habitats » et « Oiseaux »). Ceci leur confère une place primordiale dans les évaluations des impacts et la définition de mesures compensatoires, y compris lorsque d'autres cadres réglementaires devraient s'appliquer.

Comment est évaluée la compensation : analysons les dossiers

Nous avons étudié les modalités de conception des mesures compensatoires dans quatre-vingt-cinq dossiers de dérogations déposés en 2009 et 2010 (soit après l'arrêté ministériel du 19 février 2007). Pour cela, nous avons élaboré une grille d'analyse (tableau ❶) permettant de comparer l'ensemble des dossiers. Cette grille ne nécessite pas de connaissances d'expert et peut s'utiliser pour tout type d'étude environnementale, en s'appliquant à diverses composantes de biodiversité.

❶ Étapes de la séquence « Éviter-Réduire-Compenser ».
Adapté du Business and Biodiversity Offsets Programme (source: bbop.forest-trends.org).



❶ Exemples de critères pour évaluer l'équivalence écologique à partir des études environnementales.

Question	Critères
Quelles sont les espèces impactées et compensées?	Listes d'espèces
Quelles sont les surfaces impactées et compensées?	Surface totale Surface par type d'habitat
Quelles sont les fonctionnalités impactées et compensées?	Type de fonctionnalité (connectivité, stockage de carbone, etc.)
Quels sont les types de mesures compensatoires proposés?	Préservation/Amélioration/Restauration/Création d'habitats
Comment est prise en compte l'incertitude de résultat?	Gestionnaire d'espaces naturels Suivi écologique Protection foncière/réglementaire

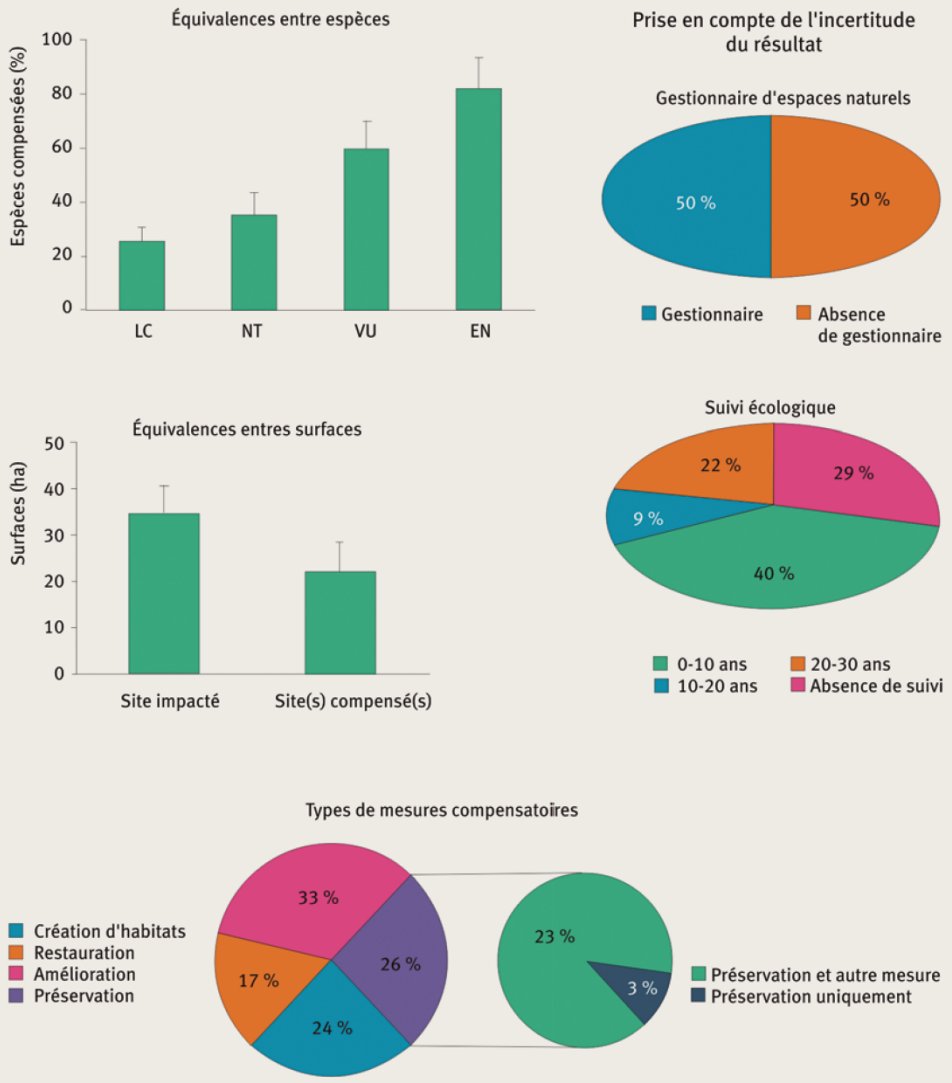
Parmi les quatre-vingt-cinq dossiers analysés, 78 % proposent des mesures compensatoires et seulement 35 % considèrent la totalité des espèces protégées impactées dans les mesures compensatoires (Regnery *et al.*, 2013). À l'échelle des espèces, nous avons comparé l'influence du groupe biologique, du statut réglementaire, et du statut de conservation (liste rouge nationale) sur la présence/absence de compensation pour l'espèce impactée. L'analyse fait ressortir que le facteur qui semble le plus lié à la compensation d'une espèce est le statut de conservation, avec une proportion allant de 26 % pour les espèces « faiblement menacées » à 82 % pour les espèces « en danger » (figure ❷). Le type d'impact et le nombre d'espèces considérées par la dérogation ont également un effet fort sur la compensation d'une espèce. En effet, une espèce a plus de chance d'être compensée dans le cas d'un impact permanent (autoroute, centre

commercial, etc.) qu'un impact temporaire (c'est-à-dire réversible : carrière, opération ponctuelle de maintenance hydraulique, etc.), pour lequel les réaménagements après impacts semblent se substituer à de réelles mesures compensatoires. Il est important de noter que les réaménagements de sites débutent toujours après le début des impacts, parfois plusieurs décennies après (ex. : carrières, centres d'enfouissement de déchets), et ne permettent donc pas de prendre en compte les impacts temporels des projets comme le ferait la compensation.

De plus, nous avons également identifié qu'une espèce avait plus de chance d'être compensée lorsque le nombre d'espèces impactées était faible. La proportion d'espèces compensées pour les dossiers où moins de huit espèces sont impactées est de 56 % alors qu'elle n'est plus que de 17 % pour les dossiers contenant plus de huit espèces impactées. Ce constat souligne la difficulté à compenser des sites impactés riches en espèces protégées.

La surface a un rôle majeur dans la compensation car la richesse spécifique, ainsi que la viabilité de certaines populations d'espèces, sont souvent corrélées à la surface d'habitats. L'analyse montre que les surfaces de compensation (22 ha en moyenne) sont inférieures de 37 % aux surfaces impactées (35 ha en moyenne) (figure ❷), laissant supposer une perte globale de la capacité d'accueil des territoires pour la biodiversité. De plus, l'évaluation

❷ Synthèse de résultats des 85 dossiers de dérogations aux espèces protégées (2009-2010). Statut de conservation des espèces (liste rouge nationale de l'Union internationale pour la conservation de la nature) : LC = faiblement menacée ; NT = quasi-menacée ; VU = vulnérable ; EN = en danger.



des processus de fonctionnement liés aux espèces protégées (viabilités de populations, connectivités dans une matrice paysagère, etc.), ainsi qu'aux espèces non protégées, sont rarissimes. Par exemple, seuls 39 % des dossiers contenant des mesures compensatoires montrent une recherche de connexions écologiques entre les sites de compensations et d'autres habitats de la matrice paysagère. Pour autant, les mesures compensatoires proposées ont le potentiel de générer des gains écologiques car 74 % des mesures visent à améliorer l'état écologique sur les sites de compensation (changement de pratiques de gestion favorables à la biodiversité – retard des dates de fauche, etc.), restaurer, ou créer des habitats pour la biodiversité (figure ❷). De plus, les mesures de préservation, qui génèrent le moins de gains écologiques, sont très souvent couplées à d'autres mesures de gestion (figure ❷). Il faut cependant souligner que seuls 50 % des dossiers garantissent la présence d'un gestionnaire d'espaces naturels, ce qui limite les possibilités de gestion adaptative des mesures compensatoires, et que seuls 62 % des dossiers garantissent un suivi écologique supérieur ou égal à dix ans (figure ❷).

Les insuffisances actuelles

Quelle peut être la conséquence d'une telle approche de la compensation ? Une conséquence attendue est un impact globalement négatif des projets d'aménagements sur la biodiversité avec une proportion moyenne d'espèces compensées par dossier égale à 45 %. Toutefois, les conséquences peuvent varier en fonction du statut de conservation des espèces impactées. Comme indiqué ci-dessus, les espèces « en danger » sont trois fois plus recherchées dans la compensation que les espèces « faiblement menacées » (ou espèces « communes »), avec cependant une proportion d'espèces compensées inférieure à 100 % (figure ❷). Pour les espèces menacées (VU, EN), l'absence de compensation pourrait avoir des conséquences négatives à court terme étant donné la vulnérabilité des populations de ces espèces. Pour les espèces communes (LC, NT), grandes absentes de la compensation (figure ❷), les conséquences sont peut-être moins préoccupantes à court terme mais la très faible prise en compte de ces espèces dans la compensation soulève des questions de durabilité (Regnery *et al.*, 2013). En effet, de nombreuses espèces montrent un statut de conservation favorable au sens de la liste rouge nationale (statut LC, NT), mais pour autant leur population est en déclin à l'échelle de leur aire de répartition (ex. : hirondelle rustique, bruant des roseaux – source : *European Bird Census Council*, **www.ebcc.info**). De plus, ces espèces communes jouent un rôle essentiel dans les assemblages d'espèces et le maintien de l'ensemble de la biodiversité (Gaston et Fuller, 2007). En effet, ces espèces soutiennent le cycle de vie de nombreuses autres espèces, que ce soit de manière directe (ex. : arbres porteurs de micro-habitats utilisés par les insectes saproxylophages et la faune cavicole) ou indirecte (ex. : interactions de type prédations, pollinisations), et l'impact sur ces espèces pourrait avoir des conséquences sur le bon fonctionnement des écosystèmes à moyen ou long terme.

❶ Une autre étude en cours...

Les résultats obtenus sont-ils spécifiques aux dossiers de dérogations aux espèces protégées ? Une étude menée par Irstea et Biotope a permis de confronter la grille d'analyse développée pour les demandes de dérogations (tableau ❶) aux études environnementales relatives aux projets d'aménagements de domaines skiables de Savoie et Haute-Savoie (période 2000-2012) : études d'impacts, dossiers d'incidences au titre de la loi sur l'eau, demandes de dérogations espèces protégées et études environnementales conditionnant les autorisations d'unités touristique nouvelle (UTN).

L'étude confirme les insuffisances scientifiques observées dans les dossiers de demande de dérogation. Elle s'intéresse désormais aux moyens d'amélioration de l'évaluation et de la mise en œuvre des mesures compensatoires sur le massif alpin, un espace soumis à de fortes pressions d'aménagements et une multitude d'enjeux réglementaires. Un volet important concerne également l'amélioration des modalités de compensation du Tétras Lyre (*Tetrao Tetrix*), une « espèce parapluie » (c'est-à-dire une espèce dont les besoins écologiques recouvrent ceux d'un grand nombre d'autres espèces) qui est aussi un oiseau emblématique du massif alpin.

De manière générale, ces résultats montrent que la conception de l'équivalence écologique est fortement influencée par les caractéristiques du site impacté, avec pour conséquence des mesures proposées bien en deçà de l'objectif « pas de perte nette », en particulier lorsque le nombre d'espèces impactées est élevé. Lorsque des propositions sont faites, les mesures compensatoires montrent généralement une prise en compte partielle des enjeux de biodiversité, et intègrent peu les enjeux spatio-temporels liés à la conservation de la biodiversité (ex. : dispersion des espèces dans la matrice paysagère). Nous constatons également que les incertitudes quant au succès des mesures compensatoires et leur pérennité sont peu prises en compte.

Changer d'échelles spatiales et temporelles

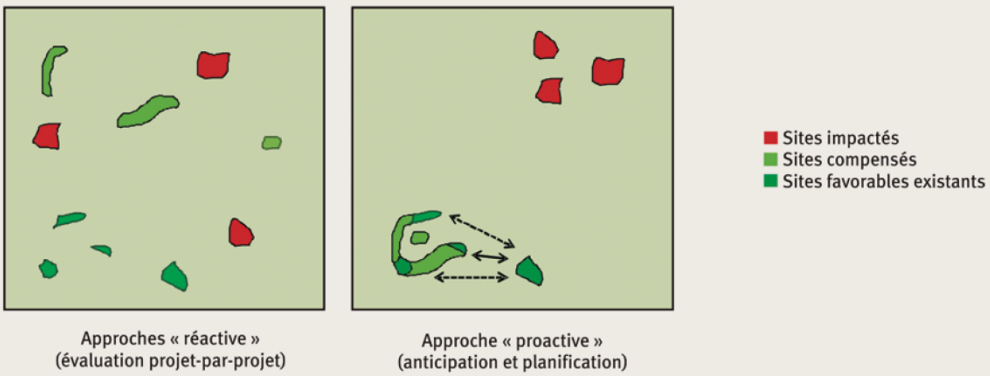
Les impacts à compenser sont le plus souvent évalués sur la base d'inventaires naturalistes menés au sein du périmètre d'influence directe du futur projet d'aménagement, et éventuellement à proximité immédiate. Pourtant, un site soumis à des impacts d'aménagements est toujours à considérer comme le maillon d'un réseau plus large d'espaces nécessaires aux interactions et aux flux d'espèces et de populations (Kiesecker *et al.*, 2010). Les impacts d'aménagements viennent non seulement détruire des habitats d'espèces, mais surtout viennent fragiliser ces interactions entre la biodiversité comprise au sein du périmètre impacté et celle située à l'extérieur. Dès lors, l'évaluation des pertes et gains écologiques ne peut seulement se raisonner sur la base d'une liste d'espèces « intra-site », indépendamment des enjeux écologiques de fonctionnement à l'échelle du territoire. En fonction de l'organisation des habitats dans le paysage, mais également de l'espèce considérée (ex. : faible vs. forte capacité de dispersion), un même projet peut avoir un effet fort s'il vient réduire un espace critique pour le maintien et le déplacement d'une espèce, ou modéré s'il impacte au contraire une surface marginale dans le fonctionnement de la métapopulation. L'évaluation de l'équivalence entre pertes et gains écologiques nécessite une approche spatialisée dans une perspective de maintien

de la viabilité des espèces et des écosystèmes. Il s'agit pour cela d'évaluer les enjeux écologiques à une échelle supérieure au site tout en intégrant un cadre de réflexion participatif des enjeux socio-économiques dans une perspective d'efficacité sur le terrain. La connaissance locale de l'occupation des sols et des pratiques de gestion courante de la nature (ex. : agriculture, sylviculture, gestion des espaces verts) est un paramètre important. C'est tout l'enjeu de « l'échelle territoriale pertinente » désormais mentionnée par la doctrine nationale sur la séquence ERC (MEDDE, 2012). Intégrer le territoire dans la réflexion des pertes et gains est nécessaire pour permettre une prise en compte des noyaux de biodiversité et de leurs connectivités (figure ❸).

L'ensemble des dossiers que nous avons analysés montre une faible prise en compte des dynamiques temporelles des pertes et gains écologiques. Pourtant, l'équivalence écologique est une évaluation qui doit également s'appréhender dans le temps, et les trajectoires écologiques passées des sites impactés et de compensation devraient être prises en compte, car elles peuvent largement déterminer les trajectoires à venir. Considérons par exemple deux jeunes boisements issus de deux histoires différentes dans un contexte de réduction des surfaces de landes. Le caractère boisé résulte dans les deux cas d'une colonisation naturelle par les ligneux mais dans un cas, l'écosystème d'origine est une lande anciennement entretenue par un pâturage ovin, et dans l'autre il s'agit d'une ancienne friche industrielle. En apparence, ces boisements sont semblables mais leur potentiel écologique est sans doute différent. Dans le cadre d'un projet d'aménagement, l'impact sur l'un ou l'autre de ces boisements ne sera pas identique si l'on tient compte de l'historique de ces écosystèmes, en particulier si l'on compare les banques de graines contenues dans les sols. De même, des mesures compensatoires consistant à restaurer des écosystèmes de landes auraient une probabilité de succès bien différente sur l'un ou l'autre de ces états boisés. Cela soulève la nécessité d'intégrer les trajectoires écologiques dans le raisonnement de l'équivalence écologique. Ces trajectoires peuvent s'appréhender à partir de photographies aériennes anciennes, de la connaissance des dynamiques naturelles, et des usages (gestion sylvicole, etc.). Une manière pertinente de tenir compte de la biodiversité qui pourrait apparaître (ou réapparaître) en raison de nouvelles conditions induites par l'aménagement ou par les actions de compensations est de considérer la « biodiversité potentielle » sur les sites impactés et compensés. Ainsi, à l'image des boisements, la mesure n'est plus seulement le boisement « observé », mais également les espèces de landes potentielles, susceptibles de réapparaître en cas de recréation des conditions écologiques favorables. La biodiversité potentielle peut être évaluée à partir des listes d'espèces régionales et des cortèges d'espèces typiques des habitats concernés.

En plus des dynamiques spatiales et temporelles de la biodiversité, l'évaluation de l'équivalence écologique devrait intégrer une troisième dimension : l'incertitude de résultat dans la mise en œuvre des mesures compensatoires. En effet, les mesures compensatoires, en particulier lorsqu'elles reposent sur des opérations de restaurations et de créations d'habitats, montrent une grande incertitude dans l'atteinte des effets attendus. Par exemple, nous pouvons recréer les conditions physiques d'une mare, mais nous ne pouvons garantir la biodiversité qui sera hébergée par cette mare. Dès lors, comment prendre en compte le risque d'échec ? Une manière de réduire ce risque serait d'exiger que les mesures aient des résultats démontrables avant que les impacts n'aient eu lieu. En dehors des systèmes de compensation par l'offre en cours d'expérimentation par le ministère de chargé de l'écologie, cette exigence reste toutefois difficile à mettre en œuvre dans les procédures d'autorisation. D'autre part, l'incertitude devrait être prise en compte dans une gestion adaptative des mesures compensatoires, et accompagnée d'un suivi sur le long terme, avec des critères d'évaluations du succès des mesures. Les opérateurs en charge de la mise en œuvre des compensations devraient ainsi définir selon quelles modalités ils adapteront leurs interventions en fonction des indicateurs de suivis définis au moment de l'étude d'impact.

❸ Comparaison de l'approche « réactive » et « proactive » dans l'évaluation de l'équivalence écologique.
L'approche proactive est basée sur une anticipation et une spatialisation des pertes et gains écologiques à l'échelle d'un territoire.



Ces modalités requièrent un volet budgétaire permettant des marges de manœuvre suffisantes, mais surtout des mesures de suivi ainsi qu'une gouvernance adaptée.

Quelle gouvernance pour améliorer la compensation ?

La vision territoriale que nous avons évoquée nécessiterait une véritable intégration des mesures de compensation dans les planifications d'aménagement de l'espace. Pour cela, les compensations devrait être intégrées dans les schémas d'aménagement du territoire (schémas de cohérences territoriales – SCOT), plans locaux d'urbanisme – PLU), offrant la possibilité de zoner l'espace consacré aux pertes inévitables de biodiversité (ex. : futurs besoins d'urbanisation) et l'espace nécessaire aux compensations (figure ❸). Elle impliquerait également le partage et la mise à disposition des données naturalistes issues des différentes études d'évaluation environnementales désormais rendues obligatoires (études d'impacts, études d'incidences Natura 2000, dossiers de dérogations, etc.). Ces données faciliteraient les besoins de prospectives des acteurs en charge de concevoir et/ou mettre en œuvre les actions de compensation (aménageurs, bureaux d'études, collectivités). Il s'agirait d'aller au-delà des besoins de l'évaluation des impacts cumulés pour se diriger vers la mise en place d'outils de partage de données géo-référencées, permettant d'accéder à l'ensemble des connaissances naturalistes, sur les états écologiques présents et passés. La gestion de ces systèmes d'informations pourrait potentiellement entraîner des économies financières (raccourcissement des délais de réalisation d'études, réduction de la duplication des données, etc.) et donner des marges de manœuvre budgétaires aux actions de compensations ou au suivi écologique des mesures.

Une approche territorialisée de la séquence ERC nécessiterait également une participation élargie impliquant les différents acteurs concernés par l'aménagement du territoire et la conservation de la biodiversité. La nécessité de constituer des comités de suivi ou de pilotage des mesures compensatoires est de plus en plus reconnue par les aménageurs. Toutefois, ces comités sont souvent constitués de manière tardive (parfois après le début des impacts) et accumuler de telles instances, au rythme actuel de développement de nouveaux projets, pourrait se révéler contre-productif à moyen terme. Au contraire, l'accompagnement pourrait débuter en amont des projets d'aménagements, dans les discussions de planifications de l'aménagement du territoire, et suivre les actions de compensations qui auront été anticipées et spatialisées. Cela permettrait de mieux mobiliser la compensation pour conserver, restaurer, et reconnecter durablement des cœurs de nature en dépit des pertes causées par les projets d'aménagements.

Enfin, pour freiner l'érosion de la biodiversité, la compensation ne pourrait se restreindre aux espèces, qui plus est aux espèces protégées. Indéniablement la compensation des espèces protégées nécessite des améliorations, cependant nous pensons que ces actions ne devraient pas pour autant exclure les espèces et les espaces non protégés, souvent plus communs, mais plutôt s'ajouter à des compensations de biodiversité commune. La connaissance des difficultés de compensation pour les espèces protégées pourrait également aider à mieux compenser la biodiversité commune, qui constitue la majorité des espaces de nature impactés chaque année et présente des enjeux importants de durabilité des écosystèmes. Sur un plan juridique, l'évolution récente de la réglementation, suite au Grenelle Environnement (en particulier avec la trame verte et bleue), et les modalités d'application proposées par le ministère chargé de l'écologie suite à la publication de la doctrine ERC devrait permettre une meilleure prise en compte de la biodiversité ordinaire. Reste à intégrer ces démarches dans une véritable planification dont les grandes lignes devraient être clarifiées par l'élaboration des documents d'urbanisme (SCOT, PLU).

Conclusion

L'analyse des dossiers de dérogations à l'échelle nationale a permis de révéler les limites et difficultés actuellement rencontrées dans la conception des mesures compensatoires. Malgré l'évolution récente du cadre juridique, la compensation est encore très incomplète et tient peu compte des enjeux de préservation de la biodiversité commune, y compris lorsque celle-ci est légalement protégée. Notre analyse soulève également certaines limites dans la compensation, en particulier lorsqu'il s'agit de compenser des sites à forte richesse spécifique.

Afin de rapprocher les pratiques actuelles d'une contribution efficace à l'objectif « pas de perte nette » auquel s'est engagé la France, notre analyse suggère d'intégrer les enjeux de biodiversité à une échelle supérieure au site impacté. Cela permettrait de mieux tenir compte des dynamiques et du fonctionnement de la biodiversité dans le paysage impacté. De plus, il apparait nécessaire de prendre en considération la biodiversité potentielle en complément de la biodiversité observée car cela permettrait de mieux prévoir les conséquences écologiques des décisions d'aménagements et de compensations dans le temps. Les mesures compensatoires devraient également intégrer l'incertitude des résultats attendus : certaines mesures de restauration ou de création d'écosystèmes sont trop incertaines pour être réalistes (ex. : création de tourbières ou création de pelouses calcaires sèches).

L'amélioration des moyens de gouvernance apparaît également indispensable pour développer une vision territorialisée et proactive des besoins de compensations. Il s'agirait d'anticiper les impacts et les possibilités de compensation le plus en amont possible, en vue d'un meilleur équilibre entre les aménagements du territoire et la préservation de la biodiversité.

Enfin, le suivi des mesures compensatoires est un enjeu important pour véritablement évaluer la mise en œuvre des mesures compensatoires promises dans les dossiers ainsi que leur efficacité ou leur échec sur le terrain. En retour, l'expérience tirée de ce suivi d'expériences pourrait permettre d'améliorer la conception et le dimensionnement des mesures compensatoires, et servir d'aide à la décision. ■

Les auteurs

Baptiste REGNERY, Mélanie BURYLO, Denis COUVET et Christian KERBIRIOU
Museum national d'Histoire naturelle,
UMR 7204, Conservation des Espèces,
Restauration, Suivi des Populations
55 rue Buffon, 75005 Paris
regnery@mnhn.fr
mburylo@mnhn.fr
couvet@mnhn.fr
kerbiriou@mnhn.fr

Fabien QUETIER
Biotope, 22 boulevard Maréchal Foch
BP 58, 34140 Mèze
fquetier@biotope.fr

Naïg COZANNET
Agence Française du Développement
7 rue Roland Barthes, 75012 Paris
(anciennement stagiaire Irstea, UR EMGR,
BP 76, 38402 Saint-Martin-d'Hères)
cozannetn@afd.fr

Stéphanie GUCHERAND et Antoine LAROCHE
Irstea, UR EMGR, Écosystèmes montagnards,
BP 76, 38402 Saint-Martin-d'Hères
stephanie.gaucherand@irstea.fr
antoin.laroche@irstea.fr

Remerciements

Nous remercions les personnes qui ont accepté de mettre à disposition l'ensemble des dossiers ayant servi à la rédaction de cet article. Pour les dossiers de dérogations aux espèces protégées, nous remercions Michel PERRET et Valérie HOUDAIN du bureau de la faune et de la flore sauvages du ministère de chargé de l'écologie, ainsi que Serge MULLER et Michel ECHAUBARD, présidents des commissions Flore et Faune du CNPN. Merci également à Marion BRUN et Elise BECK qui ont contribué aux analyses des dossiers. Ces travaux ont été financés par le CEA/Agence Iter France dans le cadre de l'arrêté préfectoral n° 200863-5 du 3 mars 2008, ainsi que par le programme de recherche IngEcoTech du CNRS et d'Irstea.

Quelques références clés...

GASTON, K.J., FULLER, R.A., 2007, Commonness, population depletion and conservation biology, *Trends in Ecology and Evolution*, n° 23, p 14-19.

KIESECKER, J.M., COPELAND, H., POCEWICZ, A., MCKENNEY, B., 2010, Development by design: blending landscape level planning with the mitigation hierarchy, *Frontiers in Ecology and the Environment*, n° 8, p 261-266.

Ministère de l'Écologie, du Développement Durable et de l'Energie (MEDDE), 2012, Doctrine relative à la séquence éviter, réduire et compenser les impacts sur le milieu naturel, **http://www.developpement-durable.gouv.fr**

QUÉTIER, F., QUENOUILLE, B., SCHWOERTZIG, E., GAUCHERAND, S., LAVOREL, S., THIÉVENT, P., 2012, Les enjeux de l'équivalence écologique pour la conception et le dimensionnement de mesures compensatoires d'impacts sur la biodiversité et les milieux naturels, *Sciences Eaux & Territoires*, Hors-série n°7, p 1-7, [en ligne], **http://www.set-revue.fr**

REGNERY, B., COUVET, D., KERBIRIOU, K., 2013, Offset measures and development projects: the conservation of protected species under the EU Birds and Habitats Directives, *Conservation Biology* (en révision).

Article 4

Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests?

Baptiste Regnery - Yoan Paillet - Denis Couvet - Christian Kerbiriou

2013

Forest Ecology & Management

Forest Ecology and Management 295 (2013) 118–125

Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Forest Ecology and Management

journal homepage: www.elsevier.com/locate/foreco

Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests?

Baptiste Regnery [a,*], Yoan Paillet [b], Denis Couvet [a], Christian Kerbiriou [a]

[a] CNRS-MNHN-PARIS VI, UMR-7204, 'Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations', 55 Rue Buffon, 75005 Paris, France
[b] Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 8 October 2012
Received in revised form 11 December 2012
Accepted 8 January 2013

Keywords:
Tree microhabitats
Mediterranean region
Stand structure
Time since last cutting
Biodiversity

ABSTRACT

Managed forests have the potential to promote tree microhabitats and hence to conserve the biodiversity, especially of birds, bats, and saproxylic insects, associated with such features. Although the value of tree microhabitats for biodiversity has been described, surprisingly, the factors that explain the occurrence and density of tree microhabitats in managed forests remain poorly known, especially in Mediterranean forests. To address this gap, we studied the occurrence and density of nine types of tree microhabitats inventoried in 1630 trees and 59 forest stands: canopy dead wood; woodpecker cavities; non-woodpecker cavities (with a distinction between lower, medium, and upper cavities); *Cerambyx* cavities; loose barks or cracks; conks of fungi; and ivy. Each tree was described according to the presence/absence of microhabitats as well as tree diameter, vitality, and species. In each stand, structural variables (basal area, stem density, log volume, stand height, diameter class distribution) and the time since last cutting (i.e., the number of years since the last cutting) were assessed. At the tree level, large-diameter trees, snags, and non-coniferous species supported a higher richness of microhabitats than trees of small diameter, living trees, and conifers. Holm oak (*Quercus ilex* L.), which is a typical species of Mediterranean forests, exhibited a particularly high ability to host microhabitats. Tree diameter was the best predictor of the occurrence of most microhabitats (7 out of 9). We studied co-occurrences among microhabitats, but our results indicated that microhabitat types served poorly as proxies of other microhabitats due to frequent but unspecific positive relationships. At the stand level, time since last cutting was the best predictor of density of microhabitat-bearing trees and the occurrence of most tree microhabitats. The density of microhabitat-bearing trees was approximately 13 times higher in older stands (>90 years post-cutting) than in recently cut stands (<30 years). To maintain biodiversity in forests, we suggest that managers conserve large trees and snags and preferentially use holm oaks for wood production. Silvicultural practices should include a long rotation period and favor harvesting by group selection to maintain forest stands with a time since last cutting >90 years.

© 2013 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

In many parts of the world, forest managers have to balance wood production with biodiversity conservation over the long term (Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2010). Stand structure, the composition of tree species, deadwood volume and tree microhabitats (i.e., microhabitats that grow on trees) are important components of conserving biodiversity in forests (Grove, 2002; Hunter, 1999; Paillet et al., 2010). Many species depend on tree microhabitats for food, shelter and breeding habitat (Michel and Winter, 2009; Winter and Möller, 2008). For example, dead branches are food sources for saproxylic insects and fungi (Jonsell and Nordlander, 2002; Vanderwel et al., 2006). Cavities provide habitats for breeding birds, mammals, and invertebrates but also lichens and bryophytes (Fritz and Heilmann-Clausen, 2010; Lučan et al., 2009; Parsons et al., 2003; Ranius, 2002). Many forest bats nest or roost behind cracked and loose bark (Pénicaud, 2000; Russo et al., 2004; Vonhof and Gwilliam, 2007). Other microhabitats, such as conks of fungi or ivy, are homes to insects and provide potential nesting and foraging sites for birds (Bässler et al., 2012; Dajor, 2005; Mitchell, 1973). Tree microhabitats support a large food web and may have an important role in the functioning of forest ecosystems (Aitken and Martin, 2007; Martin and Eadie, 1999). Some species linked to tree microhabitats are also of major concern for biodiversity conservation, such as some saproxylic insects (e.g., *Limoniscus violaceus* – Gouix and Brustel, 2011), birds (e.g., the White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* – Lehikoinen et al., 2011), and bats (e.g., *Barbastella barbastellus* – Russo et al., 2010).

Surprisingly, the links between trees, stand characteristics and tree microhabitats remain poorly explored compared to other

* Corresponding author. Address: Baptiste Regnery, Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 7204, 55 Rue Buffon, 75005 Paris, France. Tel.: +33 (0)1 40 79 34 53; fax: +33 (0)1 40 79 38 35.
E-mail addresses: regnery@mnhn.fr (B. Regnery), yoan.paillet@irstea.fr (Y. Paillet), couvet@mnhn.fr (D. Couvet), kerbiriou@mnhn.fr (C. Kerbiriou).

0378-1127/$ - see front matter © 2013 Elsevier B.V. All rights reserved.
http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.009

research areas related to biodiversity indicators (Michel and Winter, 2009; Vuidot et al., 2011). Recently, several studies investigated the occurrence of tree microhabitats by comparing managed and unmanaged forests (Larrieu et al., 2012; Michel and Winter, 2009; Vuidot et al., 2011; Winter and Möller, 2008). However, the distinction between 'managed' and 'unmanaged' forests may involve a large array of silvicultural practices. For example, two managed forests may have contrasting management histories, leading to different structural characteristics and biodiversity levels (Bengtsson et al., 2000; Burger, 2009; Summerville, 2011).

Silvicultural practices tend to convert forests into simplified ecosystems (with reductions in species tree diversity, vertical stratification, and age structure) compared to unmanaged forests (Paillet et al., 2010). However, forest management also has the potential to maintain natural structural complexity and support the development of microhabitats (Bauhus et al., 2009; Larrieu et al., 2012). Although microhabitats are believed to play a key role in the conservation of biodiversity in managed forests (Michel and Winter, 2009; Winter and Möller, 2008), the factors that underlie their occurrence and density remain poorly known. To our knowledge, only Michel and Winter (2009) have explored the role of management history and stand structure in the occurrence of tree microhabitats in Douglas fir forests (USA). Yet, better understanding of the factors that allow the development of microhabitats in managed forests is of strong interest for managers and decision-makers, especially in Europe, where most forests are subject to silvicultural treatments (Bengtsson et al., 2000; Vanbergen et al., 2005).

The Mediterranean region is considered a priority area for biodiversity conservation (Cuttelod et al., 2008; MEA, 2005; Myers et al., 2000). Biodiversity conservation in Mediterranean forests is the subject of several research programs (see for example the ongoing program 'Mediterranean Integrated STudies at Regional And Local Scales' (MISTRALS, 2012); however, to our knowledge, research on the factors underlying the occurrence of tree microhabitats has never been conducted in Mediterranean forests (Vuidot et al., 2011).

The overall objective of our study is to test the effect of tree and stand characteristics (time since last cutting and stand structure) on the occurrence and density of tree microhabitats in managed forest stands in the Mediterranean region, specifically southern France. We distinguished between the tree and stand levels following the Vuidot et al. (2011) approach: at the tree level, the objectives were to (a) investigate the relationships between tree characteristics (species, vitality, and diameter) and tree microhabitats, and (b) determine co-occurrences among tree microhabitats. At the stand level (c), we examined the effects of time since last cutting (i.e., the number of years since the last cutting) and stand structure on the density of microhabitats. We showed that managed forests have the potential to conserve microhabitats, and we discuss measuring and promoting microhabitats from the perspective of forest managers.

2. Methods

2.1. Study area

The studied stands were located in southern France, in Saint-Paul-lès-Durance (44°41′16″N/5°42′30″E, surface area 1415 ha, mean altitude 300 m), Ribiers (44°13′55″N/5°21′26″E, area 126 ha, alt. 800 m), and Saint-Vincent-sur-Jabron (44°10′18″N/5°44′33″E, area 90 ha, alt. 850 m). Climate conditions were typical of the Mediterranean region with a long sun exposure (2500–2800 h annually) and warm summers (mean temperature in summer = 27 °C; annual mean = 12 °C) (Météo France, 2012). Annual precipitations averaged 750 mm, most of it occurring in autumn and winter. Summers are characterized by long periods of drought (mean precipitation in summer = 70 mm) (Météo France, 2012).

Forests were dominated by pubescent oaks (*Quercus pubescens* Willd.) (37% of the total area), followed by mixed stands of pubescent–holm oaks (*Q. ilex* L.) (30% of the total area), stands of holm oaks (10%), and other types of stands (conifers, other deciduous, or a mixture of confers-deciduous) (National Institute of the Geographic and Forest Information (IGN), 2012). *Q. pubescens* and *Q. ilex* forests represent approximately 40% of French Mediterranean forest cover (IGN, 2012). In average, stand basal area varied from 10 to 30 m^2/ha and height from 5 to 15 m (data extracted from management plans). These stands were traditionally managed as coppices with standards, associating broadleaved coppices for fire wood, and standards for timber. Coppice was clear cut every 15 to more than 90 years. Forests of pubescent and holm oaks have a remarkable biodiversity value, especially *Q. ilex* forests which are listed as a habitat of community interest in the Appendix I of the Habitats Directive, i.e., the habitats that led to the establishment of the Natura 2000 network in European member states European Economic Community (EEC), 1992.

2.2. Microhabitat inventory

The survey of microhabitat-bearing trees was performed by the National Forest Office (Office National des Forêts, ONF) in 2009. All trees were exhaustively searched. In total, 1630 trees were inventoried and GPS-located within an area of 1631 ha.

Each tree was described according to three characteristics: species (holm oak, pubescent oak, other deciduous, and conifers), vitality (dead vs. alive), and diameter class for diameter measured at breast height (DBH) (six categories were defined by the ONF, see Table 1). The latter variable was later considered a semi-quantitative variable in the analyses, ranging from 1 (DBH between 0 and 32 cm) to 6 (DBH over 160 cm) (see Table 2).

The description of microhabitats followed a standardized protocol including 9 tree microhabitat types. For each tree, the presence/absence of every microhabitat was described. All microhabitats have a potential role in biodiversity as foraging, sheltering, and breeding sites (Gibbons and Lindenmayer, 2002; Winter and Möller, 2008):

- 1. Canopy dead wood, with a minimum threshold of 10% dead crown by volume.
- 2. Woodpecker cavities with >2 cm apertures.
- 3–5. Non-woodpecker cavities with >5 cm apertures. A distinction was made among 'lower cavities' (<0.5 m above the ground), 'medium cavities' (between 0.5 and 2 m above the ground), and 'upper cavities' (over 2 m above the ground).

Table 1
Tree characteristics and number of trees. The 'other deciduous' group included *Acer campestre*, *Acer monspessulanum*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia platyphyllos*, *Prunus* sp., and *Populus* sp., and the 'conifers' group included *Pinus sylvestris*, *Pinus halepensis*, and *Juniperus* sp. (*Prunus*, *Populus*, and *Juniperus* species could not be identified at the species level during the field inventory).

Variables	Levels	Total
Species	Holm oak	834
	Pubescent oak	689
	Other deciduous	68
	Conifers	39
Vitality	Alive	1277
	Dead	353
Diameter class	0–32 cm	462
	32–64 cm	521
	64–96 cm	419
	96–128 cm	168
	128–160 cm	42
	Over 160 cm	16

Table 2
Structural variables.

Structural variables	Mean	Std. error	Min.	Max.
Basal area (m^2/ha)	11.46	0.65	1.29	32.99
Stem density (nb/ha)	686.36	46.57	77.85	1595.89
Log volume (m^3/ha)	2.53	0.43	0.00	14.36
Stand height (m)	7.68	0.25	4.75	12.75
Diameter class distribution	0.28	0.04	0.00	1.15

- 6. Loose barks or cracks with a minimum width of 1 cm and over 1 m above the ground.
- 7. Conks of fungi with diameter >5 cm.
- 8. *Cerambyx* cavities (the endangered saproxylic beetle *Cerambyx cerdo* (Buse et al., 2007), included in Annex II of the UE 'Habitats' Directive, is the most abundant *Cerambyx* in the study area, but *C. miles* or *Cerambyx velutinus* may also be present).
- 9. Ivy (*Hedera helix*), with a minimum cover of 25% of the tree height.

Abundance of each microhabitat was also assessed by the ONF (see Appendix A for the scoring of microhabitats). From the abundance data, we calculated the total abundance (sum of the abundances of each microhabitat) and the diversity of microhabitats per tree (Shannon index on microhabitat abundances). However, we found that these metrics were multi-correlated (richness-abundance: $r = 0.85$; richness-diversity: $r = 0.96$; Appendix A). In the following analyses, we used microhabitats richness only which is the simpler metric, and allows more comparisons with other research (Larrieu and Cabanettes, 2012; Vuidot et al., 2011). Note that similar results were obtained when using abundance or diversity instead of richness (results not shown).

2.3. Stand characteristics

Stand characteristics were measured in a subset of 59 plots of 100 m radius following a stratified random sampling design (number of plots per site: Cadarache = 42, Ribiers = 10, Saint-Vincent-sur-Jabron = 7). Centers of plots were separated by at least 400 m so that no plots occurred in the same management unit. We covered 420 microhabitat-bearing trees along a gradient of density ranging from 0 to 27.07 microhabitat-bearing trees per ha (mean density per ha (standard error) = 2.27 (0.57)).

Each plot comprised 4 subplots of 15 m radius (1 at the center point of the plot and 3 at 50 m from the center point and equally distant from each other). We inventoried and measured the diameters at breast height (DBH) of all trees with DBH >5 cm (without distinctions between genet and ramet). Stand height was calculated as the mean tree height of the stand. Total log volume per plot was measured from downed woody debris with a diameter >5 cm using the volume formula: $V = \pi/4\ dL$, where V = volume; d = mid-diameter; and L = length. From these measurements, we derived total basal area, stem density, and the diameter class distribution (calculated as the Shannon index of diameters per plot). These variables were chosen for their sensitivity to forest management practices (Bauhus et al., 2009; McElhinny et al., 2005). Each plot was classified a posteriori into 4 categories of time since last cutting (data extracted from the management plans of the ONF): 0–30 years ($n = 27$ plots), 30–60 years ($n = 10$), 60–90 years ($n = 13$), and >90 years ($n = 9$).

2.4. Statistical analyses

We considered several response variables depending on the level of analysis (tree vs. stand). At the tree level, we used the 'richness of microhabitats' (i.e., the number of tree microhabitat types per tree) and the 'occurrence of microhabitats' (i.e., the presence of a given tree microhabitat type on a tree). At the stand level, we used the 'density of microhabitat-bearing trees' (i.e., the number of microhabitat-bearing trees per plot) and the 'density of microhabitats' (i.e., the number of tree microhabitats types per plot, calculated from the presence/absence of each microhabitat per tree – Larrieu and Cabanettes, 2012). Variables at the stand level were calculated as the sum of trees and microhabitats in each plot of 100 m radius (the same plots used for the description of stand characteristics).

We pooled the sites in the following analyses because they showed no significant differences among times since last cutting and no differences among stand structures (see Appendix B for statistical results), and they shared the same stand composition (IGN, 2012). However, we systematically considered spatial correlation structure in our analyses, hypothesizing that close trees or plots have a greater chance to share similar microhabitats due to similar abiotic conditions such as soil and microclimatic conditions (Michel and Winter, 2009). Thus, all models incorporated the equation $x + y + x^2 + y^2$, where x and y were the coordinates of microhabitat-bearing trees or the coordinates of the centers of the plots for plot-scale data (following the approach of Devictor et al., 2008; Doxa et al., 2010; Fortin and Dale, 2005). Note, however, that quite similar results were obtained without taking into account spatial correlation structure.

At the tree level ($n = 1630$ trees), we tested the effect of tree characteristics (species, vitality, and diameter) on the richness of microhabitats using a logistic regression analysis (Generalized Linear Mixed (GLM) with a logarithmic link function) with a Poisson error distribution (richness of microhabitats was considered count data). We compared several models of different completeness (from simple models to complete models including all of the tree characteristics and interactions as explanatory variables) and selected the models with the lowest AIC to explain the significant effects of tree characteristics (Burnham and Anderson, 2002). We then investigated the influence of each tree characteristic on the occurrence of each microhabitat. We performed logistic regression analyses (GLM with a logit link) with a binomial error distribution (presence/absence of each microhabitat was the binary dependent variable) (Crawley, 2009). We also tested co-occurrences among microhabitats (i.e., we tested the influence of the occurrence of a microhabitat on another microhabitat) using logistic regression analysis to assess whether some microhabitats could be used as surrogates of other microhabitats.

At the stand level ($n = 59$ plots), we examined the influence of stand characteristics (time since last cutting and structural variables: basal area, stem density, log volume, stand height, diameter class distribution) on the density of microhabitat-bearing trees and the density of microhabitats using logistic regression analyses with a Poisson error distribution. We constructed simple models (i.e., each stand characteristic was modeled separately) to avoid overparameterization (Crawley, 2009). P-values and estimates were corrected for over-dispersion according to Faraway (2006) approach. All analyses were performed using R statistical software v. 2.15.1 (R Development Core Team 2011).

3. Results

3.1. Influences of diameter, vitality and tree species on tree microhabitats

The model with the lowest AIC was the complete additive model without interactions (Appendix C). The richness of microhabitats per tree was influenced by diameter (GLM, $F_{1,1618} = 236.58$, $p < 0.001$), vitality (GLM, $F_{1,1618} = 58.57$, $p < 0.001$), and species (GLM, $F_{3,1618} = 35.99$, $p < 0.001$). We found a positive relationship between the tree diameter and the richness of microhabitats (slope estimate (SE) of the variable 'tree diameter' = 0.14 (0.01)). Living

trees supported a lower richness of microhabitats than snags (Fig. 1). We found that holm oaks had the highest richness of microhabitats (Fig. 1) but the lowest average tree diameter (mean tree diameter (SE): holm oaks = 1.85 (0.03), other deciduous = 2.31 (0.13), coniferous = 2.58 (0.15), pubescent oaks = 2.82 (0.04)). When grouping holm oaks, pubescent oaks, and other deciduous species as non-coniferous trees, we found that non-coniferous trees had a higher richness of microhabitats than conifers (GLM, $F_{1,1620} = 14.69$, $p < 0.001$).

We investigated which tree characteristics best explained the occurrence of each microhabitat. Tree diameter was the best predictor of the occurrence of 7 microhabitats (Table 3 – raw data are also presented in Appendix D): canopy dead wood, woodpecker cavities, lower cavities, upper cavities, loose barks or cracks, *Cerambyx* cavities, and ivy. The magnitude of the tree diameter-microhabitat relationship varied among the different microhabitats. Canopy dead wood and ivy were associated with the highest estimates (0.60 and 0.54, respectively) and lower and upper cavities the lowest estimates (0.25 and 0.26, respectively). Vitality was a less efficient predictor than diameter and species because models using vitality as explanatory variable were never selected. Tree species best explained 2 microhabitats (Table 3): medium cavities (with a minimum for conifers: estimate (SE) = −1.91 (0.45)) and conks of fungi (with a maximum for conifers: estimate (SE) = 0.55 (0.35)).

3.2. Co-occurrences among microhabitat types

The most abundant microhabitats were canopy deadwood (89% of trees) and loose bark or cracks (77% of trees). These were followed by upper cavities (46%), medium cavities (43%), conks of fungi (33%), *Cerambyx* cavities (32%), lower cavities (26%), woodpecker cavities (17%), and ivy (7%).

We examined the co-occurrence among microhabitats. Canopy dead wood, woodpecker cavities, upper cavities, and *Cerambyx* cavities were all correlated with one another (comparisons among these microhabitats: all estimates >0.5 and $p < 0.01$) (Table 4). Lower cavities only co-occurred with medium and *Cerambyx* cavities (medium cavities: estimate (SE) = 0.98 (0.12), $p < 0.001$; *Cerambyx* cavities: estimate (SE) = 0.79 (0.12), $p < 0.001$), but the latter were correlated with other microhabitats (medium cavities = 5 correlations, *Cerambyx* cavities = 6 correlations). Ivy exhibited a negative effect on medium cavities (estimate (SE) = −0.56 (0.21), $p = 0.007$) and conks of fungi (estimate (SE) = −0.53 (0.23), $p = 0.02$).

3.3. Effects of stand characteristics on the densities of tree microhabitats

We examined the effects of the stand characteristics on the density of microhabitat-bearing trees. Time since last cutting showed the lowest AIC and had a positive effect on the density of microhabitat-bearing trees (Table 5).

We then investigated the effect of stand characteristics on the density of each microhabitat (Appendix E). Models including time since last cutting showed the lowest AIC for 6 microhabitats (GLM): canopy dead wood ($F_{3,51} = 6.27$, $p = 0.001$), medium cavities ($F_{3,51} = 3.55$, $p = 0.02$), upper cavities ($F_{3,51} = 5.64$, $p = 0.002$), loose barks or cracks ($F_{3,51} = 5.93$, $p = 0.001$), conks of fungi ($F_{3,51} = 5.94$, $p = 0.001$), and *Cerambyx* cavities ($F_{3,51} = 4.75$, $p = 0.005$). Time since last cutting had a positive effect on all of these microhabitats. Stem density, log volume, and stand height best explained the density of lower cavities, woodpecker cavities, and ivy, respectively. Stem density exhibited a negative relationship with the density of lower cavities (GLM, $F_{1,53} = 15.68$, $p < 0.001$) (Fig. 2), and log volume and stand height were positively correlated with woodpecker cavities (GLM, $F_{1,53} = 17.30$, $p < 0.001$) and ivy (GLM, $F_{1,53} = 5.63$, $p = 0.02$), respectively.

4. Discussion

4.1. Influence of diameter, vitality and tree species on tree microhabitats

We found a positive relationship between tree diameter and the richness of microhabitats, which confirmed several previous observations in contrasting ecological contexts (Larrieu et al., 2012; Michel and Winter, 2009; Vuidot et al., 2011). However, this relationship may not be systematic, as Winter and Möller (2008) found no significant relationship in managed or recently unmanaged stands. Generally, it appears that larger trees host more microhabitats than smaller ones, most likely due to their longer lifespan and the higher probability of microhabitat-creating events (e.g., diseases, parasite attacks, climatic events, and harvesting damage – Vuidot et al., 2011). Diameter was also selected as the tree characteristic that best explained the occurrence of 7 microhabitats out of 9

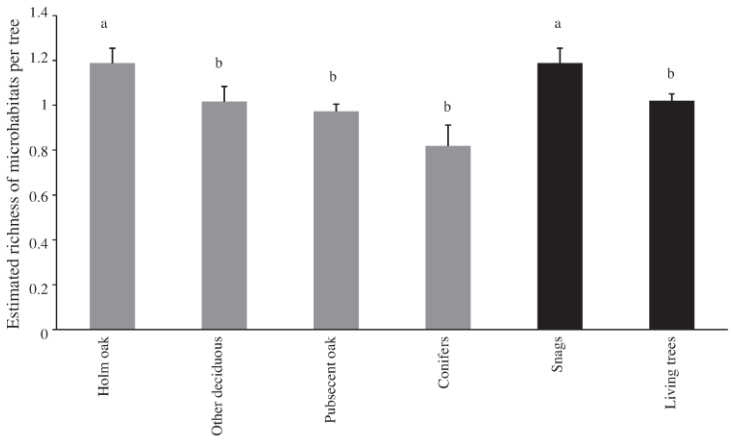


Fig. 1. Estimated richness of microhabitats per tree derived from the selected generalized linear model. Different letters indicate significantly different levels for a variable, assigned per group of variables (i.e., separately for tree species and vitality).

Table 3
Occurrence of microhabitats as a function of tree characteristics (species, vitality, diameter). Table shows estimate values (±SE) and the *p*-values of the GLMs with binomial distribution and logit link applied to tree level data. Variables in brackets are intercepts of the models. The AIC of the selected models are in bold. Abbreviations: Pubes. oak = Pubescent oak, Other decid. = Other deciduous, Conif. = Conifers, Sna. = Snags, Liv. trees = Living trees, Int. = Intercept, Est. = Estimate.

Microhabitat type	Species						Vitality				Diameter			
	(Holm oak)	Pubes. oak	Other decid.	Conif.	AIC	*P*-value	(Sna.)	Liv. trees	AIC	*P*-value	(Int.)	Est.	AIC	*P*-value
Canopy dead wood	1.16 (0.46)	0.91 (0.23)	0.74 (0.51)	0.28 (0.66)	1059.00	<0.001	2.25 (0.47)	−0.77 (0.26)	1064.30	0.001	0.65 (0.43)	0.60 (0.09)	**1028.50**	<0.001
Woodpecker cavities	−4.047 (0.28)	0.59 (0.15)	0.57 (0.34)	0.93 (0.36)	1353.00	<0.001	−3.51 (0.29)	−0.33 (0.15)	1362.80	0.03	−4.46 (0.31)	0.29 (0.06)	**1345.40**	<0.001
Lower cavities	−0.43 (0.26)	0.34 (0.13)	−0.17 (0.29)	−1.25 (0.54)	1826.40	0.007	−0.06 (0.27)	−0.62 (0.13)	1813.40	<0.001	−1.18 (0.28)	0.25 (0.05)	**1811.00**	<0.001
Medium cavities	0.55 (0.23)	−1.20 (0.12)	−0.91 (0.27)	−1.91 (0.45)	**2109.10**	<0.001	0.14 (0.23)	−0.25 (0.12)	2220.60	0.04	−0.12 (0.23)	0.02 (0.04)	2224.40	0.64
Upper cavities	−0.10 (0.23)	0.01 (0.12)	−0.06 (0.26)	−1.12 (0.40)	2161.40	0.02	−0.01 (0.24)	−0.09 (0.12)	2166.50	0.45	−0.69 (0.25)	0.26 (0.05)	**2136.90**	<0.001
Loose barks or cracks	1.46 (0.25)	0.40 (0.14)	0.42 (0.34)	−1.20 (0.34)	1714.90	<0.001	2.29 (0.28)	−0.73 (0.17)	1715.00	<0.001	0.80 (0.27)	0.45 (0.06)	**1678.40**	<0.001
Conks of fungi	0.85 (0.25)	−1.00 (0.13)	−1.13 (0.32)	0.55 (0.35)	**1900.00**	<0.001	−0.86 (0.25)	−0.49 (0.13)	1962.20	<0.001	−1.56 (0.26)	0.13 (0.05)	1969.60	0.006
Cerambyx cavities	−1.21 (0.24)	0.41 (0.12)	−1.34 (0.41)	0.30 (0.35)	1954.00	<0.001	−0.67 (0.25)	−0.36 (0.13)	1958.30	<0.001	−2.11 (0.26)	0.38 (0.05)	**1921.50**	<0.001
Ivy	−2.08 (2.20)	1.11 (0.25)	1.97 (0.36)	−0.16 (1.07)	753.43	<0.001	−0.14 (0.60)	0.19 (0.26)	787.81	0.45	−1.78 (0.57)	0.54 (0.08)	**746.01**	<0.001

(all microhabitats except medium cavities and conks of fungi). Comparatively, Vuidot et al. (2011) found that diameter was the primary factor influencing non-woodpecker cavities as well as, combined with other factors, bark losses and cracks. In our case, it appears that diameter explained the occurrence of more microhabitats than had been observed before. Thus, tree diameter may be a relevant indicator of the richness and the occurrence of microhabitats in Mediterranean broadleaf forests.

Snags were richer in microhabitats than living trees. This result was in line with the observations of Vuidot et al. (2011) and Larrieu and Cabanettes (2012) and confirmed the important role of snags in providing microhabitats compared to living trees. However, we showed that vitality had a lower contribution to the occurrence of microhabitats than species and diameter. Furthermore, independently of microhabitats, snags and living trees also provide different habitat qualities based on the differences between dead wood and living wood (Lassauce et al., 2011; Winter and Möller, 2008). Several bird species are dependent on dead trees for foraging, such as the White-Backed Woodpecker (*D. leucotos*) or the Lesser Spotted Woodpecker (*Dendrocopos minor*) (Olsson et al., 1992; Roberge et al., 2008; Stenberg, 1996). Many fungi and insects are also associated with dead substrates (Grove, 2002; Lassauce et al., 2011; Lonsdale et al., 2007); thus, microhabitats may not be the only factor driving biodiversity on snags.

The richness of microhabitats was higher in the non-coniferous trees (which were composed of 96% oaks) than in the coniferous trees. In our analyses, coniferous tree species were scarce compared to non-coniferous tree species (Table 1) and future studies should try to compensate this lack. However, our result confirms those of Vuidot et al. (2011), who showed that oaks in temperate lowland forests were more microhabitat-rich than other species. Surprisingly, holm oaks had the highest richness of microhabitats per tree but the lowest DBH among tree species. This reveals the ability of holm oaks to produce more microhabitats at a lower diameter than other species, but this may be due to the typical low growth rate of evergreen trees (Grime, 2002; Oliet et al., 2009). An interesting perspective would be to assess tree age to compare microhabitat richness among species on an equivalent age basis, but to our knowledge, this information is not yet available. This may reflect the recent interest in microhabitats and also the fact that conducting dendrochronological measurements over a large sample of species and conditions remains costly. However, time since last cutting may be more accessible through management plans and provide interesting results at a stand level (see below).

4.2. Co-occurrences among microhabitat types

Co-occurrences among microhabitats revealed variability among the different microhabitat types. Most relationships among microhabitats were positive, which meant that the presence of a given tree microhabitat tended to favor the presence of others (see also the results of Larrieu and Cabanettes, 2012). Four microhabitats were correlated with one another (canopy dead wood, woodpecker cavities, upper cavities, and *Cerambyx* cavities). The fact that woodpecker cavities were correlated to canopy dead wood is in line with the scientific literature, as most woodpecker species are linked to habitats with dying and dead wood (Roberge et al., 2008). Upper cavities (>2 m from the ground) also develop on old trees, which often bear canopy dead wood. We also found that the presence of loose barks or cracks was associated with the occurrence of *Cerambyx* cavities. This confirms the previously observed relationship detected by Buse et al. (2007) for *Cerambyx cerdo* in oaks. The only exception was observed for ivy, which was negatively correlated with the occurrence of medium cavities

Table 4
Co-occurrences among microhabitats. Table shows estimate values (±SE) and the *p*-values of the GLMs with binomial distribution and logit link applied to tree level data. Abbreviations: Standing dw. = Standing dead wood, Woodpecker c. = Woodpecker cavities, Medium c. = Medium cavities, Bark loss & c. = Loose barks or cracks, *Cerambyx* c. = *Cerambyx* cavities.

Microhabitat type	Standing dw.	Woodpecker c.	Lower cavities	Medium c.	Upper cavities	Bark loss & c.	Conks of fungi	*Cerambyx* c.
Woodpecker cavities	1.91 (0.46) ***							
Lower cavities	0.01 (0.18) ns	−0.11 (0.16) ns						
Medium cavities	0.03 (0.16) ns	−0.17 (0.14) ns	0.98 (0.12) ***					
Upper cavities	0.64 (0.18) ***	0.64 (0.14) ***	0.02 (0.12) ns	0.19 (0.10) .				
Loose barks or cracks	1.11 (0.17) ***	0.13 (0.17) ns	0.14 (0.14) ns	0.32 (0.12) **	0.30 (0.13) *			
Conks of fungi	0.57 (0.19) **	0.29 (0.14) *	−0.12 (0.12) ns	0.29 (0.11) **	0.25 (0.11) *	0.13 (0.13) ns		
Cerambyx cavities	0.53 (0.20) **	0.75 (0.14) ***	0.79 (0.12) ***	0.38 (0.11) ***	0.54 (0.11) ***	0.50 (0.14) ***	0.07 (0.11) ns	
Ivy	1.02 (0.47)*	0.11 (0.27) ns	0.12 (0.22) ns	−0.56 (0.21) **	0.49 (0.20) *	0.43 (0.27) ns	−0.53 (0.23) *	−0.02 (0.21) ns

Significant codes: '.' = $p < 0.1$, 'ns' = $p > 0.1$.
*** $p < 0.001$.
** $p < 0.01$.
* $p < 0.05$.

Table 5
Influence of stand characteristics on the density of microhabitat-bearing trees. Table shows estimate values (±SE) and the *p*-values of the GLMs with Poisson distribution and log-link applied to stand level data. The lowest AIC is in bold.

Stand characteristic	Levels	Estimate (SE)	AIC	*P*-value
Stem density		−0.001 (0.0007)	584.46	0.03
Basal area		−0.02 (0.04)	638.4	0.63
Log volume		0.05 (0.05)	626.78	0.29
Stand height		0.11 (0.09)	624.75	0.26
Vertical irregularity		1.49 (0.59)	577.65	0.01
Time since last cutting	(0–30 years)	3.48 (1.93)	**504.56**	0.001
	30–60 years	1.03 (0.62)		
	60–90 years	1.11 (0.58)		
	>90 years	2.15 (0.60)		

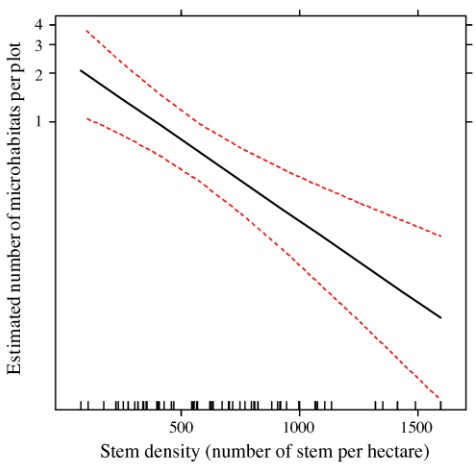


Fig. 2. Relationship between the stem density and the estimated number of microhabitats per plot. Upper and lower dotted lines represent the 95% confidence interval. Smoothed curves were obtained with the R package 'effects'.

and conks of fungi. Ivy foliage may create a physical barrier to the development of these microhabitats.

4.3. Effects of stand characteristics on the densities of tree microhabitats

At the stand level, our results indicated that time since last cutting was the major factor to explain the density of microhabitat-bearing trees. The density of microhabitat-bearing trees was almost 13 times higher in stands that were more than 90 years old since last cutting than in stands of 0–30 years post-cutting (densities of trees (SE): 0–30 years = 0.49 (0.16) trees ha^{-1}; >90 years = 6.17 (1.92) trees ha^{-1}). Time since last cutting was the best factor to explain the density of 6 microhabitats (canopy dead wood, loose barks or cracks, medium cavities, upper cavities, conks of fungi, and *Cerambyx* cavities). These results highlight the importance of time after forestry cutting in the development of tree microhabitats in forests (Lassauce et al., 2012), even over a relatively short time span, such as the one studied here.

Time is required for the development of decay processes and the creation of loose barks or cracks and canopy dead wood. For tree cavities, which are mostly created from mechanical damage by heat, lightning, or wind (Gibbons and Lindenmayer, 2002), time also plays a key role, as the probability of a stand or tree being affected by a significant event naturally increases with the time of exposure. We might expect that tree microhabitats that are plant- and animal-created (i.e., 'biodiversity-dependent microhabitats': woodpecker cavities, *Cerambyx cavities*, conks of fungi, and ivy) depend more on the type and the dynamic of biodiversity than old-growth attributes as such. Accordingly, woodpecker cavities and density of ivy were more sensitive to structural characteristics than time since last cutting. Most of the woodpecker species present in the study area search downed dead wood to forage for small beetles and larvae (e.g., *D. minor* or *Dendrocopos major*, see Roberge et al., 2008), and this could explain the positive effect of log volume on woodpecker cavities. The density of ivy was positively influenced by stand height. Ivy uses trees to develop, and height may be a critical variable for optimizing photosynthesis. However, conks of fungi and *Cerambyx* cavities were better explained by time since last cutting than by structural characteristics. Our results could not discriminate the spatial distribution of tree microhabitats from their origins ('biodiversity-independent microhabitats' vs. 'biodiversity-dependent microhabitats'), but further works with larger sample sizes and direct biodiversity measurements (e.g., assessments of the abundance and dynamics of fungi and *Cerambyx* populations) would be needed to strengthen these results.

An interesting perspective would be to consider the effect of the stand composition on the densities of tree microhabitats. Some species, and species groups, are sensitive to stand composition such as saproxylic beetles (Horak, 2011; Sama et al., 2011), whereas this effect on some others, such as birds, is more discussed (Wilson et al., 2010). However, the role of microhabitats in these differences of responses remains unknown. We could not analyze the effect of the stand composition on microhabitats (some stand compositions were underrepresented in our plots) but we encourage analyzing this effect in future research.

Although time since last cutting best predicted the density of microhabitat-bearing trees and most types of microhabitats, stem density and diameter class distribution also exhibited several significant relationships (see Table 5 and Appendix E: stem density showed a negative relationship with 7 microhabitats and diameter class distribution showed a positive relationship with 5 microhabitats). Because information about types of management is sometimes difficult to collect in private forests (Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2010), which represent more than half of Europe's forests, stem density and diameter class distribution could be relevant proxies with which to assess global microhabitat densities in forests.

4.4. Implications for biodiversity conservation and forest management

Despite growing interest in tree microhabitats as a potential biodiversity indicator, the factors that condition their presence at both the tree and stand levels remain poorly known, particularly for Mediterranean forests. Our results showed that some patterns observed at the tree level in temperate lowland and mountain forests (Larrieu and Cabanettes, 2012; Larrieu et al., 2012; Vuidot et al., 2011) were also confirmed in a Mediterranean context. In addition, even if the occurrences of tree microhabitats are relatively inter-correlated, none of the microhabitats we observed may accurately represent all of the others, so it appears important to observe them as a whole. Different tree microhabitats may represent different ecological niches for several taxa and thus constitute support for a diversity of species.

Measuring biodiversity is a key step in preventing further losses of biodiversity. Taxonomic measures to assess biodiversity may be time-consuming and highly subject to the knowledge of the observer and thus difficult to reproduce (Kallimanis et al., 2012; Prendergast et al., 1999). These inconveniences are non-negligible because they may introduce biases into biodiversity assessment, and they can limit initiatives of managers and policy-makers to assess and monitor biodiversity. Microhabitats have several advantages in term of measurements because they are simple (no specialized knowledge is required) and quick to measure (approximately 3 min per tree with the present protocol, including GPS location), and they provide a reliable measure of ecological niches for numerous forest species related to old-growth attributes. For example, woodpecker and upper cavities are reliable indicators of avian cavity nesters and bats such as *B. barbastellus*, several *Myotis* and *Nyctalus* species, and *Pipistrellus nathusii* that roost preferentially in these microhabitats (Lučan et al., 2009; Marnell and Presetnik, 2010; Roberge et al., 2008). However, an important point that also ought to be investigated is the potential observer effect (Vuidot et al., 2011). Observer effect might be low with this protocol, given the simplified list of tree microhabitats compared to other studies (Winter and Möller, 2008), but this still requires to be tested.

Our results indicated that tree and stand characteristics were reliable indicators of the richness, occurrence and density of microhabitats. These results suggest two possible approaches to be used when assessing biodiversity through microhabitats. A first approach could consist in roughly assessing the amount and types of microhabitats through the measure of two proxies: (i) time since last cutting (or if not available, stem density and/or diameter class distribution) and (ii) tree characteristics, especially tree diameters. A second approach could involve a finer assessment of microhabitats where specific microhabitats and more precise quantification are recorded. In both approaches, we provided a simple protocol, and we hope that our results will encourage managers to use tree microhabitats to assess biodiversity in forests.

Until recently, tree microhabitats were often considered as defects in wood production and silviculture. However, new standards for sustainable forest management are expanding at an international level, such as Forest Management certifications brought about by the Forest Stewardship Council (FSC, 2012) or the Programme for the Endorsement of Forest Certification (PEFC, 2012), that could favorably take into account the presence of tree micro-habitats. To meet rigorous standards of sustainability and biodiversity conservation, forest managers can allow the development of microhabitats by using tree species that best produce microhabitats, and they could conserve microhabitat-rich trees and stands. At the tree level, we showed that non-coniferous species, especially holm oak, which is a typical Mediterranean species, could be favored in Mediterranean forests rather than conifers. Snags and large trees should also be conserved because they support a high richness of microhabitats. At the stand level, we showed that the main factor favoring high densities of microhabitats was the time since last cutting, which was often more relevant than other stand characteristics. Thus, current silvicultural practices could favor harvesting and stand selection procedures that maintain some older stands since last cutting (Bauhus et al., 2009; Lassauce et al., 2012) with the aim of the global conservation of biodiversity. Economically, longer intervals between cuttings could be compensated for by the advantages of certifications over the short term (Blackman and Rivera, 2011; Stupak, 2011) and by social and ecological benefits over the longer term (Michel and Winter, 2009).

To conserve forest biodiversity, silvicultural practices need to balance the time scale of wood production with that of microhabitat creation. The next step in this research should include standardized and quantitative measures of biodiversity in relation to tree microhabitats (Vuidot et al., 2011), especially that of the birds, bats, and saproxylic insects that currently use tree microhabitats in their life cycles. These measures could provide a more comprehensive picture of critical ranges of microhabitats (with possible threshold values – Larrieu and Cabanettes, 2012; Larrieu et al., 2012) for preserving biodiversity in managed forests.

Acknowledgements

We are very grateful to Emmanuel Cosson (Groupe Chiroptères de Provence) and Olivier Ferreira (ONF), who developed the inventory protocol for microhabitats. Many thanks to the officers of the ONF, Olivier Ferreira and Jérôme Guyot, who performed the surveys of microhabitats, and Rémi Bonardo, Jean-Pierre Viguier, and Jeanne Dulac for their helpful discussions on microhabitats in Mediterranean forests. Funding was provided by the Commissariat à l'Energie Atomique (prefectorial decree no 200863-5 of March 3rd 2008), and we certify that it had no involvements in the collection, analysis and interpretation of data.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.009.

References

Aitken, K.E.H., Martin, K., 2007. The importance of excavators in hole-nesting communities: availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada. J. Ornithol. 148, S425–S434.

Bauhus, J., Puettmann, K., Messier, C., 2009. Silviculture for old-growth attributes. For. Ecol. Manage. 258, 525–537.

Bässler, C., Müller, J., Svoboda, M., Lepšová, A., Hahn, C., Holzer, H., Pouska, V., 2012. Diversity of wood-decaying fungi under different disturbance regimes-a case study from spruce mountain forests. Biodivers. Conserv. 21, 33–49.

Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A., Menozzi, P., 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. For. Ecol. Manage. 132, 39–50.

Blackman, A., Rivera, J., 2011. Producer-level benefits of sustainability certification. Conserv. Biol. 25, 1176–1185.
Burger, J.A., 2009. Management effects on growth, production and sustainability of managed forest ecosystems: past trends and future directions. For. Ecol. Manage. 258, 2335–2346.
Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information Theoretic Approach, second ed. Springer-Verlag, New York, USA.
Buse, J., Schröder, B., Assmann, T., 2007. Modelling habitat and spatial distribution of an endangered longhorn beetle – a case study for saproxylic insect conservation. Biol. Conserv. 137, 372–381.
Crawley, M.J., 2009. The R book. John Wiley & Sonc, Chicago, USA.
Cuttelod, A., García, N., Abdul Malak, D., Temple, H., Katariya, V., 2008. The Mediterranean: a biodiversity hotspot under threat. In: Vié, J.-C., Hilton-Taylor, C., Stuart, S.N. (Eds.), The 2008 Review of the IUCN Red List of Threatened Species. IUCN Gland, Switzerland.
Dajoz, R., 2005. Les insects des fôrets. Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier, second ed. Tec et Doc Lavoisier, Paris, France.
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.
Doxa, A., Bas, Y., Paracchini, M.L., Pointereau, P., Terres, J.-M., Jiguet, F., 2010. Low-intensity agriculture increases farmland bird abundances in France. J. Appl. Ecol. 47, 1348–1356.
European Economic Community (EEC), 1992. Council directive 92/43EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. Off. J. L206, 7–50.
Faraway, J.J., 2006. Extending the linear model with R. Generalized linear miwed effects and nonparametric regression models. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton.
Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2010. Geneva Timber and forest study paper 26. Private forest ownership in Europe. http://www.unece.org (accessed October 2012).
Forest Stewardship Council (FSC), 2012. http://www.fsc.org (accessed October 2012).
Fortin, M., Dale, M., 2005. Spatial analysis. A guide for ecologists. Cambridge University Press, Cambridge, England.
Fritz, Ö., Heilmann-Clausen, J., 2010. Rot holes create key microhabitats for epiphytic lichens and bryophytes on beech (*Fagus sylvatica*). Biol. Conserv. 143, 1008–1016.
Gibbons, P., Lindenmayer, D., 2002. Tree Hollows and Wildlife Conservation in Australia. CSIRO Publishing.
Gouix, N., Brustel, H., 2011. Emergence trap, a new method to survey *Limoniscus violaceus* (Coleoptera: Elateridae) from hollow trees. Biodivers. Conserv. 21, 421–436.
Grime, J.P., 2002. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties, second ed. John Wiley & Sons.
Grove, S.J., 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. Annu. Rev. Ecol. Syst. 33, 1–23.
Horak, J., 2011. Response of saproxylic beetles to tree species composition in a secondary urban forest area. Urban For Urban Greening 10, 213–222.
Hunter, M.L., 1999. Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
Jonsell, M., Nordlander, G., 2002. Insects in polypore fungi as indicator species: a comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood. For. Ecol. Manage. 157, 101–118.
Kallimanis, A.S., Mazaris, A.D., Tsakanikas, D., Dimopoulos, P., Pantis, J.D., Sgardelis, S.P., 2012. Efficient biodiversity monitoring: which taxonomic level to study? Ecol. Indic. 15, 100–104.
Larrieu, L., Cabanettes, A., 2012. Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forest. Can. J. For. Res. 42, 1433–1445.
Larrieu, L., Cabanettes, A., Delarue, A., 2012. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. Eur. J. For. Res. 131, 773–786.
Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. Ecol. Indic. 11, 1027–1039.
Lassauce, A., Larrieu, L., Paillet, Y., Lieutier, F., Bouget, C., 2012. The effects of forest age on saproxylic beetle biodiversity: implications of shortened and extended rotation lengths in a French oak high forest. Insect Conserv. Div. http://dx.doi.org/10.1111/j.1752-4598.2012.00214.x.
Lehikoinen, A., Lehikoinen, P., Linden, A., Laine, T., 2011. Population trend and status of the endangered White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Finland. Ornis Fennica 88, 195–207.
Lonsdale, D., Pautasso, M., Holdenrieder, O., 2007. Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. Eur. J. For. Res. 127, 1–22.
Lučan, R.K., Hanák, V., Horáček, I., 2009. Long-term re-use of tree roosts by European forest bats. For. Ecol. Manage. 258, 1301–1306.
Marnell, F., Presetnik, F.P., 2010. Protection of over ground roosts for bats. EUROBATS Publication Series No. 4. UNEP/EUROBATS Secretariat, Bonn, Germany.
Martin, K., Eadie, J.M., 1999. Nest Webs: a community wide approach to the management and conservation of cavity nesting birds. For. Ecol. Manage. 115, 243–257.
McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C., Bauhus, J., 2005. Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. For. Ecol. Manage. 218, 1–24.
Météo France, 2012. French national meteorological service. www.meteofrance.com (accessed October 2012).
Michel, A.K., 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 USA. For. Ecol. Manage. 257, 1453–1464.
Millennium Ecosystem Assessment (MEA), 2005. Ecosystems and Human Well-being: Scenarios. Island Press, USA.
MISTRALS (Mediterranean Integrated STudies at Regional And Local Scales), 2012. http://www.mistrals-home.org (accessed October 2012).
Mitchell, A.F., 1973. Ivy on trees. Quart. J. For. 67, 359–360.
Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403, 853–858.
National Institute of the Geographic and Forest Information (IGN), 2012. Inventory results. http://www.ifn.fr.
Oliet, J.A., Tejada, M., Salifu, K.F., Collazos, A., Jacobs, D.F., 2009. Performance and nutrient dynamics of holm oak (*Quercus ilex* L.) seedlings in relation to nursery nutrient loading and post-transplant fertility. Eur. J. For. Res. 128, 253–263.
Olsson, O., Nilsson, I.N., Nilsson, S.G., Pettersson, B., Stagen, A., Wiktander, U., 1992. Habitat preferences of the lesser spotted woodpecker *Dendrocopos minor*. Ornis Fennica 69, 119–125.
Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., Bijlsma, R.-J., De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastià, M.-T., Schmidt, W., Standovár, T., Tóthmérész, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Virtanen, R., 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. Conserv. Biol. 24, 101–112.
Parsons, S., Lewis, K.J., Psyllakis, J.M., 2003. Relationships between roosting habitat of bats and decay of aspen in the sub-boreal forests of British Columbia. For. Ecol. Manage. 177, 559–570.
Pénicaud, P., 2000. Chauves-souris arboricoles en Bretagne (France): typologie de 60 arbres-gîtes et éléments de l'écologie des espèces observées. Le Rhinolophe 14, 37–68.
Prendergast, J.R., Quinn, R.M., Lawton, J.H., 1999. The gaps between theory and practice in selecting nature reserves. Conserv. Biol. 13, 484–492.
Programme for the Endorsement of Forest Certification (PEFC), 2012. http://www.pefc.org (accessed October 2012).
Ranius, T., 2002. Influence of stand size and quality of tree hollows on saproxylic beetles in Sweden. Biol. Conserv. 103, 85–91.
Roberge, J.-M., Angelstam, P., Villard, M.-A., 2008. Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests – deriving quantitative targets for conservation planning. Biol. Conserv. 141, 997–1012.
Russo, D., Cistrone, L., Jones, G., Mazzoleni, S., 2004. Roost selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*, Chiroptera: Vespertilionidae) in beech woodlands of central Italy: consequences for conservation. Biol. Conserv. 117, 73–81.
Russo, D., Cistrone, L., Garonna, A.P., Jones, G., 2010. Reconsidering the importance of harvested forests for the conservation of tree-dwelling bats. Biodivers. Conserv. 19, 2501–2515.
Sama, G., Jansson, N., Avci, M., Sarikaya, O., Coskun, M., Kayis, T., Özdikmen, H., 2011. Preliminary report on a survey of the saproxylic beetle fauna living on old hollow oaks (*Quercus sp.*) and oak wood in Turkey. Mun. Ent. Zool. 6, 819–831.
Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2010. Global Biodiversity, Outlook 3.
Stenberg, I., 1996. Nest site selection in six woodpecker species. Fauna Norv. Ser. C Cinc. 19, 21–38.
Stupak, 2011. Criteria and indicators for sustainable forest fuel production and harvesting: a review of current standards for sustainable forest management. Biomass Bioenergy 35, 3287–3308.
Summerville, K.S., 2011. Managing the forest for more than the trees: effects of experimental timber harvest on forest Lepidoptera. Ecol. Appl. 21, 806–816.
Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., Watt, A.D., Niemela, J., 2005. Effect of land-use heterogeneity on carabid communities at the landscape scale. Ecography 28, 3–16.
Vanderwel, M.C., Malcolm, J.R., Smith, S.M., Islam, N., 2006. Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. For. Ecol. Manage. 225, 190–199.
Vonhof, M.J., Gwilliam, J.C., 2007. Intra- and interspecific patterns of day roost selection by three species of forest-dwelling bats in Southern British Columbia. For. Ecol. Manage. 252, 165–175.
Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. Biol. Conserv. 144, 441–450.
Wilson, M.W., Pithon, J., Gittings, T., Kelly, T.C., Giller, P.S., O'Halloran, J., 2010. Effects of growth stage and tree species composition on breeding bird assemblages of plantation forests: capsule bird species assemblages are strongly dependent on growth stage and forest structure, but do not appear to be greatly affected by tree species composition. Bird Study 53, 25–236.
Winter, S., Möller, G.C., 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. For. Ecol. Manage. 255, 1251–1261.

Appendix A

Correlations between richness, abundance, and diversity of tree microhabitats

We tested the correlations between the richness of microhabitats per tree (sum of presence/absence of each microhabitat), the total abundance of microhabitats per tree (sum of abundances of each microhabitat per tree – using the scoring described in the Table below), and the diversity of microhabitats per tree. We calculated the Shannon index as follows:

$$H'_i = -\sum_{i=1}^{n} p_i \ln p_i$$

where n is the total number of microhabitats per tree and p_i is the proportion of microhabitats belonging to the tree i.

We obtained the following results (correlation tests):

- Correlation between richness and abundance of microhabitats: $r = 0.85$; $t = 65.70$; $p < 0.001$
- Correlation between richness and diversity of microhabitats: $r = 0.96$; $t = 132.07$; $p < 0.001$
- Correlation between abundance and diversity of microhabitats: $r = 0.78$; $t = 51.06$; $p < 0.001$

We also compared the results of the selected model used in the first part of the results (test of the effects of diameter, vitality, and tree species on the richness of microhabitats):

- Results when using richness of microhabitats: diameter: $F_{1,1618} = 236.58$, $p < 0.001$, vitality: $F_{1,1618} = 58.57$, $p < 0.001$, species: GLM, $F_{3,1618} = 35.99$, $p < 0.001$.
- Results when using abundance of microhabitats: diameter: $F_{1,1618} = 396.01$, $p < 0.001$, vitality: $F_{1,1618} = 258.76$, $p < 0.001$, species: GLM, $F_{3,1618} = 15.57$, $p < 0.001$.
- Results when using diversity of microhabitats: diameter: $F_{1,1618} = 183.74$, $p < 0.001$, vitality: $F_{1,1618} = 37.90$, $p < 0.001$, species: GLM, $F_{3,1618} = 29.59$, $p < 0.001$.

The abundance of each microhabitat is presented below (scoring established by the National Forest Office - ONF).

Appendix B

Independences between sites and stand characteristics.

We tested whether the sites (Saint-Paul-lès-Durance, Ribiers, Saint-Vincent-sur-Jabron) influenced stand characteristics using ordinary least squares regressions with a normal error distribution. Spatial correlation structure was taken into account in the analyses. To process ordinary least squares regressions, time since last cutting were weighted following an 'equal-steps' approach (with incremental increase from 1 for '0-30 years' to 4 for '> 90 years').

We obtained the following results:

- No differences among times since last cutting (GLM, $F_{2,52} = 1.16$, $p = 0.32$)
- No differences among basal areas (GLM, $F_{2,52} = 0.002$, $p = 1$)
- No differences among stem densities (GLM, $F_{2,52} = 0.06$, $p = 0.94$)
- No differences among log volumes (GLM, $F_{2,52} = 0.26$, $p = 0.77$)
- No differences among stand heights (GLM, $F_{2,52} = 1.17$, $p = 0.32$)
- No differences among diameter class distributions (GLM, $F_{2,52} = 0.63$, $p = 0.53$)

Appendix C

Comparisons of AIC values among the different models at the tree level. All models included spatial correlation structure. 'Richness' (i.e., richness of microhabitats per tree) corresponds to the dependence variable. The AIC of the selected model is in bold characters.

Type of model	**AIC value**
Richness ~ 1	6055.242
Richness ~ diameter	5967.024
Richness ~ vitality	6026.379
Richness ~ species	6054.602
Richness ~ diameter + vitality	5949.988
Richness ~ diameter + species	5929.482
Richness ~ vitality + species	6017.791
Richness ~ diameter + species + vitality	**5902.425**
Richness ~ diameter + vitality + diameter × vitality	5948.018
Richness ~ diameter + species + diameter × species	5933.953
Richness ~ vitality + species + vitality × species	6022.220
Richness ~ diameter + species + vitality + diameter × species	5905.812
Richness ~ diameter + species + vitality + diameter × species + diameter × vitality	5906.022
Richness ~ diameter + species + vitality + diameter × species + diameter × vitality + species × vitality	5908.659
Richness ~ diameter + species + vitality + diameter × species + diameter × vitality + species × vitality + diameter × vitality × species	5912.666

Appendix D

Rough data on the occurrence of tree microhabitats. Abbreviations: Pubes. oak = Pubescent oak, Other decid. = Other deciduous, Conif. = Conifers, Sna. = Snags, Liv. trees = Living trees.

	Species				Vitality		Diameter					
Microhabitat type	Holm oak	Pubes. oak	Other decid.	Conif.	Sna.	Liv. trees	0	1	2	3	4	5
Standing dead wood	707	646	63	35	331	1120	364	474	397	158	42	15
Woodpecker cavities	106	152	12	14	78	206	31	98	109	31	13	2
Lower cavities	251	144	19	4	126	292	106	131	81	67	21	12
Medium cavities	468	204	24	6	169	533	224	210	147	84	24	12
Upper cavities	355	362	30	9	167	589	169	243	215	88	28	13
Bark loss and cracks	634	543	57	19	303	950	309	390	353	143	42	15
Conks of fungi	360	136	13	24	150	383	117	182	157	53	15	7
Cerambyx cavities	251	253	7	16	156	371	82	171	164	78	23	8
Ivy	32	63	18	1	21	93	7	27	47	22	7	4
TOTAL	834	689	68	39	353	1277	462	521	419	168	42	16

Appendix E

Influence of stand characteristics on the density of microhabitats. The lowest AIC are in bold characters.

Microhabitat	Explanatory variable	Levels	Estimate (SE)	AIC	P-value
Canopy dead wood	Stem density		-0.001 (0.0007)	509.82	0.02
	Basal area		-0.03 (0.04)	559.41	0.59 (ns)
	Log volume		0.07 (0.05)	539.53	0.13 (ns)
	Stand height		0.11 (0.09)	546.81	0.22 (ns)
	Vertical irregularity		1.54 (0.55)	500.96	0.005
	Time since last cutting	(0-30 years)	3.36 (1.80)	**450.12**	0.001
		30-60 years	1.01 (0.57)		
		60-90 years	1.13 (0.53)		
		> 90 years	2.07 (0.56)		
Woodpecker cavities	Stem density		-0.0006 (0.0008)	189.20	0.41 (ns)
	Basal area		0.03 (0.04)	189.79	0.48 (ns)
	Log volume		0.18 (0.04)	**159.23**	< 0.001
	Stand height		0.13 (0.09)	186.26	0.17 (ns)
	Vertical irregularity		1.15 (0.8)	186.02	0.15 (ns)
	Time since last cutting	(0-30 years)	-43.31 (40.14)	184.48	0.20 (ns)
		30-60 years	0.80 (0.63)		
		60-90 years	1.09 (0.63)		
		> 90 years	1.47 (0.75)		
Lower cavities	Stem density		-0.002 (0.0006)	**162**	< 0.001
	Basal area		-0.06 (0.04)	179.17	0.11 (ns)
	Log volume		0.07 (0.04)	179.09	0.12 (ns)
	Stand height		0.11 (0.08)	179.76	0.14 (ns)
	Vertical irregularity		1.03 (0.53)	176.97	0.05
	Time since last cutting	(0-30 years)	3.98 (2.09)	166.48	0.008
		30-60 years	1.52 (0.63)		
		60-90 years	0.97 (0.60)		
		> 90 years	1.70 (0.61)		
Medium cavities	Stem density		-0.002 (0.008)	298.28	0.04
	Basal area		-0.03 (0.05)	317.82	0.52 (ns)

	Log volume		-0.008 (0.06)	320.3	0.90 (ns)
	Stand height		0.04 (0.11)	319.61	0.72 (ns)
	Vertical irregularity		0.89 (0.71)	311.96	0.21 (ns)
	Time since last cutting	(0-30 years)	3.007 (2.43)	**281.4**	0.02
		30-60 years	1.19 (0.77)		
		60-90 years	1.003 (0.72)		
		> 90 years	1.94 (0.73)		
Upper cavities	Stem density		-0.001 (0.0007)	377.55	0.08 (ns)
	Basal area		0.02 (0.05)	397.94	0.71 (ns)
	Log volume		0.04 (0.06)	394.88	0.45 (ns)
	Stand height		0.14 (0.10)	383.76	0.14 (ns)
	Vertical irregularity		1.73 (0.66)	359.01	0.008
	Time since last cutting	(0-30 years)	3.23 (2.14)	**322.62**	0.002
		30-60 years	1.50 (0.71)		
		60-90 years	1.78 (0.67)		
		> 90 years	2.53 (0.73)		
Loose barks or cracks	Stem density		-0.001 (0.0007)	482.25	0.03
	Basal area		0.02 (0.04)	522.07	0.71 (ns)
	Log volume		0.03 (0.05)	519.95	
	Stand height		0.11 (0.09)	509.29	0.20 (ns)
	Vertical irregularity		1.30 (0.59)	484.89	0.03
	Time since last cutting	(0-30 years)	3.12 (1.93)	**426.84**	0.001
		30-60 years	0.92 (0.61)		
		60-90 years	0.87 (0.56)		
		> 90 years	1.96 (0.57)		
Conks of fungi	Stem density		-0.001 (0.0007)	216.44	0.05
	Basal area		-0.02 (0.04)	226.55	0.65 (ns)
	Log volume		0.02 (0.05)	226.71	0.70 (ns)
	Stand height		0.11 (0.08)	222.54	0.20 (ns)
	Vertical irregularity		0.62 (0.59)	223.89	0.29 (ns)
	Time since last cutting	(0-30 years)	1.47 (2.02)	**196.59**	0.001
		30-60 years	1.01 (0.58)		
		60-90 years	0.57 (0.56)		
		> 90 years	1.82 (0.56)		
Cerambyx	Stem density		-0.001 (0.0006)	263.70	0.02

cavities					
	Basal area		-0.02 (0.04)	281	0.54 (ns)
	Log volume		0.11 (0.04)	260.15	0.01
	Stand height		0.13 (0.08)	273.73	0.11 (ns)
	Vertical irregularity		1.21 (0.54)	266.17	0.02
	Time since last cutting	(0-30 years)	1.88 (1.85)	**248.88**	0.005
		30-60 years	1.18 (0.55)		
		60-90 years	0.92 (0.54)		
		> 90 years	1.80 (0.56)		
Ivy	Stem density		-0.003 (0.002)	72.04	0.03
	Basal area		0.003 (0.10)	77.615	0.98 (ns)
	Log volume		0.06 (0.08)	76.756	0.46 (ns)
	Stand height		0.33 (0.14)	**70.348**	0.02
	Vertical irregularity		2.03 (1.43)	73.093	0.09 (ns)
	Time since last cutting	(0-30 years)	5.26 (5.89)	75.536	0.14 (ns)
		30-60 years	2.75 (1.41)		
		60-90 years	1.67 (1.39)		
		> 90 years	1.42 (1.60)		

Article 5

Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests

Baptiste Regnery - Loren Kubarek - Jean-François Julien -
Denis Couvet - Christian Kerbiriou

2013

Ecological Indicators

Ecological Indicators 34 (2013) 221–230

Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Ecological Indicators

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecolind

Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests

Baptiste Regnery*, Denis Couvet, Loren Kubarek, Jean-François Julien, Christian Kerbiriou

CNRS-MNHN-PARIS VI. UMR-7204, Conservation des Espèces, Restauration et Suivi des Populations, 55 Rue Buffon, 75005 Paris, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 11 December 2012
Received in revised form 8 April 2013
Accepted 2 May 2013

Keywords:
Tree microhabitats
Stand characteristics
Biodiversity indicators
Birds
Bats

ABSTRACT

Tree microhabitats (e.g., canopy deadwood, cavities, and loose bark) may play an important role in forest biodiversity conservation. Indeed, many species depend on tree microhabitats during their life-cycles for food, shelter, and breeding habitat. Although recent studies have developed a set of definitions and descriptions for tree microhabitats, the relationships between tree microhabitat inventory data and biodiversity remain poorly understood. In this study, we identified relationships among tree microhabitat variables (i.e., the density and diversity of microhabitat) and bird and bat metrics using data from 59 plots in 3 Mediterranean forest ecosystems in France. In each plot, 9 types of tree microhabitats were inventoried: canopy deadwood; woodpecker cavities; non-woodpecker cavities (divided into lower, medium, and upper cavities); *Cerambyx* cavities; loose bark or cracks; conks of fungi; and ivy. We also assessed structural characteristics (e.g., basal area, stand height), the time since last cutting (i.e., the number of years since the stand was last cut), the number of forest habitats, and the distance to the nearest road. We performed bird and bat inventories in the same plots and we used abundances and a number of bird and bat community indices (e.g., species richness, mean forest specialization). We found that variations in tree microhabitat (more specifically, variations in microhabitat diversity) were a major factor in explaining the abundance and community response of birds and bats. Bird species, including cavity-nesting birds, were most strongly affected by tree microhabitat diversity, while bat species were positively affected by both the diversity of the tree microhabitat and the density of cavities created by *Cerambyx* spp. Tree microhabitats were better predictors of bird and bat responses than other stand characteristics. Tree microhabitat characteristics provide a reliable measure of ecological niches in forest ecosystems and we propose that these microhabitats be used as indicators for assessing biodiversity in forests.

© 2013 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Since the Rio Conference in 1992, biodiversity conservation in forest ecosystems has received increasing political attention. Several international agreements (e.g., the Convention on Biological Diversity in 1993 and the pan-European Ministerial Conferences) have developed broad objectives for sustainable forest management, i.e., management that reconciles economic, social, and ecological functions. One of the challenges in pursuing these objectives is to identify relevant biodiversity indicators that indicate the status (e.g., population size, species composition, or biotic integrity), the trends, and the threats acting on biodiversity (Biodiversity Indicators Partnership, 2012). Recently, several authors proposed using structure-based indicators such as tree microhabitat to assess biodiversity levels in forests (Michel and Winter, 2009; Winter and Möller, 2008). However, the sensitivity of biodiversity to tree microhabitats remains poorly understood (Vuidot et al., 2011).

Tree microhabitats (e.g., tree cavities, loose bark or cracks) are created by animals (e.g., woodpeckers, *Cerambyx* spp., fungi), and/or by mechanical damage from heat, lighting, or wind (Cockle et al., 2011; Gibbons and Lindenmayer, 2002). Many animal species depend on tree microhabitats to feed, shelter or breed (Larrieu et al., 2012; Michel and Winter, 2009; Winter and Möller, 2008). These microhabitats may also provide ecological niches for lichens and bryophytes (Fritz and Heilmann-Clausen, 2010), invertebrates (Ranius, 2002; Vanderwel et al., 2006), and vertebrates, especially birds and bats (Kroll et al., 2012; Lučan et al., 2009; Mahon et al., 2008).

When reviewing the scientific literature on tree microhabitats, we noted that (1) studies on microhabitats are scarce compared to studies on structure-based biodiversity indicators such as deadwood volume or vertical heterogeneity (Lassauce et al., 2011; McElhinny et al., 2005); (2) most literature focuses on particular species, especially threatened species (e.g., the White-backed

* Corresponding author at: Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 7204, 55 Rue Buffon, 75005 Paris, France. Tel.: +33 0 1 40 79 34 53.
E-mail address: regnery@mnhn.fr (B. Regnery).

1470-160X/$ – see front matter © 2013 Elsevier Ltd. All rights reserved.
http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.05.003

Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) or the *Barbastella barbastellus* bat in Europe) (Lehikoinen et al., 2011; Russo et al., 2004) rather than on common species; and (3) few studies have been conducted at the community level (Fritz and Heilmann-Clausen, 2010; Kroll et al., 2012; Parsons et al., 2003). Indeed, only Winter and Möller (2008) have tested the relationship between a complete set of tree microhabitat inventory variables and a taxonomic group (threatened saproxylic beetles). Thus, the quantitative and functional relationships among tree microhabitat variables (i.e., the density and diversity of microhabitat) and most species and communities remain unknown.

Birds and bats are relevant groups for assessing the responses of biodiversity to tree microhabitat. Many birds feed and nest in forests, especially forest specialists that spend most or all their life-cycle in forest habitats (Archaux and Bakkaus, 2007; Mikusinski et al., 2001). Birds that live in forest habitats may either be indirectly dependent on tree habitats for the insects that use them or directly dependent on the habitats, as is the case for birds that nest inside microhabitats such as tree cavities and ivy. Many bats (e.g., *B. barbastella*, *Myotis naterreri*, *Rhinolophus ferrumequinum*, and *Plecotus auritus*) hunt forest insects (Arlettaz, 1999; Russo and Jones, 2003), and most of them (e.g., *B. barbastella*, *M. naterreri*) also roost and nest in tree cavities, cracks, or behind loose bark (Pénicaud, 2000; Russo et al., 2004). Moreover, because many birds and bats are at the top of food chains, they are good indicators of the quality of forest habitats and food webs (Ghadiri Khanaposhtani et al., 2012; Gunn and Hagan III, 2000).

The overall objective of our study was to test whether and how tree microhabitats can be used as biodiversity indicators. Specifically, we investigated the relationships between tree microhabitat variables (density and diversity) and bird and bat populations and communities in three managed forests in southern France. We distinguished between the species and community levels. At the species level, the objective was to determine the effects of the density and diversity of tree microhabitats on the abundance of bird and bat species. At the community level, we examined the effects of density and diversity of tree microhabitats on species richness, species diversity, and mean forest specialization. For birds, we also used the proportion of cavity-nesters and the community trophic index; for bats, we also used mean tree roost specialization. To determine whether tree microhabitats were relevant indicators of biodiversity, we compared tree microhabitats with more classical stand characteristics (i.e., basal area, stem density, stand height, diameter class distribution, deadwood volume, time since last cutting, number of habitats, and distance to the nearest road) as explanatory variables.

2. Methods

2.1. Study area and sampling design

The stands sampled in this study were located in southern France at Saint-Paul-lès-Durance (44°41′16″ N, 5°42′30″ E, 1415-ha forest area, mean altitude 300 m), Ribiers (44°13′55″ N, 5°21′26″ E, 126-ha forest area, mean altitude 800 m), and Saint-Vincent-sur-Jabron (44°10′18″ N, 5°44′33″ E, 90-ha forest area, mean altitude 850 m). Climate conditions were typical of the Mediterranean region with warm summers (mean temperature in summer = 27 °C; annual mean = 12 °C) (Météo France, 2012). Annual precipitations averaged 750 mm, most of it occurring in autumn and winter, and summers are characterized by long periods of drought (mean precipitation in summer = 70 mm) (Météo France, 2012). The stands were dominated by pubescent oaks (*Quercus pubescens* Willd.) and holm oaks (*Quercus ilex* L.) and were managed as coppice-with-standards systems, mainly for fuel wood production.

To assess the influence of tree microhabitat on biodiversity, we used a stratified random sampling design (Fig. 1). We sampled a total of 59 plots with a 100-m radius (the number of plots per site was 42 (Cadarache), 10 (Ribers), and 7 (Saint-Vincent-sur-Jabron). The plots represented a density gradient of microhabitat-bearing trees ranging from 0 to 27.07 microhabitat-bearing trees per ha and a diversity gradient of tree microhabitats (Table 2). The centers of the plots were separated by at least 400 m such that no plots were located within the same management unit. In addition, the distances between plots helped ensure that bird and bat individuals were not counted in more than one plot (National Museum of Natural History (MNHN), 2012). We used the same plots to record density and diversity of tree microhabitats, stand characteristics, and bird and bat inventory data.

2.2. Microhabitats and other environmental variables

The survey of tree microhabitats was performed by the National Forest Office (Office National des Forêts (ONF)) in 2009. Across the three sites (1631 total ha), all microhabitat-bearing trees were exhaustively searched and their locations were recorded. Each tree was carefully described by ONF staff according to a standardized protocol that included descriptions of 9 tree microhabitat types (presence/absence and abundance of microhabitat type were recorded) (see Table 1 for the description of tree microhabitat types). In total, 1630 microhabitat-bearing trees were inventoried and their locations were recorded with GPS. We sampled a subset of 420 microhabitat-bearing trees. In each plot we assessed (a)

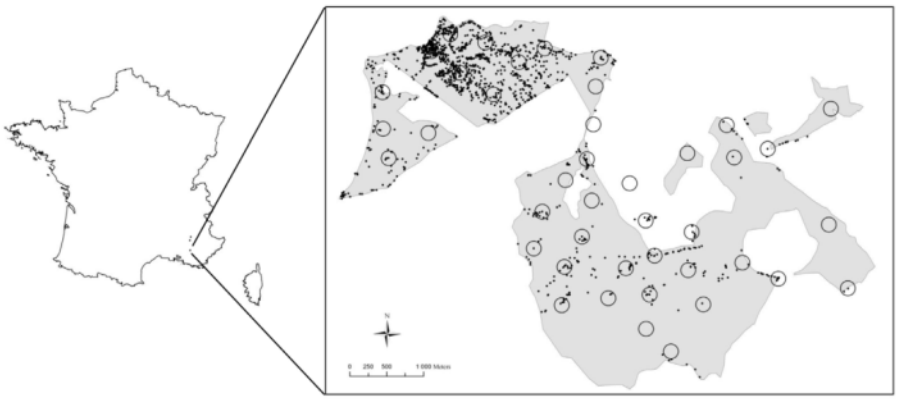


Fig. 1. Location of the study sites and diagram of the sampling design. The box shows the sampling design at Saint-Paul-lès-Durance with the sampling plots (circles) and microhabitat-bearing trees (dots).

Table 1
List of tree microhabitats.

Microhabitat type	Threshold	Abundance of microhabitats	Scoring
1. Canopy deadwood	>10% of dead crown in volume	Low volume; between 10% and 25% of dead crown	1
		Medium volume; between 25% and 50% of dead crown	2
		High volume; > 50% of dead crown	3
2. Upper cavities	>2 m from the ground and cavities with > 5 cm aperture	One macrocavity	1
		Two macrocavities	2
		Three macrocavities and more	3
3. Medium cavities	0.5 m < > 2 m from the ground and cavities with > 5 cm aperture	One macrocavity	1
		Two macrocavities	2
		Three macrocavities and more	3
4. Lower cavities	<0.5 m from the ground and cavities with > 5 cm aperture	One macrocavity	1
		Two macrocavities	2
		Three macrocavities and more	3
5. Woodpecker cavities	Cavities with > 2 cm aperture	One macrocavity	1
		Two macrocavities	2
		Three macrocavities and more	3
6. *Cerambyx* cavities	–	Cavity without sawdust at the foot of the tree	1
		Cavity with sawdust at the foot of the tree	2
7. Bark loss and cracks	>1 cm and > 1 m from the ground	Low bark loss and cracks on branches	1
		Bark loss and cracks on limb branches	2
		Bark loss and cracks on limb branches and on the trunk	3
8. Conks of fungi	Diameter > 5 cm	One individual	1
		Two individuals	2
		Three individuals and more	3
9. Ivy (*Hedera helix*)	>25% of the tree height	Presence of ivy	1

the density of tree microhabitats, i.e., the abundance of microhabitats per plot based on scored values (Table 1); and (b) microhabitat diversity, i.e., the Shannon index calculated using the density of each microhabitat type per plot (Eq. (1)). All of the tree microhabitat types were expected to play a role in supporting biodiversity by serving as foraging, sheltering, or breeding sites (Gibbons and Lindenmayer, 2002; Winter and Möller, 2008).

In each plot we assessed stand characteristics. Each plot was comprised of 4 sub-plots with a 15-m radius that were arranged with 1 subplot at the center point of the plot and 3 subplots located 50 m from the center point at equal distances from each other. We measured diameter at breast height (DBH) for all trees with a DBH > 5 cm. From these measurements we calculated total basal area, stem density, and the diversity of diameter classes for each plot using the Shannon index (hereafter called 'diameter class distribution'). We also measured stand height (i.e., mean tree height) and deadwood volume. Deadwood volume was measured as the total volume of downed woody debris and snags with a diameter > 5 cm using $V = \pi/4dL$, where V = volume, d = diameter at half-length, and L = length. Each plot was classified *a posteriori* into 4 categories of time since last cutting (using data extracted from ONF management plans) as follows: 0–30 years (n = 27 plots), 30–60 years (n = 10), 60–90 years (n = 13), and > 90 years (n = 9). Time since last cutting was later treated as a semi-quantitative variable in the analyses, ranging from 1 (time since last cutting = 0–30 years) to 4 (time since last cutting > 90 years). We assessed the number of habitats per plot using the Corine Biotope typology (Bissardon and Guibal, 1997). All the stand characteristics used in the study were chosen for their sensitivity to forest management practices and their links with biodiversity (Bauhus et al., 2009; Maes et al., 2011). Finally, we also assessed the distance of plots to the nearest road.

2.3. Bird and bat inventories

All bird counts were performed by the same person (Baptiste Regnery). Counts were carried out in each plot during two visits in

Table 2
Tree microhabitats and stand characteristics in the plots.

Variable	Unit	Mean	SE	Min.	Max.
Tree microhabitats					
Microhabitat-bearing trees	nb/ha	2.27	0.57	0.00	27.07
Total tree microhabitats	score/ha	13.88	2.98	0.00	139.17
Diversity of tree microhabitats	–	1.09	0.10	0.00	2.09
Canopy deadwood	score/ha	3.66	0.77	0.00	32.48
Woodpecker cavities	score/ha	0.76	0.18	0.00	6.05
Upper cavities	score/ha	2.05	0.43	0.00	17.83
Medium cavities	score/ha	1.40	0.36	0.00	16.88
Lower cavities	score/ha	0.74	0.18	0.00	6.37
Cerambyx cavities	score/ha	1.15	0.25	0.00	9.24
Loose barks and cracks	score/ha	3.19	0.83	0.00	42.04
Conks of fungi	score/ha	0.86	0.27	0.00	14.01
Ivy	score/ha	0.08	0.03	0.00	1.27
Stand characteristics					
Basal area	m^2/ha	11.46	0.65	1.29	32.99
Stem density	nb/ha	686.36	46.57	77.85	1595.89
Deadwood volume	m^3/ha	2.53	0.43	0.00	14.36
Stand height	m	7.68	0.25	4.75	12.75
Diameter class distribution	–	0.28	0.04	0.00	1.15
Time since last cutting	–	2.07	0.15	1.00	4.00
Number of habitats	–	1.71	0.11	1.00	4.00
Distance to the road	m	48.83	2.61	30	110

the spring (April 5–15 and May 31–June 13, 2011) to detect both early and late breeding birds, following the recommendations of the French Breeding Bird Survey (BBS) of the National Museum of Natural History (MNHN, 2012; Jiguet et al., 2012). Counts were performed at the same time of day (within 1–4 h after sunrise) and lasted 15 min each. Birds were mostly detected by their song because all of the plots were located in core forest habitats with low visibility. Individuals could be distinguished when several birds continuously sang at different locations in the plot. Flying birds were not included in the analyses because of the high level of uncertainty about habitat use by these individuals.

Bats were inventoried using standardized echolocation recordings (Stahlschmidt and Brühl, 2012). Echolocation calls were automatically detected using a Tranquility Transect Bat detector (Courtpan Design Ltd, UK) and recorded on a Zoom H2 digital recorder (Samson technologies, USA) at a sampling rate of 96 ks/s from both of the detector outputs (high frequency and time expansion). Bat activity was measured with the high frequency output, and the time expansion output was used only for species emitting echolocation calls > 48 kHz. The time expansion factor was set to 10, and sensitivity levels were set to enable the detection of echolocation calls while minimizing background noise due to wind or insects. All detectors were set at the same sensitivity level. In each plot, echolocation recordings were carried out in two visits corresponding to peaks in bat activity, following the recommendations of the French Bat Survey (BS) coordinated by the National Museum of Natural History (MNHN, 2012; also see Appendix A). The first visit occurred between June 9 and 22, 2011 during the period in which females are expected to give birth and feed their offspring. The second visit, occurring between September 21 and 29, 2011, corresponded to a period of intense activity prior to hibernation. Detectors were installed at the center of each plot (the same location used for the bird counts) and all echolocation calls were recorded for 30 min at the same time of day (within 2 h after sunset). Bat foraging activity was recorded only when weather conditions were favorable (no rain and temperatures higher than 12 °C). Calls were identified using Syrinx software and several identification keys (Arthur and Lemaire, 2009; Barataud, 2012). Some identifications were very difficult, especially for species from the genera *Plecotus* and *Myotis* (Barataud, 2012), so we grouped *Plecotus* calls together as *Plecotus* sp. and *Myotis* calls as *Myotis myotis/Myotis blythii* calls to avoid identification errors.

For the following analyses, bird abundance was defined as the number of individuals per species and bat abundance was defined as the number of echolocation calls per species, given that it was not possible to quantify the number of individuals (Barataud, 2012; Gorresen et al., 2008).

2.4. Community indices

At the community level, we used species richness, species diversity, and mean forest specialization. We also used the following indicators: for birds, the proportion of cavity-nesters and the community trophic index (CTI) and for bats, the mean tree roost specialization. All community indices are listed in Table 3.

Species diversity was calculated using the Shannon index. The Shannon index reflects the number of different species in a community and simultaneously takes into account how evenly the individuals are distributed among those species (Lyashevska and Farnsworth, 2012). For a given species richness, the value of species diversity is maximized when all species are equally abundant. It is calculated as follows:

$$H'_j = -\sum_{i=1}^{n} p_{ij} \ln p_{ij} \quad (1)$$

Table 3
List of community indices.

Indicator	
Birds	Species richness
	Species diversity
	Mean forest habitat specialization
	Community trophic index
	Proportion of cavity-nesters
Bats	Species richness
	Species diversity
	Mean forest habitat specialization
	Mean tree roost specialization

where n is the total number of species recorded and p_{ij} is the proportion of individuals belonging to the species i in plot j.

Mean forest specialization was calculated as the arithmetic mean of the species specialization to forest habitat (SSF) weighted by the abundances following the approach of Julliard et al. (2006) (Eq. (2)). The SSF was the average density of a species in forest habitats divided by its average density in non-forest habitats. It was calculated using the French BBS (2001–2008) (Jiguet et al., 2012) and the French BS (2006–2012), which are the standards for volunteer-based monitoring of birds and bats, respectively (see Appendix A):

$$\text{mean forest specialization}_j = \frac{\sum_{i=1}^{n} a_{ij}(\text{SSF}_i)}{\sum_{i=1}^{n} a_{ij}} \quad (2)$$

where n is the total number of species recorded, a_{ij} is the abundance of individuals of species i in plot j, and SSF_i is the specialization index to forest habitat for species i.

Until now, the degree of habitat specialization for different species of bats has been based on expert knowledge, but here we used species and community indices from standardized monitoring methods. The SSF values used in this study were systematically referenced against the literature regarding forest-dependency gradients for bat species.

Mean tree roost specialization was the arithmetic mean of the species specialization to tree roosts (SSTR), weighted by the abundances. The SSTR was the dependence level of each species on tree roosts derived from data from the EUROBATS survey created by national experts in European countries (1 = low dependence, 2 = medium dependence, and 3 = high dependence) (Marnell and Presetnik, 2010). The SSTR discriminated among bat communities that had different proportions of individuals with specific specializations to tree roosts. We calculated the mean tree roost specialization with the same equation used for the mean forest specialization (see Eq. (2).

The CTI was an indicator of the mean trophic level of bird communities (Mouysset et al., 2012). It was calculated from the species trophic index (STI), which was the sum of the proportion of each species' diet (available in Birds of the Western Palearctic interactive, 2006) weighted by a coefficient (1 for vegetables, 2 for invertebrates, 3 for vertebrates). The CTI was then calculated as the arithmetic mean of the species trophic index (STI) weighted by the abundances. We calculated the CTI with the same equation used for the mean forest specialization (see Eq. (2)).

The values of the species specializations (SSF, SSTR) and the species trophic indices (STI) for all bird and bat species in the study are described in Appendix B.

2.5. Statistical analyses

In all models, the effects of tree microhabitat and stand characteristics were adjusted for temperature and time of sampling (for birds, time after sunrise; for bats, time after sunset). We pooled

the three sites because they showed no significant differences in tree microhabitat or stand characteristics (see Appendix C for statistical results) and they shared a similar stand composition (National Institute of the Geographic and Forest Information, 2012). However, we did systematically consider spatial correlation structure in our analyses, hypothesizing that plots that were close together were more likely to share similar ecological conditions due to similarities in the abiotic environment such as soil and microclimatic conditions (Michel and Winter, 2009). Thus, we incorporated the following equation into all of the models: $x+y+x^2+y^2+x\times y$, where x and y are the coordinates of the center of each plot (following the approach of Devictor et al., 2008; Doxa et al., 2010; Fortin and Dale, 2005). We considered all bird and bat counts in the models (i.e., both the first and the second sampling periods), and the effect of plot identity was assumed to be random.

At the species level, we used the abundance values for those species of birds and bats that were found in a minimum of 10 plots (birds = 22 species; bats = 5 species). We tested the effects of density and diversity of tree microhabitats on the abundance of bird and bat species using a generalized linear mixed model (GLMM) with a Poisson error distribution and a randomized effect of plot identity. To examine whether tree microhabitat affected the relative abundance of bird and bat species, we followed a two-step approach. First, we modeled the effects of each of the 12 tree microhabitat variables in 12 separate models (microhabitat-bearing trees, total density of tree microhabitats, diversity of tree microhabitats, and the density of each type of microhabitat) (Table 2). This approach allowed for testing the effects of each tree microhabitat type while avoiding overparameterization (Crawley, 2009). Second, we selected the model with the lowest Akaike information criterion (AIC) (we also confirmed these results using hierarchical partitioning methods and goodness of fits – see Appendices D and E). When the difference in the AIC among models was less than two points (Burnham and Anderson, 2002), we retained multiple models (AIC values can be found in Appendix F). At the community level, we tested the effect of density of tree microhabitats on the species richness of birds and bats using a GLMM with a Poisson error distribution (the values for species richness were treated as count data) and a randomized effect of plot identity (Crawley, 2009). We then investigated the effect of tree microhabitat density on the community indices using ordinary least squares regressions with a normal error distribution. To examine whether tree microhabitat type affected the abundance of bird and bat species, we used the same approach as that used for the species level analyses: we modeled the effects of tree microhabitat type using separate models and then selected the best model based on the AIC values.

Finally, we compared the AIC values for the models that used tree microhabitats as explanatory variables with the models that used stand characteristics (i.e., basal area, stem density, stand height, diameter class distribution, deadwood volume, time since last cutting, number of habitats, and distance to the nearest road (Table 2)) as explanatory variables to determine whether tree microhabitat or stand characteristics best explained biodiversity. In this final step, we wanted to know whether tree microhabitats were better indicators than stand characteristics.

To look for nonlinear relationships, we plotted the results of the corresponding general additive mixed model (GAMM) with tree characteristics or stand characteristics as smoothed terms. GAMM are analogous to GLMM but are able to handle nonlinear relationships between the response and predictive variables (Guisan et al., 2002; Zuur et al., 2009). Therefore, we reported the numerical results of the GLMM and the model plots for the GAMM. All analyses were performed using R statistical software v. 2.12.2.

3. Results

3.1. Effects of tree microhabitats on species abundance

Our sampling design allowed to inventory 52 bird species (1552 individuals) and 16 bat species (6662 bat calls).

We tested the effects of the density and diversity of tree microhabitats on the abundance of bird species found in at least 10 plots (n = 22 bird species, 1439 individuals). We found that the abundance values for 9 bird species were positively correlated with tree microhabitat variables (Table 4). The bird species included all of the cavity-nesting species (i.e., Great Tit (*Parus major*), Blue Tit (*Cyanistes caeruleus*), Short-toed Treecreeper (*Certhia brachydactyla*), Eurasian Nuthatch (*Sitta europaea*), European Crested Tit (*Lophophanes cristatus*), Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*), and European Green Woodpecker (*Picus viridis*)), in addition to the Long-tailed Tit (*Aegithalos caudatus*) and the Common Firecrest (*Regulus ignicapillus*). Surprisingly, the abundance of each of the cavity-nesters was best explained by the diversity of tree microhabitats rather than by the density of tree or woodpecker cavities. Only the European Goldfinch (*Carduelis carduelis*), which breeds in open or partially wooded lowlands, showed a negative relationship with one type of microhabitat (upper cavities) (Table 4).

Then, we tested for relationships among tree microhabitats variables and bat species abundance for bat species that were found in at least 10 plots. We analyzed the abundance of 5 bat species and 5760 echolocation calls. The abundance of Nathusius's Pipistrelle (*Pipistrellus nathusii*) and the Common Pipistrelle (*Pipistrellus pipistrellus*) were explained by tree microhabitat variables (Table 4). Nathusius's Pipistrelle was positively affected by tree microhabitat diversity and the common pipistrelle was positively correlated with three microhabitat variables (ΔAIC < 2): density of *Cerambyx* cavities, diversity of tree microhabitats, and volume of canopy deadwood. We did not find any significant results for Savi's Pipistrelle (*Hypsugo savii*), the Lesser noctule (*Nyctalus leisleri*), or Kuhl's Pipistrelle (*Pipistrellus kuhlii*).

3.2. Effects of tree microhabitats on bird and bat community indices

All bird community indicators were positively affected by tree microhabitat diversity, except the community specialization index (Table 5). The highest slope estimates were obtained with bird richness (Fig. 2) and bird diversity as the response variables.

Bat species richness was positively affected by the variables in several models (ΔAIC < 2), and we were unable to select the best model. The models included the following variables: diversity of tree microhabitats (estimate (SE) = 0.28 (0.13), p = 0.03) (Fig. 3), *Cerambyx* cavities (estimate = 0.11 (0.01), p = 0.01), microhabitat-bearing trees (estimate = 0.05 (0.02), p = 0.02), total density of tree microhabitats (estimate = 0.008 (0.04), p = 0.04), canopy deadwood (estimate = 0.04 (0.02), p = 0.02), and conks of fungi (estimate = 0.08 (0.04), p = 0.04). Species diversity was explained by *Cerambyx* cavities (Table 5). We found no significant effects on the mean forest specialization or the mean tree roost specialization (Table 5).

3.3. Comparison of tree microhabitats and other stand characteristics

We compared the AIC for models using tree microhabitats as explanatory variables with the AIC for models using other stand characteristics to assess the indicator potential of tree microhabitats.

At the species level, tree microhabitat variables were better predictors than other stand characteristics for most bird species (8 out

Table 4
Model selection (GLMM with Poisson distribution) by AIC for the species-level models. The model with the lowest AIC was selected, except when another model had an AIC less than 2 points higher than the selected model (in brackets). For each selected model, the GLMM parameters (i.e., estimate, standard error, and *p*-value) are shown.

Species		Selected tree microhabitats		Selected stand characteristics		Best predictor
Birds						
Common Chaffinch	*Fringilla coelebs*	ns	ns	ns	Ns	ns
Tit	*Parus major*	Microhab. div.	0.57 (0.14)***	Dwd volume	0.06 (0.01)***	Tree microhabitat
Common Blackbird	*Turdus merula*	ns	ns	ns	ns	ns
Western Bonelli's Warbler	*Phylloscopus bonelli*	ns	ns	ns	ns	ns
European Robin	*Erithacus rubecula*	ns	ns	ns	ns	ns
Eurasian Blackcap	*Sylvia atricapilla*	ns	ns	ns	ns	ns
Common Chiffchaff	*Phylloscopus collybita*	ns	ns	ns	ns	ns
Blue Tit	*Cyanistes caeruleus*	Microhab. div.	1.11 (0.24)***	Diam. distrib.	1.97 (0.45)***	Tree microhabitat
Short-toed Treecreeper	*Certhia brachydactyla*	Microhab. div.	1.69 (0.33)***	Dwd volume (diam. distrib.)	0.08 (0.02)***	Tree microhabitat
Eurasian Jay	*Garrulus glandarius*	ns	ns	ns	ns	ns
Common Nightingale	*Luscinia megarhynchos*	ns	ns	ns	ns	ns
Eurasian Nuthatch	*Sitta europaea*	Microhab. div.	1.27 (0.32)***	Diam. distrib.	2.79 (0.55)***	Tree microhabitat
European Crested Tit	*Lophophanes cristatus*	Microhab. div.	1.26 (0.37)***	Stand height	0.39 (0.09)***	Tree microhabitat
Great Spotted Woodpecker	*Dendrocopos major*	Microhab. div.	1.82 (0.54)***	Dwd volume (diam. distrib.)	0.09 (0.03)**	Tree microhabitat
Long-tailed Tit	*Aegithalos caudatus*	Upper cavities	0.17 (0.06)**	ns	ns	Tree microhabitat
European Goldfinch	*Carduelis carduelis*	Upper cavities	−0.33 (0.14)*	Time since l.c.	−0.80 (0.24)***	Stand characteristic
European Green Woodpecker	*Picus viridis*	Microhab. div.	1.58 (0.66)*	Diam. distrib.	2.5 (0.9)**	Tree microhabitat
European Serin	*Serinus serinus*	ns	ns	ns	ns	ns
Subalpine Warbler	*Sylvia cantillans*	ns	ns	Dwd volume (stand height)	−0.29 (0.14)*	Stand characteristic
Common Wood Pigeon	*Columba palumbus*	ns	ns	Diam. distrib.	3.92 (1.56)*	Stand characteristic
Common Firecrest	*Regulus ignicapillus*	Microhab. div.	1.73 (0.89)*	Stand height	0.62 (0.17)***	Stand characteristic
Linnet	*Carduelis cannabina*	ns	ns	Stand height	−0.85 (0.34)*	Stand characteristic
Bats						
Savi's Pipistrelle	*Hypsugo savii*	ns	ns	ns	ns	ns
Lesser noctule	*Nyctalus leisleri*	ns	ns	ns	ns	ns
Kuhl's Pipistrelle	*Pipistrellus kuhlii*	ns	ns	ns	ns	ns
Nathusius's pipistrelle	*Pipistrellus nathusii*	Microhab. div.	2.02 (0.86)*	Dwd volume	0.19 (0.1)*	Tree microhabitat
Common Pipistrelle	*Pipistrellus pipistrellus*	Cer. cav. (microhab. div., canopy dwd.)	1.58 (0.46)***	Diam. distrib.	2.92 (1.39)*	Tree microhabitat

Microhab. div. = diversity of tree microhabitats, Cer. cav. = *Cerambyx* cavities, Canopy dwd. = canopy deadwood, Dwd volume = deadwood volume, Diam. distrib. = diameter class distribution, Time since l.c. = time since last cutting. ns = non-significant test.

* $p < 0.05$.
** $p < 0.01$.
*** $p < 0.001$.

Table 5
Model selection (GLMM with Poisson distribution) by AIC for the community-level models. The model with the lowest AIC was selected, except when another model had an AIC less than 2 points higher than the selected model (in brackets). For each selected model, the GLMM parameters (i.e., estimate, standard error, and *p*-value) are shown.

Community index	Selected tree microhabitats		Selected stand characteristics		Best predictor
Birds					
Species richness	Microhab. div.	0.32 (0.05)***	Diam. distrib.	0.62 (0.13)***	Tree microhabitat
Species diversity	Microhab. div.	0.28 (0.03)***	Diam. distrib.	0.58 (0.13)***	Tree microhabitat
Proportion of cavity nesters	Microhab. div.	0.15 (0.01)***	Diam. distrib.	0.35 (0.06)***.	Tree microhabitat
Mean forest specialization	Microhab. div.	0.13 (0.03)***	Stand Height	0.07 (0.01)***	Stand characteristic
Community Trophic Index	Microhab. div.	0.05 (0.01)***	Diam. distrib.	0.12 (0.04)**	Tree m./Stand char.
Bats					
Species richness	Cer. cavities (microhab. div./m.b-t./tot. t-m./canopy dwd/fungi)	0.12 (0.05)*	Basal area	−0.05 (0.02)*	Tree m./Stand char.
Species diversity	Cer. cavities	0.05 (0.02)*	ns	ns	Tree microhabitat
Mean forest specialization	ns	ns	ns	ns	ns
Mean tree roost specialization	ns	ns	ns	ns	ns

Microhab. div. = diversity of tree microhabitats, Diam. distrib. = diameter class distribution, Cer. cav. = *Cerambyx* cavities, M.b-t. = microhabitat-bearing tree, Tot. t-m. = total tree microhabitats, Canopy dwd. = canopy deadwood. Tree m./Stand char. = Tree microhabitat and stand characteristic ($AIC_{Tree\ microhabitats} - AIC_{Stand\ characteristic} < 2$). ns = non-significant test.
* $p < 0.05$.
** $p < 0.01$.
*** $p < 0.001$.

of 13 species were best explained by tree microhabitats) (Table 4). Among the 5 species that showed a response to other stand characteristics, 3 species found in semi-open areas (European Goldfinch (*C. carduelis*), Subalpine Warbler (*Sylvia cantillans*) and Linnet (*Carduelis cannabina*)) showed a negative response to increased time since last cutting, deadwood volume, and stand height, respectively (Table 4). Among bats, the abundance of Nathusius's Pipistrelle was equally affected ($\Delta AIC < 2$) by tree microhabitat variables (i.e., diversity of tree microhabitats) and other stand characteristics (i.e., deadwood volume). The abundance of the Common Pipistrelle was best explained by tree microhabitat variables (i.e., *Cerambyx* cavities).

At the community level, tree microhabitat variables were the best indicators for both bird and bat species (Table 5). For birds, the species richness, species diversity, and proportion of cavity-nesters were better explained by tree microhabitat variables (i.e., tree microhabitat diversity) than by other stand characteristics. The CTI was equally influenced by tree microhabitat variables (i.e., diversity of tree microhabitats) and other stand characteristics (i.e., diameter class distribution) ($\Delta AIC < 2$). Only mean forest specialization was best explained by stand characteristics (i.e., stand height). For bats, the species richness was equally influenced by several tree microhabitat variables and one stand characteristic (i.e., basal area) ($\Delta AIC < 2$). The species diversity was explained by tree microhabitat variables (i.e., density of *Cerambyx* cavities).

4. Discussion

4.1. Effects of tree microhabitats on species abundance

Several studies have shown the importance of specific microhabitats for certain forest species, such as the amount of deadwood for woodpecker species (Bütler et al., 2004; Roberge et al., 2008), tree cavities for bird cavity-nesters (Martin et al., 2004), loose bark for the nesting or the resting places of bats (Vonhof and Gwilliam, 2007), or even the presence of fungi as a food resource for saproxylic beetles (Johansson et al., 2006). However, to our knowledge, this study is the first to correlate biodiversity (at the species and community levels) with in-depth forest inventory data on tree microhabitats. By comparing the effects of each tree microhabitat on species abundance, we found that diversity of microhabitat (a combination of the quantity and relative abundance of tree microhabitat types) was the most important factor for explaining bird and bat species abundance.

Among the birds in this study ($n = 22$ species), 10 bird species, including all cavity-nesters in the study ($n = 7$ species), showed a significant relationship with tree microhabitat. Surprisingly, our models showed that the cavity-nesting species were mainly affected by diversity of tree microhabitat rather than single tree cavities. However, after removing tree microhabitat diversity from the models, we found that upper cavities and woodpecker cavities best explained the abundance of cavity-nesting species (see the AIC values in Appendix G). This result is consistent with previous observations regarding the role of tree cavities (Aitken and Martin, 2007; Cockle et al., 2011; Martin et al., 2004). According to our results, cavities located high in the tree (upper cavities and woodpecker cavities) are important for cavity-nesters but the major factor determining the abundance of these species is the diversity of tree microhabitats.

Among the bats in this study ($n = 5$ species), we found that Nathusius's pipistrelle (*P. nathusii*) and the Common Pipistrelle (*P. pipistrellus*) were positively affected by diversity of tree microhabitats (the Common Pipistrelle was also affected by *Cerambyx* cavities and canopy deadwood (Table 4)). Bat call recordings are often used to detect habitats that have available insects but that may be located several kilometers away from the bat roosts (Henry et al., 2002; Robinson and Stebbings, 1997). In forests, the insects themselves are associated with a variety of habitats, including tree microhabitats (Dietz et al., 2007; Gorresen et al., 2008; Jacobs et al., 2009). Thus, we expect that forest stands with a high diversity of tree microhabitats could be home to a more diverse, larger community of insects than those with a low diversity of tree microhabitats, although this hypothesis needs to be tested experimentally.

Tree microhabitat diversity was the most important factor explaining the abundance of many bird and bat species. We offer several explanations for these results. First, none of the bird and bat species in this study were strict specialists associated with a single tree microhabitat. Contrary to forest specialists that show very specific habitat interactions (e.g., plant–pollinator interactions involving one plant and one pollinator), European birds and bats use a wide array of tree microhabitats (Bull et al., 1997; Gibbons and Lindenmayer, 2002; Jones et al., 2009). For example, cavity-nesting birds use woodpecker cavities to nest but feed in other tree microhabitats (e.g., some birds feed on insects living in canopy deadwood or behind loose bark). Second, insectivorous birds and bats (all bats were insectivorous in this study), occupy high trophic levels. Therefore, their abundance in a given habitat depends on the quality and abundance of organisms at lower trophic levels (Gunn and Hagan III, 2000; Jones et al., 2009). A high diversity of tree microhabitats

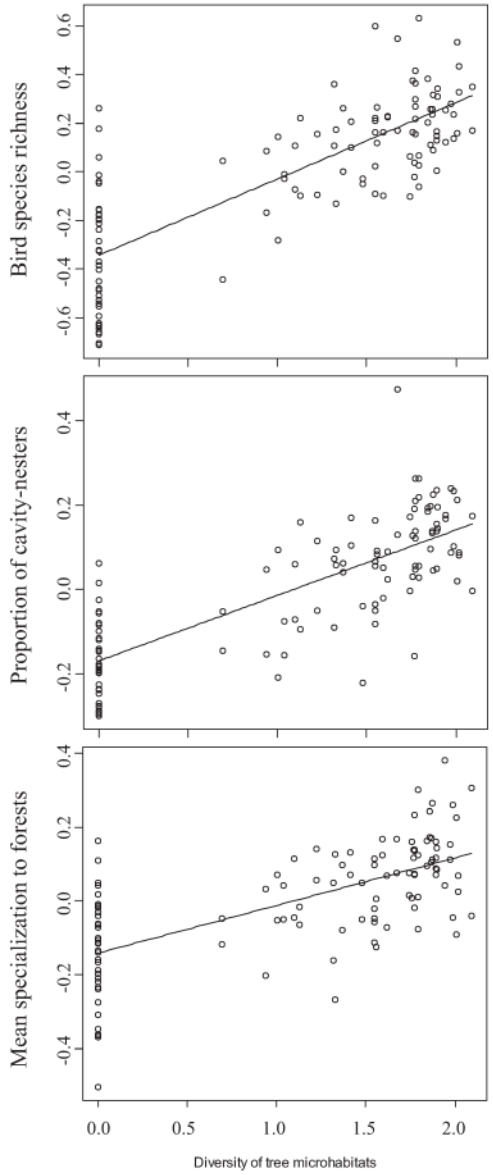


Fig. 2. Relationship between diversity of tree microhabitats and bird community indices: (a) species richness, (b) proportion of cavity-nesters, and (c) mean specialization of birds. Smoothed curves were obtained with generalized additive mixed models (GAMM) after accounting for spatial dependence among samples.

results in a variety of ecological niches and may play an important role in supporting forest food webs.

4.2. Effects of tree microhabitats on bird and bat communities

Bird species richness and bird diversity were positively influenced by the diversity of tree microhabitats. These results are consistent with the niche theory, suggesting that a higher diversity of tree microhabitats allows for coexistence between species by increasing the spatial complexity of resources (Leibold, 1995; Pereira et al., 2012). However, in our study, bird species richness

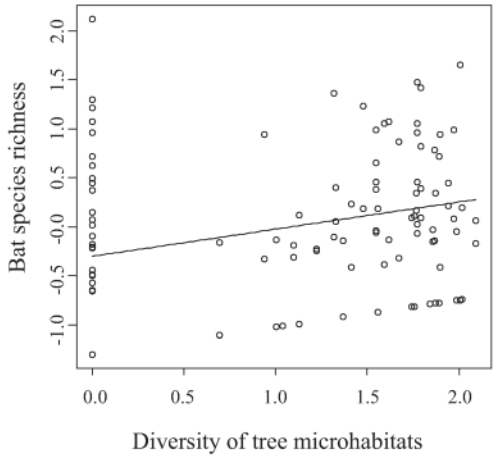


Fig. 3. Relationship between diversity of tree microhabitats and bat species richness. Smoothed curves were obtained with generalized additive mixed models (GAMM) after accounting for spatial dependence among samples.

and bird diversity were not influenced by the number of forest habitats. Otherwise, all plots were located in wide forest landscapes hence we could not assess the effect of the heterogeneity at the landscape level. An interesting perspective would be to attempt to rank the importance of diversity at different spatial scales (from tree microhabitat to landscape level). Exploring these relationships is important to understand at which spatial scales birds and bats are the most sensitive to environmental changes, however this question would require another sampling design with plots distributed in different landscape contexts. The mean forest habitat specialization and the CTI were also positively affected by tree microhabitat diversity (Table 5). The increase in mean forest habitat specialization with higher tree microhabitat diversity could be explained by the presence of certain tree microhabitat types and associated attributes (e.g., deadwood, large trees) that are used by forest specialists (Tucker and Evans, 1997). Indeed, tree microhabitats mostly occur on large trees and snags (Michel and Winter, 2009; Regnery et al., 2013; Vuidot et al., 2011) that often have old-growth attributes or are found in the stand development stages typically sought after by bird forest specialists (Moning and Müller, 2008; Roberge et al., 2008). The increasing CTI revealed that stands with a high diversity of tree microhabitats have a higher mean trophic level compared to stands with a low diversity of tree microhabitats. In this study, the increase in the CTI was due to an increase in the proportion of insectivorous birds (only one raptor was identified among the 1552 recorded bird individuals). This result suggests that food webs are more complex in stands with a high diversity of tree microhabitats.

Bat richness and bat diversity were positively affected by the density of *Cerambyx* cavities, though bat richness was also influenced by the presence of other tree microhabitats and basal area (Table 5). *Cerambyx* cavities occur on sick, old or even dead trees (Buse et al., 2007) that can be home to many insect prey species. Another possible effect is the use of *Cerambyx* cavities by bats as tree roosts. Several observations of bat species using *Cerambyx* cavities as tree roosts have been reported from the French Mediterranean region (Pénicaud and Le Reste, 2011; Emmanuel Cosson, personal communication for *Pipistrellus* sp. and *N. leisleri*) but quantitative relationships between these microhabitats and their occupation by bats have not been performed until now.

4.3. Comparison of tree microhabitats and other stand characteristics

Tree microhabitat variables were often better predictors of the abundance of bird and bat species when compared to other stand characteristics (Tables 4 and 5). The abundance of most bird species was better explained by tree microhabitat type than by other stand characteristics. However, 5 species were more sensitive to stand attributes than to tree microhabitat type (Table 4). Apart from the Common Firecrest, these species (European Goldfinch, Subalpine Warbler, Common Wood Pigeon, and Linnet) were non-specialists with regard to forest habitat and were either partial or total seed-eaters; therefore, their dependency on tree microhabitats was expected to be lower than that of specialist species. At the community level, birds and bats were most strongly affected by tree microhabitat type. Tree microhabitats are directly related to the ecological niches of forest species and play a key role in species' life-cycles compared to other stand characteristics.

4.4. Implications for biodiversity assessment in forests

Understanding and measuring the factors that explain biodiversity in forest ecosystems remain challenging for researchers and practitioners. Surprisingly, the use of tree microhabitat inventory data to identify proxy variables for birds and bats in managed forests had never been tested until now (Michel and Winter, 2009; Regnery et al., 2013; Vuidot et al., 2011). In this study, we showed that variation in the density of tree microhabitats (more specifically, variation in microhabitat diversity) was a major factor that explains the abundance and community composition of birds and bats. These results have implications for biodiversity conservation for threatened species such as cavity-nesters (Monterrubio-Ricoa and Escalante-Pliegob, 2006) and forest specialists, whose populations are currently declining at the global scale (Gregory et al., 2007), and for common species and communities that play major roles in ecosystem functioning (Gaston, 2011). Our results also raise discussion about future biodiversity assessments in forests.

Currently, assessments of biodiversity in forests are based on species counts. This approach allows assessing species populations and conservation statuses, especially for threatened species for which precise counts may be required. However, species sampling methods can hardly be extended to all species in an ecosystem because they remain labor intensive and time-consuming (Winter and Möller, 2008). They may also be subject to many biases (e.g., identification limits, observer effects, economic constraints on sampling large areas) (Stahlschmidt and Brühl, 2012; Renwick et al., 2012). As a result, there is an increasing demand from policy makers and managers (e.g., ecologists conducting environmental impact assessments) to improve biodiversity assessments by incorporating relevant biodiversity indicators that are reliable and rapidly assessed. We suggest using tree microhabitats in a complementary manner to species sampling methods since they provide both an integrative and a perennial measurement of ecological potentialities (tree microhabitats do not need to be re-measured every year). The protocol used to describe tree microhabitats in this study has numerous advantages. First, it provides a specific description of tree microhabitat types, ensuring that the field methods are reproducible (see the description in Table 1). Second, the measurements do not depend on biological experts for species determination; in other words, anyone can perform an inventory of tree microhabitats. Third, tree microhabitat characteristics are rapidly measured (approximately 8 ha/h were performed in our study, including the time of detecting microhabitat-bearing trees and the description of tree microhabitats – 3 min per tree). Finally, measuring tree microhabitat characteristics is less seasonally dependent than performing taxonomic identifications. Tree microhabitats can be identified throughout the year, but preferably in winter when the trees have lost their leaves. Performing inventories during winter could be an advantage for ecologists by helping alleviate pressure to complete other field inventories during spring and summer.

Acknowledgements

We are very grateful to Emmanuel Cosson (Groupe Chiroptères de Provence) and Olivier Ferreira (ONF) for developing the inventory protocol for tree microhabitats. Many thanks to ONF officers Olivier Ferreira and Jérôme Guyot, who performed the tree microhabitat surveys, and to Rémi Bonardo, Jeanne Dulac, and Alain Savary for their helpful discussion about tree microhabitats in Mediterranean forests. We thank Yoan Paillet for advice about the protocol for measuring stand characteristics. Funding was provided by the Commissariat à l'Energie Atomique (Prefectorial Decree No. 200863-5, March 3, 2008) and we certify that this organization had no involvement in the collection, analysis, or interpretation of data.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.05.003.

References

Aitken, K.E.H., Martin, K., 2007. The importance of excavators in hole-nesting communities: availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada. J. Ornithol. 148, 425–434.
Archaux, F., Bakkaus, N., 2007. Relative impact of stand structure, tree composition and climate on mountain bird communities. Forest Ecol. Manage. 247, 72–79.
Arlettaz, R., 1999. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. J. Anim. Ecol. 68, 460–471.
Arthur, L., Lemaire, R., 2009. Les Chauves-souris de France, Belgique, Luxembourg et Suisse. Biotope. In: Mèze (Collection Parthénope). Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
Barataud, M., 2012. Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe, identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse. Biotope. In: Mèze (collection Inventaires et biodiversité). Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
Bauhus, J., Puettmann, K., Messier, C., 2009. Silviculture for old-growth attributes. Forest Ecol. Manage. 258, 525–537.
Biodiversity Indicators Partnership, 2012. Available from http://www.bipindicators.net (accessed March 2013).
Bull, E.L., Parks, C.G., Torgersen, T.R., 1997. Trees and logs important to wildlife in the Interior Columbia River Basin. USDA Forest Service General Technical Report PNW-GTR-391.
Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information Theoretic Approach, second ed. Springer-Verlag, New York, USA.
Buse, J., Schröder, B., Assmann, T., 2007. Modelling habitat and spatial distribution of an endangered longhorn beetle – a case study for saproxylic insect conservation. Biol. Conserv. 137, 372–381.
Bütler, R., Angelstam, P., Ekelund, P., Schlaepfer, R., 2004. Deadwood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sud-Alpine forest. Biol. Conserv. 119, 305–318.
Birds of the Western Palearctic interactive, 2006. BirdGuides Ltd., UK.
Bissardon, M., Guibal, L., 1997. Corine biotopes. Version originale. Types d'habitats français. ENGREF, Nancy, pp. 217.
Cockle, K.L., Martin, K., Wesołowski, T., 2011. Woodpeckers, decay, and the future of cavity-nesting vertebrate communities worldwide. Front. Ecol. Environ. 9, 377–382.
Crawley, M.J., 2009. The R Book. John Wiley & Son., Chicago, USA.
Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D., 2008. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. Global Ecol. Biogeogr. 17, 252–261.
Dietz, C., von Helversen, O., Nill, D., 2007. L'encyclopédie des chauves-souris d'Europe et d'Afrique du Nord. Delachaux & Niestlé, Paris.
Doxa, A., Bas, Y., Paracchini, M-L., Pointereau, P., Terres, J-M., Jiguet, F., 2010. Low-intensity agriculture increases farmland bird abundances in France. J. Appl. Ecol. 47, 1348–1356.
Fortin, M., Dale, M., 2005. Spatial Analysis. A Guide for Ecologists. Cambridge University Press, Cambridge, England.
Fritz, Ö., Heilmann-Clausen, J., 2010. Rot holes create key microhabitats for epiphytic lichens and bryophytes on beech (*Fagus sylvatica*). Biol. Conserv. 143, 1008–1016.

Gaston, K.J., 2011. Common ecology. Bioscience 61, 354–362.
Ghadiri Khanaposhtani, M., Kaboli, M., Karami, M., Etemad, V., 2012. Effect of habitat complexity on richness, abundance and distributional pattern of forest birds. Environ. Manage. 50, 296–303.
Gibbons, P., Lindenmayer, D., 2002. Tree Hollows and Wildlife Conservation in Australia. CSIRO Publishing.
Gorresen, P.M., Miles, A.C., Todd, C.M., Bonaccorso, F.J., Weller, T.J., 2008. Assessing bat detectability and occupancy with multiple automated echolocation detectors. J. Mammal. 89, 11–17.
Gregory, R.D., Vorisek, P., Strien, A.V., Meyling, A.W.G., Jiguet, F., Lorenzo, F., Reif, J., Chylarecki, P., Burfield, I.A., 2007. Population trends of widespread woodland birds in Europe. Ibis 149, 78–97.
Guisan, A., Edwards, T.C., Hastie, J.T., 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distribution: setting the scene. Ecol. Model. 157, 89–100.
Gunn, J.S., Hagan III, J.M., 2000. Woodpecker abundance and tree use in uneven-aged managed, and unmanaged, forest in northern Maine. Forest Ecol. Manage. 126, 1–12.
Henry, M., Thomas, D.W., Vaudry, R., Carrier, M., 2002. Foraging distances and home range of pregnant and lactating little brown bats (*Myotis lucifugus*). J. Mammal. 83, 767–774.
Jacobs, J.H., Clark, S.J., Denholm, I., Goulson, D., Stoate, C., Osborne, J.L., 2009. Pollination biology of fruit-bearing hedgerow plants and the role of flower-visiting insects in fruit-set. Ann. Bot. 104, 1397–1404.
Jiguet, F., Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. Acta Oecol. 44, 58–66.
Johansson, T., Olsson, J., Hjalten, J., Jonsson, B.G., Ericson, L., 2006. Beetle attraction to sporocarps and wood infected with mycelia of decay fungi in old-growth spruce forests of northern Sweden. Forest Ecol. Manage. 237, 335–341.
Jones, J., Jacobs, D.S., Kunz, T.H., Willig, M.R., Racey, P.A., 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. Endang. Species Res. 8, 93–115.
Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., Couvet, D., 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. Ecol. Lett. 9, 1237–1244.
Kerbiriou, C., Bas, Y., Dufrêne, L., Robert, A., Julien, J.F., 2010. Long term trends monitoring of bats, from biodiversity indicator production to species specialization assessment. Society for Conserv. Biol. In: 24th Annual Meeting, 3–7 July 2010, Edmonton, Alberta, Canada.
Kroll, A.J., Lacki, M.J., Arnett, E.B., 2012. Research needs to support management and conservation of cavity-dependent birds and bats on forested landscapes in the Pacific Northwest. West. J. Appl. For. 27, 128–136.
Larrieu, L., Cabanettes, A., Delarue, A., 2012. Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. Eur. J. For. Res. 131, 773–786.
Lassauce, A., Paillet, Y., Jactel, H., Bouget, C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. Ecol. Indic. 11, 1027–1039.
Lehikoinen, A., Lehikoinen, P., Linden, A., Laine, T., 2011. Population trend and status of the endangered White-backed Woodpecker Dendrocopos leucotos in Finland. Ornis Fennica 88, 195–207.
Leibold, A.M., 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. Ecology 76, 1371–1382.
Lučan, R.K., Hanák, V., Horáček, I., 2009. Long-term re-use of tree roosts by European forest bats. Forest Ecol. Manage. 258, 1301–1306.
Lyashevska, O., Farnsworth, K.D., 2012. How many dimensions of biodiversity do we need? Ecol. Indic. 18, 485–492.
Maes, W.H., Fontaine, M., Rongé, K., Hermy, M., Muys, B., 2011. A quantitative indicator framework for stand level evaluation and monitoring of environmentally sustainable forest management. Ecol. Indic. 11, 468–479.
Mahon, C.L., Steventon, J.D., Martin, K., 2008. Cavity and bark nesting bird response to partial cutting in Northern conifer forests. Forest Ecol. Manage. 256, 2145–2153.
Marnell, F., Presetnik, F.P., 2010. Protection of over ground roosts for bats. EUROBATS Publication Series No 4. UNEP/EUROBATS Secretariat, Bonn, Germany.
Martin, K., Aitken, K.E.H., Wiebe, K.L., 2004. Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: nest characteristics and niche partitioning. Condor 106, 5–19.
McElhinny, C., Gibbons, P., Brack, C., Bauhus, J., 2005. Forest and woodland stand structural complexity: its definition and measurement. Forest Ecol. Manage. 218, 1–24.
Météo France, 2012. French national meteorological service (period 1981–2010). Available from http://www.meteofrance.com (accessed March 2013).
Michel, A.K., 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 Ecol. Manage. 257, 1453–1464.
Mikusinski, G., Gromadzki, M., Chylarecki, P., 2001. Woodpeckers as indicators of forest bird diversity. Conserv. Biol. 15, 208–217.
Monterrubio-Ricoa, T.C., Escalante-Pliegob, P., 2006. Richness, distribution and conservation status of cavity nesting birds in Mexico. Biol. Conserv. 128, 67–78.
Moning, C., Müller, J., 2008. Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests. Ecol. Indic. 9, 922–932.
Mouysset, L., Doyen, L., Jiguet, F., 2012. Different policy scenarios to promote various targets of biodiversity. Ecol. Indic. 14, 209–221.
National Institute of the Geographic and Forest Information (IGN), 2012. Inventory results, Available from http://inventaire-forestier.ign.fr (accessed March 2013).
National Museum of Natural History (MNHN), 2012. The protocols of the French Breeding Bird Survey and the Bat Survey (Vigie-Nature schemes) are available from http://www.vigienature.mnhn.fr (accessed March 2013).
Parsons, S., Lewis, K.J., Psyllakis, J.M., 2003. Relationships between roosting habitat of bats and decay of aspen in the sub-boreal forests of British Columbia. Forest Ecol. Manage. 177, 559–570.
Pénicaud, P., 2000. Chauves-souris arboricoles en Bretagne (France): typologie de 60 arbres-gîtes et éléments de l'écologie des espèces observées. Le Rhinolophe 14, 37–68.
Pénicaud, P., Le Reste, G., 2011. Report of the National survey on tree roosts for bats. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères. Mammifères sauvages n°61.
Pereira, P., Alves da Silva, A., Alves, J., Matos, M., Fonseca, C., 2012. Coexistence of carnivores in a heterogeneous landscape: habitat selection and ecological niches. Ecol. Res. 27, 745–753.
Ranius, T., 2002. Influence of stand size and quality of tree hollows on saproxylic beetles in Sweden. Biol. Conserv. 103, 85–91.
Regnery, B., Paillet, Y., Couvet, D., Kerbiriou, C., 2013. Which factors influence the occurrence and density of tree microhabitats in Mediterranean oak forests? Forest Ecol. Manage. 295, 118–125.
Renwick, A.R., Johnston, A., Joys, A., Newson, S.E., Noble, D.G., Pearce-Higgins, J.W., 2012. Composite bird indicators robust to variation in species selection and habitat specificity. Ecol. Indic. 18, 200–207.
Roberge, J.-M., Angelstam, P., Villard, M.-A., 2008. Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests – deriving quantitative targets for conservation planning. Biol. Conserv. 141, 997–1012.
Robinson, M.F., Stebbings, R.E., 1997. Home range and habitat use by the serotine bat, *Eptesicus serotinus*, in England. J. Zool. 243, 117–136.
Russo, D., Jones, G., 2003. Use of foraging habitats by bats in a Mediterranean area determined by acoustic surveys: conservation implications. Ecography 26, 197–209.
Russo, D., Cistrone, L., Jones, G., Mazzoleni, S., 2004. Roost selection by barbastelle bats (Barbastella barbastellus Chiroptera: Vespertilionidae) in beech woodlands of central Italy: consequences for conservation. Biol. Conserv. 117, 73–81.
Stahlschmidt, P., Brühl, C.A., 2012. Bats as bioindicators – the need of a standardized method for acoustic bat activity surveys. Methods Ecol. Evol. 3, 503–508.
Tucker, G.M., Evans, M.I., 1997. Habitats for Birds in Europe: a Conservation Strategy for the Wider Environment. In: BirdLife Conservation Series no. 6. BirdLife International, Cambridge, UK.
Vanderwel, M.C., Malcolm, J.R., Smith, S.M., Islam, N., 2006. Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. Forest Ecol. Manage. 225, 190–199.
Vonhof, M.J., Gwilliam, J.C., 2007. Intra- and interspecific patterns of day roost selection by three species of forest-dwelling bats in Southern British Columbia. Forest Ecol. Manage. 252, 165–175.
Vuidot, A., Paillet, Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. Biol. Conserv. 144, 441–450.
Winter, S., Möller, G.C., 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. Forest Ecol. Manage. 255, 1251–1261.
Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer, New York.

Appendix A

French Bat Survey.

Volunteer-based standardized monitoring protocols have been widely implemented in Europe and North America (Jiguet et al., 2012). In France, the National Museum of Natural History (MNHN) first initiated the Breeding Bird Survey in 1989 before extending the protocols to many other taxa and compiling them in the Vigie-Nature programme (MNHN, 2012), which includes the French Bat Survey (BS) based on standardized recordings echolocation bat calls. The French BS was launched in 2006 and includes a dataset of 6774 sites with both habitat characteristics and bat identifications (28 species and 960,500 bat calls).

Counting methods

The French BS offers keen volunteers the opportunity to count bats twice a year: once during the period of June 15 to July 31 and a second time during the period of August 15 to September 31. Two different surveys are used: a road survey by car and a point count.

The point count consists of a 2 x 2 km survey area randomly chosen (by the MNHN) within a radius of 10 km from the observer's home (on average, each square area is randomly chosen from 80 possible areas). Within the survey area, ten locations for point counts are chosen by the observer. At least five points counts must represent the habitats present in the survey area, and the other point counts are located in 'favorable' places for bats, such as wetlands or wood edges.

Road survey: the choice of the route is delegated to the volunteers because their safety is the main constraint. The route must be driven at night at low speeds (recording a constant speed of 30 ± 5 km/h), excluding unpaved roads, high-traffic roads, and high-speed roads. Only volunteers with local knowledge of the area are able to identify such roads. All of the roads are of a similar size, approximately 10 m wide. Observers are asked to choose a road route at least 30 km in distance that is located within a 10-km radius of their house. The route may not overlap itself. The second requirement is to design a route that proportionally crosses the different habitats present in the area. To avoid biases in habitat sampling (we assume that the observers tend to select species-rich habitats), the MNHN approves the route and defines a random starting point along the route. Starting from this point, the route is divided into ten 2-km road segments that are separated by 1-km road segments in which no recording is conducted. The distances are measured in the field using the odometer in the car.

Using this sampling design allowed us to obtain a good correlation between the proportion of each habitat sampled and the proportion of that habitat at the national scale ($R^2 = 0.94$), except for in urban areas, which were slightly better represented that rural areas in our sample.

Assessment of the species specialization to forest (SSF).

Habitat data were collected in a radius of 100 m around the sampling point and grouped into 18 habitat classes to obtain a sufficient number of samples per class (Julliard et al., 2006; DeVictor et al., 2008b; Kerbiriou et al. 2010).

We assessed species specialization to forest habitat (SSF) by calculating the average density of a species in forest habitats divided by the average density of the species in non-forest habitats.

Specialization values are shown in Appendix B.

Appendix B

Bird and bat species included in this study.

1. Bird species characteristics

Bird species	Specialization to forest	Trophic index	Cavity-nester
Black Woodpecker *Dryocopus martius*	1.25	2.00	Yes
Blue Tit *Cyanistes caeruleus*	0.20	1.80	Yes
Carrion Crow *Corvus corone*	-0.23	1.51	No
Cirl Bunting *Emberiza cirlus*	-0.54	1.30	No
Coal Tit *Periparus ater*	1.27	1.60	Yes
Common Blackbird *Turdus merula*	0.03	1.60	No
Common Chaffinch *Fringilla coelebs*	0.40	1.10	No
Common Chiffchaff *Phylloscopus collybita*	0.50	1.95	No
Common Cuckoo *Cuculus canorus*	0.44	2.00	No
Common Firecrest *Regulus ignicapillus*	1.24	2.00	No
Common Nightingale *Luscinia megarhynchos*	-0.56	2.00	No
Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus*	-0.16	1.93	Yes
Common Starling *Sturnus vulgaris*	-1.06	1.50	No
Common Wood Pigeon *Columba palumbus*	0.16	1.01	No
Dartford Warbler *Sylvia undata*	-0.11	1.90	No
Eurasian Blackcap Sylvia atricapilla	0.25	1.60	No
Eurasian Collared Dove *Streptopelia decaocto*	-1.26	1.00	No
Eurasian Jay *Garrulus glandarius*	0.63	1.72	No
Eurasian Magpie *Pica pica*	-1.17	1.51	No
Eurasian Nuthatch *Sitta europaea*	1.13	1.63	Yes
Eurasian Wren *Troglodytes troglodytes*	0.57	2.00	No
European Bee-eater *Merops apiaster*	-1.18	2.00	No
European Crested Tit *Lophophanes cristatus*	1.70	1.60	Yes
European Goldfinch *Carduelis carduelis*	-1.12	1.05	No
European Green Woodpecker *Picus viridis*	0.21	2.00	Yes
European Greenfinch *Carduelis chloris*	-0.93	1.05	No
European Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*	NA	2.00	Yes
European Robin *Erithacus rubecula*	0.69	1.83	No
European Serin *Serinus serinus*	-0.73	1.00	No
European Stonechat *Saxicola rubicola*	-2.04	2.00	No
European Turtle Dove *Streptopelia turtur*	-0.02	1.00	No
Great Spotted Cuckoo *Clamator glandarius*	NA	2.00	No
Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major*	0.88	1.70	Yes
Great Tit *Parus major*	0.07	1.85	Yes
Hoopoe *Upupa epops*	-0.32	2.00	Yes
Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor*	0.36	2.00	Yes
Linnet *Carduelis cannabina*	-1.59	1.05	No

Long-tailed Tit *Aegithalos caudatus*	0.36	1.95	No
Marsh Tit *Poecile palustris*	1.13	1.70	Yes
Mistle Thrush *Turdus viscivorus*	0.83	1.55	No
Red-legged Partridge *Alectoris rufa*	-1.42	1.10	No
Rock Bunting *Emberiza cia*	0.02	1.30	No
Sardinian Warbler *Sylvia melanocephala*	0.05	1.70	No
Short-toed Treecreeper *Certhia brachydactyla*	0.83	2.00	Yes
Song Thrush *Turdus philomelos*	0.62	1.57	No
Subalpine Warbler *Sylvia cantillans*	-0.03	1.80	No
Tawny Owl *Strix aluco*	NA	2.95	Yes
Tree Pipit *Anthus trivialis*	0.20	1.95	No
Western Bonelli's Warbler *Phylloscopus bonelli*	0.78	2.00	No
White Wagtail *Motacilla alba*	-1.26	2.00	Yes
Woodlark *Lullula arborea*	-0.58	1.50	No

2. Bat species characteristics

Bat species	Specialization to forest	Specialization to tree roosts
Barbastelle *Barbastella barbastellus*	0.61	2
Common bent-wing bat *Miniopterus schreibersii*	NA	0
Common Pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus*	0.20	2
European Free-tailed Bat *Tadarida teniotis*	NA	1
Kuhl's Pipistrelle *Pipistrellus kuhlii*	0.17	1
Lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros*	NA	0
Lesser Mouse-Eared Bat/Greater mouse-eared bat *Myotis blythii/Myotis myotis*	NA	0
Lesser noctule *Nyctalus leisleri*	0.42	3
Lump-nosed bats *Plecotus sp*	NA	NA
Mouse-eared bats *Myotis sp*	NA	NA
Nathusius's pipistrelle *Pipistrellus nathusii*	0.39	3
Natterer's bat *Myotis nattereri*	0.67	2
Savi's Pipistrelle *Hypsugo savii*	0.06	0
Serotine bat *Eptesicus serotinus*	0.51	0
Soprano Pipistrelle *Pipistrellus pygmaeus*	0.12	2
Whiskered bat *Myotis mystacinus*	0.51	2

Specialization to forest habitat could not be estimated for Miniopterus schreibersii, *Myotis blythii/myotis*, *Myotis* spp., *Plecotus* spp., *Rhinolophus hipposideros*, and *Tadarida teniotis*, either due to limits on identification in the field (when only genus could be identified) or insufficient data from the BS. However, data for these species represented less than 3% of the total data.

Appendix C

Independence among sites.

We tested whether the study site (Saint-Paul-lès-Durance, Ribiers, and Saint-Vincent-sur-Jabron) had an effect on the density of tree microhabitats or stand characteristics using ordinary least squares regressions with a normal error distribution. We corrected for spatial correlation structure in the analyses.

We obtained the following results:

<u>- Differences among sites in density and diversity of tree microhabitats</u>

There were no differences among sites in density of microhabitat-bearing trees (GLM, $F_{2,51}$ = 0.08, p = 0.93), total density of tree microhabitats (GLM, $F_{2,51}$ = 0.13, p = 0.87), diversity of tree microhabitats (GLM, $F_{2,51}$ = 0.39, p = 0.68), density of canopy deadwood (GLM, $F_{2,51}$ = 0.10, p = 0.90), woodpecker cavities (GLM, $F_{2,51}$ = 0.04, p = 0.96), upper cavities (GLM, $F_{2,51}$ = 0.75, p = 0.48), medium cavities (GLM, $F_{2,51}$ = 0.27, p = 0.76), lower cavities (GLM, $F_{2,51}$ = 1.00, p = 0.37), *Cerambyx* cavities (GLM, $F_{2,51}$ = 0.54, p = 0.59), loose bark and cracks (GLM, $F_{2,51}$ = 0.15, p = 0.85), conks of fungi (GLM, $F_{2,51}$ = 0.37, p = 0.70), or ivy (GLM, $F_{2,51}$ = 0.23, p = 0.80)

<u>- Differences among sites in stand characteristics</u>

There were no differences among sites in basal area (GLM, $F_{2,51}$ = 0.001, p = 1), stem density (GLM, $F_{2,51}$ = 0.02, p = 0.98), deadwood volume (GLM, $F_{2,51}$ = 0.31, p = 0.73), stand height (GLM, $F_{2,51}$ = 0.64, p = 0.53), diameter class distribution (GLM, $F_{2,51}$ = 0.20, p = 0.82), time since last cutting (GLM, $F_{2,51}$ = 2.43, p = 0.10), number of habitats (GLM, $F_{2,51}$ = 0.30, p = 0.74), distance to the road (GLM, $F_{2,51}$ = 0.12, p = 0.89).

Appendix D

Hierarchical partitioning.

We compared our results in Table 4 and 5 with results using Hierarchical partitioning (HP) method ("hier.part package", R).

Given the high number of independent variables (20 variables in total), we tested the contribution of each type of variable in separate models ('microhabitat models' vs. 'stand characteristic models'). Table shows the amount of independent variance explained by each variable (i.e., the percentage of the total variance of each model). The AIC of the selected models are in bold and the highest variance according to hierarchical partitioning are highlighted by an asterisk ('*'). Note that the variances of selected tree microhabitats cannot be compared with the variances of selected stand characteristics since they are not present in equal number (8 variables of tree microhabitats vs. 12 variables of stand characteristics, hence the variances are naturally higher for stand characteristics).

1. Results at species level

Species	Selected tree microhabitats												Selected stand characteristics							
Birds	Microhabitat-bearing trees	Total tree microhabitats	Diversity of tree microhabitats	Canopy deadwood	Woodpecker cavities	Upper cavities	Medium cavities	Lower cavities	*Cerambyx* cavities	Loose barks and cracks	Conks of fungi	Ivy	Basal area	Stem density	Deadwood volume	Stand height	Diameter class distribution	Time since last cutting	Number of habitats	Distance to the road
Great Tit	6.88	10.17	**10.86**	10.79	16.81*	10.40	5.86	4.70	8.80	6.99	3.88	3.85	8.79	6.08	**54.39***	9.57	12.28	6.54	1.80	0.53
Blue Tit	7.85	9.73	**16.70***	10.05	4.36	11.00	7.44	9.40	7.67	8.15	5.55	2.10	5.07	12.08	15.29	6.50	**43.57***	12.40	3.87	1.22
Short-toed Treecreeper	6.14	9.06	**17.44***	8.77	11.36	6.27	5.83	10.90	8.65	6.13	3.43	6.03	2.59	10.70	**41.04***	8.33	**18.85**	6.86	10.33	1.29
Eurasian Nuthatch	6.74	9.17	**16.5***	10.62	9.91	10.22	6.08	6.05	6.84	6.30	3.77	7.50	6.11	12.23	17.22	18.37	**30.21***	12.14	2.61	1.10
European Crested Tit	3.71	6.38	**35.43***	5.03	13.80	9.03	4.14	2.99	4.94	4.52	5.78	4.25	6.41	5.56	5.71	**38.18***	8.19	7.71	27.41	0.83
Great Spotted Woodpecker	4.65	6.81	**26.10***	5.71	14.45	3.91	5.43	11.18	7.51	4.59	2.54	7.11	8.86	4.34	**33.16***	9.26	**14.42**	4.00	10.91	15.05
Long-tailed Tit	11.10	10.97	2.70	13.12	2.26	**20.93***	8.10	4.02	6.93	10.68	7.08	2.10	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
European Goldfinch	7.05	9.54	6.91	7.92	10.71	**15.03***	12.29	7.04	6.01	6.13	4.35	7.02	12.17	20.13*	7.26	16.67	6.13	15.87	7.29	14.49
European Green Woodpecker	3.20	4.67	**38.61***	3.96	2.90	3.99	4.37	24.73	5.26	3.89	1.57	2.84	11.08	8.83	12.89	5.44	**26.07***	14.81	19.09	1.79
Subalpine Warbler	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	11.45	10.07	**27.16***	**14.68**	2.72	15.81	12.39	5.72
Common Wood Pigeon	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	6.13	12.83	6.57	6.31	**32.68***	13.07	2.81	19.59
Common Firecrest	6.45	6.44	**20.39***	5.84	11.14	5.81	6.10	5.62	10.64	6.57	5.07	9.91	17.77	8.11	4.76	**38.73***	9.44	3.34	17.02	0.83
Linnet	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	15.61	14.35	3.82	**47.78***	5.89	9.62	0.85	2.08
Bats																				
Nathusius's pipistrelle	12.89	9.61	**13.55***	12.13	3.36	6.13	7.56	7.82	7.53	9.61	6.02	3.78	15.49	16.53	**24.5***	3.03	23.01	12.32	4.38	0.75
Common Pipistrelle	9.26	8.21	**16.94***	**10.37**	8.21	6.70	6.70	6.35	**10.73**	7.02	3.37	6.13	6.47	6.82	4.15	4.35	**69.71***	6.44	0.47	1.64

2. Results at community level

Species	Selected tree microhabitats												Selected stand characteristics							
Birds	Microhabitat-bearing trees	Total tree microhabitats	Diversity of tree microhabitats	Canopy deadwood	Woodpecker cavities	Upper cavities	Medium cavities	Lower cavities	*Cerambyx* cavities	Loose barks and cracks	Conks of fungi	Ivy	Basal area	Stem density	Deadwood volume	Stand height	Diameter class distribution	Time since last cutting	Number of habitats	Distance to the road
Species richness	5.48	7.41	**29.20***	8.26	8.18	6.40	5.11	9.33	5.91	5.94	3.62	5.16	4.35	15.11	14.00	6.70	**36.60***	11.99	9.95	1.30
Species diversity	5.06	7.15	**32.96***	7.82	7.67	5.84	4.79	9.72	5.95	5.54	3.14	4.37	3.92	14.79	15.45	6.54	**32.62***	12.92	11.68	2.08
Proportion of cavity nesters	5.15	8.31	**29.8***	7.27	8.38	8.23	5.22	8.46	7.23	5.48	3.50	2.98	7.92	7.86	27.87*	9.11	**19.74**	12.00	12.21	3.28
Mean specialization to forest habitats	5.42	8.55	**24.13***	7.74	15.39	7.33	4.52	5.95	7.02	5.24	3.92	4.76	12.41	4.73	6.24	**38.22***	10.93	9.56	15.01	2.90
Community Trophic Index	6.76	8.95	**22.38***	10.46	4.34	11.15	5.70	6.90	6.92	7.18	3.73	5.52	9.71	5.98	26.16*	14.76	**20.37**	11.14	7.14	4.74
Bats																				
Species richness	**13.06***	**9.61**	**9.73**	**11.59**	4.76	5.95	7.72	7.24	**11.45**	6.55	**9.28**	3.06	**30.71***	19.02	16.57	2.84	19.01	3.86	5.06	2.92
Species diversity	11.41	8.86	8.62	9.93	5.36	6.21	7.28	7.86	**11.73***	8.88	9.60	4.26	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Appendix E

Goodness of fit of best models.

We calculated the goodness of fit for all selected models as follows: (deviance of null model - deviance of best model) / (deviance of null model).

1. Results at species level

Species		Best predictor (Table 4)	Goodness of fit (%)
Birds			
Great Tit	*Parus major*	Tree microhabitat	26.30
Blue Tit	*Cyanistes caeruleus*	Tree microhabitat	33.07
Short-toed Treecreeper	*Certhia brachydactyla*	Tree microhabitat	57.83
Eurasian Nuthatch	*Sitta europaea*	Tree microhabitat	45.35
European Crested Tit	*Lophophanes cristatus*	Tree microhabitat	30.41
Great Spotted Woodpecker	*Dendrocopos major*	Tree microhabitat	45.21
Long-tailed Tit	*Aegithalos caudatus*	Tree microhabitat	19.86
European Goldfinch	*Carduelis carduelis*	Stand characteristic	28.00
European Green Woodpecker	*Picus viridis*	Tree microhabitat	36.44
Subalpine Warbler	*Sylvia cantillans*	Stand characteristic	37.83
Common Wood Pigeon	*Columba palumbus*	Stand characteristic	28.83
Common Firecrest	*Regulus ignicapillus*	Stand characteristic	34.86
Linnet	*Carduelis cannabina*	Stand characteristic	32.53
Bats			
Nathusius's pipistrelle	*Pipistrellus nathusii*	Tree microhabitat	17.69
Common Pipistrelle	*Pipistrellus pipistrellus*	Tree microhabitat	26.22

2. Results at community level

Community index	Best predictor (Table 5)	Goodness of fit (%)
Birds		
Species richness	Tree microhabitat	90.00
Species diversity	Tree microhabitat	94.42
Proportion of cavity nesters	Tree microhabitat	87.34
Mean specialization to forest	Stand characteristic	93.17
Community Trophic Index	Tree m./Stand char.	36.00
Bats		
Species richness	Tree m./Stand char.	21.64
Species diversity	Tree microhabitat	25.02

Appendix F

Model outputs and AIC values when Δ AIC < 2.

1. Results at species level

Species	Tree microhabitat	Result	AIC
Birds			
Short-toed Treecreeper	Diameter class distribution	1.62 (0.43) ***	118.27
	Deadwood volume	0.08 (0.02) ***	116.37
Great Spotted Woodpecker	Diameter class distribution	1.73 (0,64) **	96.37
	Deadwood volume	0.09 (0.03) **	95.48
Subalpine Warbler	Stand height	-0.51 (0.22) *	70.74
	Deadwood volume	-0.29 (0.14) *	69.68
Bats			
Common Pipistrelle	Diversity of tree microhabitats	1.58 (0.46) ***	985.16
	Canopy deadwood	0.22 (0,06) ***	983.79
	Cerambyx cavities	0.70 (0,19) ***	983.57

2. Results at community level

Community indices	Variable	Result	AIC
Birds			
Community Trophic Index	Diameter class distribution	0,12 (0,04) **	-108.19
	Diversity of tree microhabitats	0,05 (0,01) ***	-109.72
Bats			
Species richness	Total tree microhabitat	0.008 (0.04) *	194.15
	Cerambyx Cavities	0.11 (0.01) *	194.15
	Diversity of tree microhabitats	0.28 (0.13) *	193.31
	Canopy deadwood	0.04 (0.02) *	193.21
	Microhabitat-bearing trees	0.05 (0.02) *	192.66
	Basal area	0.05 (0.02) *	192.51
	Conks of fungi	0.08 (0.04) *	192.44

Appendix G

Model selections for cavity-nesting birds.

Table shows the selected model with (Model 1) or without (Model 2) the inclusion of the variable 'diversity of tree microhabitats'. The AIC for the selected models are shown in bold.

Species	Model 1	Model 2	AIC model 1	AIC model 2
Great Tit	Diversity of tree microhabitats	Woodpecker cavities	**108.13**	111.51
Blue Tit	Diversity of tree microhabitats	Upper cavities	**107.54**	126.83
Short-toed Treecreeper	Diversity of tree microhabitats	Woodpecker cavities	**80.68**	122.97
Eurasian Nuthatch	Diversity of tree microhabitats	Upper cavities	**89.18**	107.26
European Crested Tit	Diversity of tree microhabitats	Woodpecker cavities	**107.33**	121.57
Great Spotted Woodpecker	Diversity of tree microhabitats	Woodpecker cavities	**78.41**	99.38
European Green Woodpecker	Diversity of tree microhabitats	Woodpecker cavities	**67.97**	79.07

Article 6

Potential biodiversity and biodiversity offsets: compensating what we do not see

Mélanie Burylo - Baptiste Regnery - Christian Kerbiriou - Isabelle Le Viol-Denis Couvet - Romain Julliard

2013

(En preparation)

Potential biodiversity and biodiversity offsets: compensating what we do not see

Mélanie Burylo[1], Baptiste Regnery[2], Christian Kerbiriou[3], Isabelle Le Viol[4], Denis Couvet[5] & Romain Julliard[6].

Authors' affiliation:

Museum National d'Histoire Naturelle, UMR 7204 MNHN-CNRS 'Conservation des espèces, restauration et suivi des populations', 55 rue Buffon, CP 51, 75005 Paris, France.

[1] mburylo@mnhn.fr

[2] regnery@mnhn.fr

[3] kerbiriou@mnhn.fr

[4] ileviol@mnhn.fr

[5] couvet@mnhn.fr

[6] julliard@mnhn.fr

Keywords: Biodiversity assessment, detectability, global changes, landscape usage, local usage, offsets, potential biodiversity, stochasticity,

Corresponding author details:

Telephone: +33 1 40 79 30 82

Fax: +33 1 40 79 38 35

Email: mburylo@mnhn.fr

Abstract

Biodiversity offsets are strongly driven by observed biodiversity found in impacted and offset sites and thus most commonly rely on a deterministic vision of nature. In this paper, we define potential biodiversity as the set of species that belong to the local species pool and are expected to be found on a particular habitat type, at the present time and/or in the future. We suggest it should be used as a new and complementary approach to evaluate locally the level of biodiversity.

By considering both environmental and human related effects, such as stochasticity, local and landscape usages or global changes, we propose to enlarge the traditional vision of biodiversity and account for the expected, the probable and the possible biodiversity. Putting the concept of potential biodiversity may require in-depth consideration of methodological as well as ethical and scientific aspects. However, this shift of paradigm to a dynamic vision of biodiversity in more than necessary in a context of rapid changes both in natural and semi-natural habitats.

Introduction

The use of our natural capital, to sustain agricultural crops demand (Tilman et al. 2011) or through soil sealing and urbanization (McKinney 2002), is a major cause of biodiversity loss everywhere on earth (Hanski 2005; MEA 2005). However, everywhere in the world, land use change surveys reported significant, if not important, conversion rates of natural and rural lands for urban uses during the past thirty years (e.g., in Europe, Prokop et al. 2011; Asia, Minghong et al. 2005; or America, Alig et al. 2004). And everything today points to this remaining a stable trend for the next decades or so (MEA 2005).

To halt biodiversity decline and make compatible the need for development with sustainable biodiversity conservation, many legislative instruments, among which the mitigation hierarchy and biodiversity offsets mechanism, were developed or reinforced at international and national levels. The standard mitigation hierarchy states that biodiversity offsets must be implemented to compensate for residual impacts on biodiversity that could not be prevented after measures to avoid and then reduce impacts have been taken (BBOP 2009; Box 1).

Even though compensation measures have been carried out for more than three decades in several countries (ten Kate et al. 2004), their ecological effectiveness is still questioned. Several studies have reported unsatisfactory results or failure of compensation (Zedler & Callawa, 1999; Sudol & Ambrose 2002; Harper & Quigley 2005), mainly attributed to practical deficiencies such as the lack of follow-up management and monitoring (Tischew et al. 2010) or the time lag between losses and gains (Gibbons & Lindenmayer 2007). But conceptual and methodological weaknesses have also been alleged (Burgin 2008).

To achieve no net loss, or even net gain, of biodiversity, offset schemes must be based on a sound evaluation of biodiversity losses and gains, which challenges the definition of biodiversity itself (Box 1). Which component of biodiversity should be targeted by compensation measures? While formal definitions of biodiversity highlight a multileveled item involving genetic, species, ecosystem diversity, their interactions and the way each dimension vary over space and time (CBD 1992; DeLong 1996, MEA 2005), biodiversity assessment in compensation measures still relies on observed diversity at a given time and place. In addition, constraints related to environmental laws and species protection at national and international levels, results in the fact that environmental assessment and biodiversity offsets often only focus on those protected species (e.g., in USA with the U.S. federal endangered species act or in Europe with the strict protection of species listed in Habitats

Directive - Fox & Nino-Murcia 2005; European Economic Commission (EEC) 1992). This distorted and outdated view, inherited from an ancient classification of pest versus useful species, ignores the complex – beyond the three different levels of diversity – and dynamic nature of biodiversity. That leads to what we hereafter define as potential biodiversity, which involves expected biodiversity (with regard to species ecological requirements), probable (through predictions) and possible (through scenario analyses) changes in biodiversity.

In the present paper, we propose to stress the weaknesses and limitations of the way ecological compensation is currently carried out and then to explore how it could be enriched by the concept of potential biodiversity.

Why ecological assessment is not satisfying?

Describing and evaluating the level of biodiversity, before and after development projects and compensation measures, is the cornerstone to properly design biodiversity offsets and reach no net loss. However, several methodological and conceptual limitations are selectively diminishing the quantity and type of biological diversity used for ecological assessment.

Detection and taxonomic bias

In many countries, biodiversity offsets are strongly driven by the legislation on protected species. Naturalist inventories are thus carried out to look for those particular species, often to the expense of more common species as well as other levels of biodiversity such as functional traits or evolutionary potential. In addition, detectability largely depends on the taxonomic group under study and sampling design (Boulinier et al. 1998; Elphick 2008) and species counting invariably leads to underestimations (Nichols et al. 2008). While measuring mobile organisms, such as mammals or birds, may be highly variable due to biological reasons (absence, movement, avoidance…), technical reasons may be put forward for other groups such as insects (time-consuming, expensive…). More subtly, our level of knowledge, which does not necessarily reflects species prevalence in nature (e.g. vertebrates and mammals vs beetles or woodlice; Clark & May 2002), is also an important driver of environmental assessment inducing a substantial taxonomic bias.

Indirect effects and the extinction debt

Habitat loss caused by human activities has immediate effects (e.g. local extinctions), on which biodiversity offsets focus, but also indirect and delayed ones, widely neglected by

current compensation practice. For instance, for long-lived species, relaxation time between habitat loss and a new equilibrium is likely to be longer so that damaging effects may only be detectable after years or even decades (Kuussaari et al. 2009). This phenomenon, described as extinction debt, and supported both by theoretical and empirical studies (Tilman et al. 1994; Kuussaari et al. 2009), is partly rooted in metapopulation dynamics (Hanski 1998; Mouquet et al. 2011) and was frequently reported in fragmented areas (e.g. Forman & Deblinger 2000; Sang et al. 2010).

Dynamics of biodiversity

Routinely, biodiversity losses and gains are evaluated according to what we see today without taking into account natural dynamics or the level of biodiversity that would have been tomorrow without impact or offset (Quétier & Lavorel 2011). This question is neither trivial, in a context of global changes (Thuiller et al. 2005), nor easy to answer, given the complexity of the factors and of their interactions. However, it should be accounted for to anticipate possible and probable changes in biodiversity levels with regard to land use and climatic changes, local policies or biological invasion risks. In addition, in areas subjected to a strong development pressure, the interaction of activities causes cumulative effects (Nitschke 2008), influencing each other, and raising the issue of the relevant spatial and temporal scale for biodiversity assessment.

When dealing with biological diversity assessment, a combination of methodological and conceptual filters narrow down the field of possible biodiversities, being mostly restricted to observed biodiversity at a given time and space. Offsets thus rely on a rather deterministic and incomplete vision which is not unreminiscent of a deterministic conception of nature (Clements 1916), notably criticized for its lack of realism with regard to modern issues related to ecosystem management (Choi 2004).

Local diversity: A filter story

The question of species co-existence and distribution in space and time, and the factors driving it, is an intriguing one that still keeps scientists busy today. Beyond the fundamental interest, this knowledge may also find practical implications and help answer the many questions raised by land and ecosystem management, particularly within the crisis of biodiversity we are living through. Faced with the complexity of natural systems, scientists

had to develop general, simple and understandable models, many of which being based on the concept of environmental filters (Fig. 1) structuring living communities from a global species pool progressively refined spatially and temporally to the actual pool (Keddy 1992; Zobel 1997; Lortie et al. 2004). Species found locally belong, with certain degree of membership, to a higher-level species pool, containing species potentially capable of co-existing (Pärtel et al., 1996). Recently, Pärtel et al. (2011) proposed to make a distinction between observed and dark diversity, which they defined as those species that belong to a particular species pool but are locally missing (Fig. 1).

Since then, this vision of community structuration, in particular the idea of community completeness, has been used to answer strongly applied questions (i.e. deficit in community species richness – Bruun 2000; effect of urbanization on bird species richness – Cam et al. 2000; evaluation of salt-marsh restoration – Wolters et al. 2005; evaluation of wet meadows restoration – Klimkowska et al. 2007).

As Pärtel et al. (2011) suggested, the concept might be more than relevant for ecosystem restoration and nature conservation. It also seems to be of particular interest for ecological evaluation within the framework of ecological compensation, as it should enable to consider those unaccounted or missing species. However, dark diversity, as it is defined in Pärtel et al. (2011), cannot answer all the questions raised by biodiversity assessment, essentially because temporal dynamics and human influence are missing.

What we propose here is to extend the approach and think ecological assessment according to a different vision of biodiversity, the 'potential biodiversity', which we believe deserves to become a major point of offset evaluations. Potential biodiversity would involve not only a static vision, i.e. what is potentially present today, but also a dynamic one, i.e. what could probably or possibly be tomorrow considering both environmental and human effects.

Potential biodiversity: the expected, the probable and the possible

We call 'potential biodiversity' the set of species that belong to the local species pool (sensus Pärtel et al. 1996) and are expected to be found on a particular habitat type, at the present time and/or in the future (Fig. 2).

This voluntary broad definition encompasses several components.

Expected biodiversity includes all the species capable of coexisting in the study site at the present time, in other words, theoretically the observed, the undetected and the absent biodiversity (this latter would be Pärtel and colleagues' dark biodiversity).

Probable biodiversity includes those species supposed to inhabit the study site in the near future in case of natural or man-induced changes in biodiversity. It involves biological processes going from physiological to generational scales, in the order of the decade. The predictions realized are essentially based on biological, ecological and environmental parameters. Probable biodiversity does not take into account global changes but includes species disappearing due to extinction debt, or appearing due to ecological restoration.

Possible biodiversity encompasses species that may be found in a site in a far future, considering external drivers such as global change or landscape usage. Biological processes relate to generational scales, in the order of a few decades. Scenarios should be developed to answer 'what if' questions. What biodiversity would we see or would be impacted, if biological invasion risk strengthens? What if we carry on with current urbanization rates? What if local politics support certain activities?

Potential biodiversity: what next?

This shifting paradigm from 'observed and deterministic' to 'dynamic' biodiversity, as conceptually stimulating as it is, however raises important practical, ethical and scientific questions.

Adaptability and applicability

In practical terms, adopting a potential biodiversity approach would mean to maximize efforts, and partly shift time and money from field inventories to ecological modeling. As a matter of fact, most of the funds dedicated to biodiversity assessment are spent to look for very specific species, sometimes unsuccessfully (detection bias). On the contrary, predictive ecology, based on distribution models, niche modeling (Elith & Leathwick 2009), would consider biodiversity without preconceptions and without restricting to species diversity. However, even if predictive ecology would add value to the on-ground assessments, it could not replace them. Indeed, field inventories remain important for finest assessments on specific targets (e.g., assessment of a population structure or a conservation status of a threatened

species), to adjust and improve modeling data (e.g. habitat areas) and for monitoring offset measures.

With regard to already existing evaluation methods, such as rapid assessment methods (RAMs – Wardrop et al. 2007; Fennessy et al. 2007; Gibbons & Freudenberger 2006), potential biodiversity appears as a complementary and different approach. RAMs have been described as cost savings approaches in the context of biodiversity offset, with the possibility, at constant budget, to perform less taxonomic expertise but larger areas than more quantitative methods (Fennessy et al. 2007). However, RAMs are defined for specific habitats (e.g. wetlands; Fennessy et al. 2007) and most habitats do not have any RAM. Furthermore, RAMs are often based on references or benchmarks (e.g., habitat-hectare method that compares a forest with a 'benchmark' which is a mature and long-undisturbed forest; Parkes et al. 2003), that are not always transposable from a region or a country to another. Contrary to many RAMs, potential biodiversity would apply to any ecosystems and would not use benchmarks, or a few indicators of key ecosystem functions, but would rather enlarge the biodiversity measurements from the local ecological and human context.

Pro-active compensation

Sticking to the facts, in many cases, biodiversity offsets involve land management or restoration, for which biodiversity assessment do not have much predictive power and for which short-term objectives are set. Is it rational or relevant to set and keep compensation goals that far in the future, without considering local usages or global changes? In this regard, potential biodiversity may be seen as a pro-active approach to compensation.

From a political and ethical viewpoint, adopting such a pro-active compensation, although needed to anticipate offset measures given the rapid changes (e.g., land-use, climate change) that strongly modify ecosystem structure, goes along with tricky, if not uncomfortable, questions. For instance, what would be the best strategy to conserve a species in the next decades given the on-going climate change projections? Should we offset species for which ecological niche modeling indicate that species are locally destined to decline or even extinct due to shifts in distribution (e.g. Peterson et al. 2002; Thuiller et al. 2005; Thomas et al. 2006; Devictor et al. 2012)? Revisiting Noe's ancient dilemma, still a burning issue today, should we compensate for rare or emblematic species, or give priority to more common species, strongly influencing ecosystems' structure and function (Gaston 2011), and for which sustainable persistence could be more realistic given the need to combine ecological and human systems (e.g. agri-environment schemes, Kleijn et al. 2006)? How should the money

be allocated between different components of biodiversity? How to decide where to put the pointer among the several filters defining potential biodiversity (Fig. 2)?

Conceptual and scientific needs

Considering the scientific viewpoint may shed some light on this latter question and turn it into where we can put the pointer instead of where we should put it.

Despite major advances in the field of ecological science, common conservation and biodiversity quantification mostly rely on taxonomy, suggesting that our level of knowledge and understanding of natural systems is still insufficient to address the questions raised by management. Even at the finest organization levels such as the species level, uncertainty and fundamental gaps exist for some taxonomic groups (Clark & May 2002). In addition, ecological systems are complex systems driven by contingency and environmental laws, and characterized by emergence, non-linearity and unpredictability (Boero et al. 2004; Cadenasso et al. 2006). However, this fundamental uncertainty should not necessarily lead us to inaction but rather encourage the development of new and alternative frameworks to put science into practice and deal with uncertainty.

In this regard, post-normal science (Ravetz 2006) may represent a useful framework to solve urgent (environmental) problems characterized by uncertainty at every level, and for which current scientific knowledge may be inadequately developed or comprehensive (Francis & Goodman 2009). Decision-making and nature conservation rely on an extended peer-community with a wide diversity of skills, perceptions, understanding and priorities.

In this regard, evidence-based approaches (EBA) may offer another basis for decision-making in nature conservation (Pullin & Knight 2003). Relying on enhanced information flow between scientists and practitioners, evidence- rather than experienced-based management plans are another set of solutions to be investigated.

During the past ten years, scenario planning (Peterson et al. 2003) has developed to describe temporal dynamics, the possible future trajectories of biodiversity, and guide ecosystem management (Pereira et al. 2010). These approaches require a collaborative work and interdisciplinarity at several levels. The process must obviously involve scientists, from various disciplines, as well as managers, policymakers and other relevant stakeholders (Peterson et al. 2003). In addition, scenario construction requires modeling ecological processes and functioning (Pereira et al. 2010) and highlights several challenges ecologists need to focus on. For instance, scaling across spatial scales, from knowledge at fine-scale (e.g. population) to extrapolation at larger management scales (e.g. landscape), still remains

challenging despite significant advances and development (Urban 2005). Another delicate task is the coupling of different kinds of models, from niche and succession models to trophic and climatic ones, involving different grain and extent (Elith & Leathwick 2009), and raises again the question of combining scales, both spatially and temporally.

Conclusion

Potential biodiversity is a stimulating concept to initiate a transition from a traditional deterministic vision of biodiversity to a dynamic one, which is lacking in biodiversity assessment. Applied to biodiversity offsets, using potential rather than observed biodiversity involves an analysis across spatial and temporal scales as well as an inclusion of human influence and dynamics. This type of approach is more than necessary in semi-natural ecosystems already bearing human footprint, but also, and maybe even more, for natural systems, expected to be strongly affected by urbanization and biodiversity loss in the next decades.

Acknowledgements

We acknowledge funding by the *Direction R&D* of *Bouygues Construction*, as well as two affiliates, *DTP Terrassement* and *Bouygues Travaux Publics*.

References

Alig, R.J., Kline, J.D. & Lichtenstein, M. (2004). Urbanization on the US landscape: looking ahead in the 21st century. *Landscape Urban Plan.*, **69**, 219-234.

BBOP (2009). Business, biodiversity offsets and BBOP. An overview. Available from http://bbop.forest-trends.org/.

Boero, F., Belmonte, G., Bussotti, S., Fanelli, G., Fraschetti, S., Giangrande, A., Gravili, C., Guidetti, P., Pati, A., Piraino, S., Rubino, F., Saracino, O.D., Schmich, J., Terlizzi, A. & Geraci, S. (2004). From biodiversity and ecosystem functioning to the roots of ecological complexity. *Ecol. Comp.*, **1**, 101-109.

Boulinier, T., Nichols, J.D., Saue,r J.R., Hines, J.E. & Pollock, K.H. (1998). Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology*, **79**, 1018-1028.

Bruun, H.H. (2000). Deficit in community species richness as explained by area and isolation of sites. *Div. Dist.*, **6**, 129-135.

Burgin, S. (2008). BioBanking: an environmental scientist's view of the role of biodiversity banking offsets in conservation. *Biodiv. Cons.*, **17**, 807-816.

Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A. & Grove, J.M. (2006). Dimensions of ecosystem complexity: heterogeneity, connectivity and history. *Ecol. Comp.*, **3**, 1-12.

CBD (1992). Convention on Biological Diversity. Available from http://www.biodiv.org/convention.

Cam, E., Nichols, J.D., Sauer, J.R., Hines, J.E.& Flather, C.H. (2000). Relative species richness and community completeness: birds and urbanization in the Mid-Atlantic states. *Ecol. App.*, **10**, 1196-1210.

Choi, Y.D. (2004). Theories for ecological restoration in changing environment: Toward 'futuristic' restoration. *Ecol. Res.*, **19**, 75-81.

Clark, J.A. & May, R.M. (2002). Taxonomic bias in conservation research. *Science*, **297**, 191-192.

Clements, F.E. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Publication 242. Carnegie Institution of Washington, Washington, DC.

DeLong, D.C. Jr (1996). Defining biodiversity. *Wildlife Soc. Bull.*, **24**, 738-749.

Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, A., Reif, J., Roy, D.B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Van Strien, A., Van Turnhout, C., Vermouzek, Z., WallisDeVries, M., Wynhoff, I.& Jiguet, F. (2012). Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nat. Clim. Change*, **2**, 121-124.

Elith, J. & Leathwick, J.R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **40**, 677-697.

Elphick, C.S. (2008). How you count counts: the importance of methods research in applied ecology. *J. App. Ecol.*, **45**, 131-1320.

European Economic Community (EEC) (1992). Council directive 92/43EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. Official Journal L206:7–50.

Fennessy, S., Jacobs, A.D. & Kentula, M.E. (2007). An evaluation of rapid methods for assessing the ecological condition of wetlands. *Wetlands*, **27**, 543-560.

Forman, R.T.T. & Deblinger, R.D. (2000). The ecological road-effect zone of a Massachusetts (U.S.A.) suburban highway. *Cons. Biol.*, **14**, 36-46.

Fox, J., & Nino-Murcia, A. (2005). Status of Species Conservation Banking in the United States. *Cons. Biol.*, **19**, 996-1007.

Francis, R.A. & Goodman, M.K. (2009). Post-normal science and the art of nature conservation. *J. Nat. Cons.*, **18**, 89-105.

Gaston, K.J. (2011). Common ecology. *BioScience*, **61**, 354-362.

Gibbons, P. & Freudenberger, D. (2006). An overview of methods used to assess vegetation condition at the scale of the site. *Ecol. Manage. Rest.*, **7**, S10-S17.

Gibbons, P. & Lindenmayer, D.B. (2007). Offsets for land clearing: no net loss or the tail wagging the dog? *Ecol. Manage. Rest.*, **8**, 26-31.

Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, **396**, 41-49.

Hanski, I. (2005). Landscape fragmentation, biodiversity loss and the societal response. *Eur. Mol. Biol. Org. rep.*, **106**, 388-392.

Harper, D.J. & Quigley, J.T. (2005). No net loss of fish habitat: A review and analysis of habitat compensation in Canada. *Env. Manage.*, **36**, 343-355.

Keddy, P. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J. Veg. Sci.*, **3**, 157-164.

Kleijn, D., Baquero, A., Clough, Y., Díaz, M., De Esteban, J., Fernández, F., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Jöhl, R., Knop, E., Kruess, A., Marshall, E.J.P., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., Verhulst, J., West, T.M. & Yela, J.L. (2006). Mixed

biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. *Ecol. Let.*, **9**, 243-254.

Klimkowska, A., Van Diggelen, R., Bakker, J.P. & Grootjans, A.P. (2007). Wet meadow restoration in Western Europe: A quantitative assessment of the effectiveness of several techniques. *Biol. Cons.*, **140**, 318-328.

Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M. & Steffan-Dewenter, I. (2009). Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends Ecol. Evol.*, **24**, 564-571.

Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**, 433-438.

McKinney, M.L. (2002). Urbanization, biodiversity and conservation. *BioScience*, **52**, 883-890.

Millenium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and human well-being. Scenarios.* Island press, Washington, DC.

Minghong, T., Li, X., Xie, H. & Lu, C. (2005). Urban land expansion and arable land loss in China – a case study of Beijing – Tianjin – Hebei region. *Land Use Policy*, **22**, 187-196.

Mouquet, N., Matthiessen, B., Miller, T. & Gonzalez, A. (2011). Extinction debt in source-sink matacommunities. *PLoS ONE*, **6**, 1-9.

Nichols, J.D., Boulinier, T., Hines, J.E., Pollock, K.H. & Sauer, J.R. (2008). Inference methods for spatial variation in species richness and community composition when not all species are detected. *Cons. Biol.*, **12**, 1390-1398.

Nitschke, C.R. (2008). The cumulative effects of resource development on biodiversity and ecological integrity in the Peace-Moberly region of Northeast British Columbia, Canada. *Biodiv. Cons.*, **17**, 1715-1740.

Parkes, D., Newell, G. & Cheal, D. (2003). Assessing the quality of native vegetation: The 'habitat hectares' approach. *Ecol. Manage. Rest.*, **4**, S29-S38.

Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K. & van der Maarel, E. (1996). The species pool ad its relation to species richness: Evidence from Estonian plant communities. *Oikos*, **75**, 111-117.

Pärtel, M., Szava-Kovats, R. & Zobel, M. (2011). Dark biodiversity; shedding light on absent species. *Trends Ecol. Evol.*, **26**, 124-128.

Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarrés, J.F., Araújo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., Chini, L., Cooper, H.D., Gilman, E.L., Guénette, S., Hurtt, G.C., Huntington, H.P., Mace, G.M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R.J., Sumaila, U.R. & Walpole, M. (2010). Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science*, **330**, 1496-1501.

Peterson, A.T., Ortega-Huerta, M.A., Bartley, J., Sánchez-Cordero, V., Soberón, J., Buddemeier, R.H. & Stockwell, D.R.B. (2002). Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, **416**, 626-629.

Peterson, G.D., Cumming, G.S. & Carpenter, S.R. (2003). Scenario planning: a tool for conservation in an uncertain world. *Cons. Biol.*, **17**, 358-366.

Prokop, G., Jobstmann, H. & Schönbauer, A. (2011). Overview of best practices for limiting soil sealing or mitigating its effects in EU-27. Available from http://ec.europa.eu/environment/soil. Accessed 14 November 2012.

Pullin, A.S. & Knight, T.M. (2003). Support for decision making in conservation practice: an evidence-based approach. *J. Nat. Cons.*, **11**, 83-90.

Quétier, F. & Lavorel, S. (2011). Assessing ecological equivalency in biodiversity offset schemes: key issues and solutions. *Biol. Cons.*, **144**, 2991-2999.

Ravetz, J.R. (2006). Post-normal science and the complexity of transitions towards sustainability. *Ecol. Comp.*, **3**, 275-284.

Sang, A., Teder, T., Helm, A & Pärtel, M. (2010). Indirect evidence for an extinction debt of grassland butterflies half century after habitat loss. *Biol. Cons.*, **143**, 1405-1413.

Sudol, M.F. & Ambrose, R.F. (2002). The US Clean Water Act and habitat replacement: Evaluation of mitigation sites in Orange County, California, USA. *Env. Manage.*, **30**, 727-734.

ten Kate, K., Bishop, J. & Bayon, R. (2004). Biodiversity Offsets: Views, Experience, and the Business Case. Gland (Switzerland): IUCN and Insight Investment. Available from http://cmsdata.iucn.org/downloads/bdoffsets.pdf/.

Thomas, C.D., Franco, A.M.A. & Hill, J.K. (2006). Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends Ecol. Evol.*, **21**, 415-416.

Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B., Martin, T. & Prentice, I.C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *PNAS*, 102, 8245-8250.

Tilman, D., Balzer, C., Hill, J. & Befort, B.L. (2011). Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *PNAS*, **108**, 20260-20264.

Tishew, S., Baasch, A., Conrad, M.K. & Kirmer, A. (2010). Evaluating restoration success of frequently implemented compensation measures: results and demand for control procedures. *Rest. Ecol.*, **18**, 467-480.

Urban, D.L. (2005). Modeling ecological processes across scales. *Ecology*, **86**, 1996-2006.

Wardrop, D.H., Kentula, M.E., Stevens, D.L., Jensen, S.F. & Brooks, R.P. (2007). Assessment of wetland condition: an example from the upper Juniata watershed in Pennsylvania, USA. *Wetlands*, **27**, 416-431.

Wolters, M., Garbutt, A. & Bakker, J.P. (2005). Salt-marsh restoration: evaluating the success of de-embankments in north-west Europe. *Biol. Cons.*, **123**, 249-268.

Zedler, J.B. & Callaway, J.C. (1999). Tracking wetland mitigation: do mitigation sites follow desired trajectories? *Rest. Ecol.*, **7**, 69-73.

Zobel, M. (1997). The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence. *Trends Ecol. Evol.*, **12**, 266-269.

Legends

Figure 1: Environmental filters structuring communities. Filters, related to different spatial – from the continent to the station – and temporal – from geological to physiological times – scales, successively drive species distribution and co-existence in the ecosystem (Adapted from Lortie et al., 2004 and Zobel, 1997).

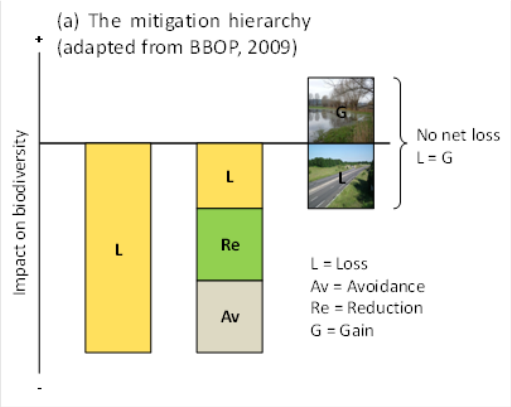
Figure 2: Defining potential biodiversity. From the strictly observed biodiversity, accounting for potential biodiversity in ecological assessment results in enlarging the vision of biodiversity by considering both environmental and human related effects. Overcoming the first parameter, detectability, is expected to strongly increase the quantity or type of biodiversity identified on the study site. The other parameters, from stochasticity to global changes may have positive or negative effects on biodiversity. For example, integrated agriculture or ecological restoration may increase biodiversity while the fragmentation of source-sink landscapes may increase the number of sink patches (e.g. ecological traps, Robertson & Hutto, 2006). Likewise, climate changes may favor the development of invasive species or induce shifts in species distribution.

Box 1: Biodiversity offsets to reach no net loss

a) The mitigation hierarchy – In many countries, offset policies require that developers adopt a three-step mitigation hierarchy: first they must avoid impacts on biodiversity (Av), second reduce them (Re), and finally compensate (G) residual impacts (L) that could not be prevented (BBOP 2009).

A key (and tricky) question – Ecological equivalency between residual losses on the impacted area, and gains generated by compensation on one or several areas, is a fundamental question stressed by the mitigation hierarchy. A robust assessment of ecological equivalency needs to consider indicators, baselines, time-related issues and uncertainty (Quétier & Lavorel 2011).

b) L = G, a fragile equilibrium – Solving the L = G equation is challenged by the concept of potential biodiversity that highlights the current uncertainty in biodiversity evaluation as well as on ecological equivalency between losses and gains.



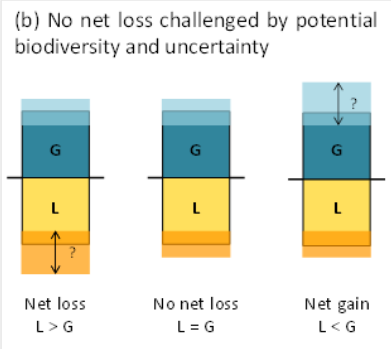


Figure 1

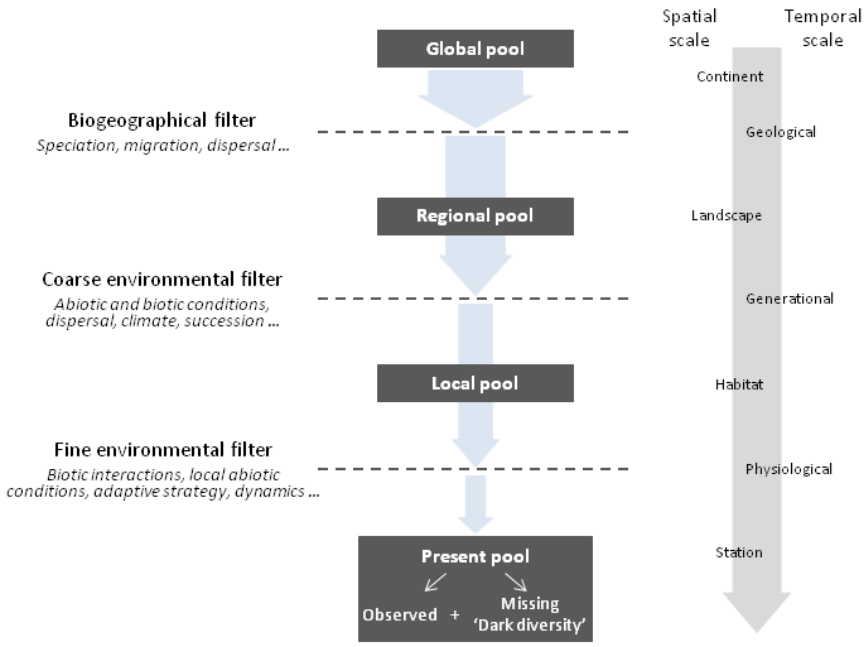
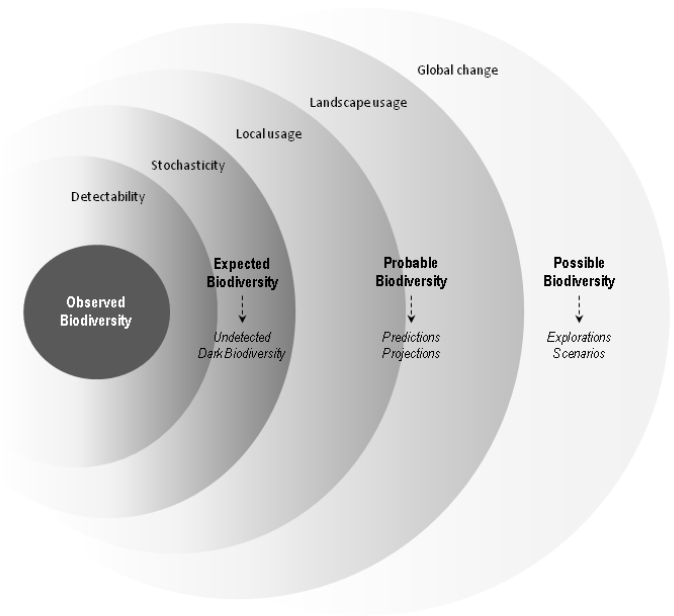


Figure 2



Article 7

Achieving no net loss of biodiversity through offsets: the French touch

Fabien Quétier - Baptiste Regnery - Harold Levrel

2013

(En preparation)

Achieving no net loss of biodiversity through offsets: the French touch.

Fabien Quétier[1,2], Baptiste Regnery[3], Harold Levrel[4]

1: Biotope, 22 Boulevard Maréchal Foch, BP 58, 34140 Mèze, France

2: Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR 5553 du CNRS, Université Joseph Fourier, BP 53, 38041, Grenoble Cedex 09, France

3: Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR CNRS-MNHN-PARIS VI., 55 Rue Buffon, 75005 Paris, France

4: Centre de Droit et d'Economie de la Mer, UMR AMURE, IFREMER, BP70 F-29280 Plouzané, France

Target journal: Environmental Science and Policy (< 7000 words all inclusive)

Avertissement

L'article ci-dessous vise à apporter une réflexion critique sur les différentes innovations réglementaires et leurs correspondances avec l'objectif écologique de non-perte-nette en France. L'objectif est notamment d'identifier les besoins d'améliorations qui pourront être utiles au niveau national mais également à d'autres pays qui entreprennent d'instaurer la compensation dans leurs politiques publiques.

Cet article est en cours de préparation et les parties 3 et 4 sont encore incomplètes. Nous préparons également la Table 1 qui vise à mettre en perspective les innovations réglementaires au niveau français avec les objectifs écologiques d'une non-perte-nette. Les parties de textes en cours de rédaction sont indiquées en italique ("En cours de rédaction").

L'article est en préparation pour le journal Environmental Science & Policy.

Abstract:

Since offsetting for development impacts on the conservation status of protected species of fauna and flora was introduced in 2007, French regulations concerning the mitigation of development impacts have been progressively strengthened with offsets now required for impacts on forests, wetland functions and on green infrastructure (understood here as reservoirs of biodiversity connected by corridors). In 2012, legal requirements in terms of monitoring and effective implementation of measures aimed at avoiding, reducing and offsetting impacts were strengthened by making permits more explicitly conditional to on-the-ground outcomes of these measures.

The workability of these new requirements, which came out of national consultative process called *Grenelle de l'Environnement,* has come under scrutiny, not least because of their strong legal and financial implications for developers. In this context, several private and public organizations have investigated these issues, culminating in the formulation, in 2012, of official government guidance on implementing the mitigation hierarchy. In essence, these policy changes have created a regulatory framework aimed at achieving no net loss (NNL) of biodiversity, and preferably a net gain for currently threatened biodiversity and ecosystems.

We discuss what NNL means in this context, and highlight some of the technical and governance issues raised by the French approach to NNL. Our analysis shows that the French guidance, in spite of its laudable ambition, does not address the institutional arrangements and information needs that are necessary for effective implementation of offsets. As a result, the burden of designing and building these institutional arrangements is shifted down to local and regional permitting authorities, and developers themselves, both of which struggle to go beyond highly variable and often ineffective project per project approaches.

Key words

No net loss, biodiversity offsets, ecological compensation, EU Habitats Directive, European biodiversity strategy, environmental impact assessment, ecological equivalencies, France

1. Introduction

The headline objective of the EU's most recent Biodiversity Strategy (EC 2011) is to halt the loss of biodiversity and the degradation of ecosystem services by 2020, and to restore them as far as feasible. In this context, the European Commission announced an initiative under Target 2 of the Biodiversity Strategy '*to ensure there is no net loss of ecosystems and their services (e.g. through compensation or offsetting schemes)*' (EC 2011). Determining what no net loss (henceforth NNL) actually means and how offsetting can contribute to it will be critical to designing appropriate policy instruments for reaching the strategy's goals.

Offsets are defined as the last step in a sequence of avoiding, reducing and offsetting or repairing impacts on the environment that is known as the mitigation hierarchy. This hierarchy has been widely adopted as a key instrument for ensuring that environmental issues are properly accounted for in designing and implementing economic and social development policies, plans and projects (McKenney & Kiesecker 2009). In fact, the requirement to avoid, reduce and offset or repair impacts is central in much of the environmental legislation of the European Union (Jiricka & Pröbstl 2009, McGillivray 2012).

In France, the mitigation hierarchy was incorporated into environmental law in 1976 but offsets remained, for the most part, ignored or ill-applied until EU Directives were progressively transposed into French legislation from 2007 onwards (see Figure 1). This has drawn the attention of both developers and public authorities to previously neglected "ecological compensation" requirements (Quétier et al. 2012). In this context, the French government published guidance on the mitigation hierarchy which explicitly outlines NNL as its goal (MEDDE 2012). An increasing number of governments and private businesses have embraced NNL goals, and France's recent experience in this respect could bring valuable lessons.

Guidance on how to design offsets is now plentiful and the works of Business and Biodiversity Offsets Programme (BBOP) on achieving NNL of biodiversity through offsets are well grounded in the application of the mitigation hierarchy and the generation, on the ground, of measurable conservation "gains" that are not smaller than the "losses" incurred by the residual impacts of development projects. Generalizing the requirements outlined at the project level to achieve NNL across the board raises additional issues that must be tackled at the policy level.

We describe how NNL has been formulated in France's most recent environmental policy developments, and critically discuss how it addresses a number of technical and institutional challenges to implementation. We then discuss lessons learned for the design of NNL policies.

2. The path to NNL in France

The slow transposition of EU directives into French law (1992 – 2010)

As outlined above, the transposition of European directives has been a major driver in the recent reinforcement of the mitigation hierarchy in France. The EU directive 92/43/EC of May 21st 1992 (known as the 'Habitats Directive') was a major step for nature conservation in Europe (Ledoux et al. 2000). It has been transposed into French law progressively, from 1995 onwards (starting with law 95-101 of February 2nd 1995). Some of the directive's requirements concerning the mitigation hierarchy have however been transposed only since 2007.

Through its articles 12 and 16, the Habitats Directive conditions the possibility of impacting protected species of plants and animals (those listed in Annex IV of the Directive) to a set of requirements: that the impacting project be justified by reasons of overriding public interest (these reasons are listed in article 16[1]), that no alternatives exist to the project, and that allowing the impacts does not preclude the reaching or maintaining a favourable conservation status of the impacted species (European Commission 2007a). European Commission (2007a) guidance states that "*the net result of a derogation should be neutral or positive for a species*" (page 62). Maintaining a favourable conservation status of the impacted species fits the definition of NNL, and offsets are in fact suggested by the guidance as a way of achieving NNL: "*even though compensation measures are not mentioned in Article 16, and are as such not obligatory*" they may be envisaged under Article 12(1)(d) "*in case of deterioration or destruction of breeding sites and resting places*" and they *"would have to (i) offset the negative impact of the activity under the specific circumstances (at population level), (ii) have a good chance of success and be based on best practice, (iii) guarantee a species' prospects of achieving [favourable conservation status], and (iv) be effective before or at the latest when deterioration or destruction of a breeding site or resting place starts to take place*" (page 63).

In France, article 16 of the Habitats Directive was only transposed through article 86 of Law 2006-11 of January 5th 2006 and, until 2007, no procedure existed in France for allowing impacts on species of 'community interest', and their habitats (except for scientific purposes). The actual motivation for introducing derogations into French law was to allow government shootings of wolves (*Canis Lupus*, L.), a protected species which was (and still is) generating conflicts with the sheep rearing industry since the species recolonized the French Alps in the 1990s (Conseil Constitutionnel 2012). The subsequent decree of February 19th 2007 set up a procedure to grant exemptions to the strict protection of species whereby, if necessary, mitigation and offset measures must be taken in favour of the impacted species to ensure there is no decrease in its conservation status. As showed in Figure 1, these changes have led to a steady increase in the number of derogation procedures under article 16 of the Habitats Directive.

The Habitats Directive also conditions consent for impacts on the Natura 2000 network to a two-step process described in its articles 6(3) and 6(4): on the basis of an appropriate assessment of the implications of a plan or project for reaching the conservation objectives of a Natura 2000 site, a project with adverse effects on the integrity of the site can be allowed for overriding reasons of public interest, if there are no alternatives to the project, and if compensatory measures are adopted that ensure that the overall coherence of the Natura 2000 network is protected (European Commission 2007b). In this case, NNL applies to the overall coherence of the Natura 2000 network (McGillivray 2012).

On June 2nd 2008, the European Commission took France to court for not complying with the requirements of articles 6(3) and 6(4) of the 'habitats' directive (case C-241/08). In response, France reformed its legislation through law 2008-757 of August 1st 2008.

The Grenelle de l'Environnement and the reform of EIA (2007-2012)

In this context of increased pressure to adequately transpose EU environmental legislation, a national consultative process called "Grenelle de l'Environnement" was launched on May 2007, bringing together representatives from government and civil society (trade-unions, business, nature conservation NGOs, etc.). Through law 2010-788 of July 12th 2010, it led, among other thing, to two important sets of reforms concerning the mitigation of development impacts on biodiversity. First, planning instruments aimed at incorporating landscape-level connectivity criteria into land-use and infrastructure planning (known as *trames vertes et*

bleues, which can be translated as 'green and blue veins') were set-up. Second, the requirements for assessing impacts of projects, plans and programs were reformed together with enforcement capabilities.

This reform of EIA procedures came into force on June 1st 2012 bringing major changes for citizens, developers, decision-makers:

- **Scope:** The scope of EIA was expanded to cover every project 'likely to have a significant effects on the environment or human health, with this likelihood being examined on a case-by-case basis instead of being based on a budget threshold of 1.9 M€. The reform established a list of projects (in type, size, and location) for which EIA is always required as well as a list of exemptions (available in article R.122-2 of the French Environmental Code).
- **Cumulative impacts:** The requirement to assess the cumulative impact of the project with those of all other known projects has been strengthened. Environmental authorities must provide a list of all "known projects". Project proponents can now provide a preliminary assessment to request official guidance on the expected content and level of detail of the final EIA document required to seek consent for their project.
- **Legally binding mitigation measures:** Permits granted on the basis of an EIA must now include the mitigation measures presented in the EIA document, including avoidance, reduction and compensation or offset measures (with their associated cost). This makes mitigation measures legally binding.
- **Monitoring:** The permit must now also include a monitoring plan regarding the adequate implementation and on-the-ground effects of mitigation measures. Monitoring results must be communicated to the environmental authorities.
- **Compliance:** Through Ordinance 2012-34 of January 11th 2012, mitigation measures must be controlled by environmental authorities and a system of administrative penalties applies in the case of failure to implement mitigation measures detailed in the permit.

The 2012 reform of EIA generalizes developers' liabilities regarding measures aimed at mitigating their environmental impacts. Together with the 2007 changes concerning impacts on protected species, these reforms have generated considerable uncertainty for developers and public authorities, especially regarding the nature and cost of offset measures.

Offsets are legally defined as measures that '*aim to offset the significant negative effects, direct or indirect, of the project that could not be avoided or sufficiently reduced. They are implemented in priority on the damaged site or in proximity to it, so as to ensure its functionality through time. They must ensure that the environmental quality of habitats is globally maintained or, if possible, enhanced*' (article R.122-14-I of the French Environmental Code).

In order to clarify how this is to be interpreted by developers, permitting authorities and their stakeholders, the French government formulated a guidance document that details how the mitigation hierarchy is to be applied. We detail below how offsets are dealt with in this guidance.

Biodiversity offsets as defined in the 2012 French government guidance

The 2012 guidance states that "*implementation of the mitigation hierarchy is intended to conserve the overall environmental quality of habitats, and if possible to achieve a net gain, in particular for degraded habitats, taking into account their sensitivity and general goals for achieving good conservation status of these habitats"* (MEDDE 2012, our translation). This is where the guidance explicitly states NNL as the policy goal.

It defines the notion of environmental quality, and its assessment as "good" or "degraded" in reference to specific sectorial policies: *"favourable conservation status of natural habitats and wild species of fauna and flora, good ecological and chemical status of water bodies, good ecological status of marine waters, good functionalities of ecological connexions…)*" (MEDDE 2012, our translation).

This definition is consistent with the definitions of NNL and biodiversity offsets given by BBOP in their 2012 standard. These definitions do not, however, immediately clarify several of the key issues in designing, implementing and enforcing offset policies (reviewed among others by McKenney & Kiesecker 2009, Wissel & Wätzold 2010, Quétier & Lavorel 2011, Pilgrim et al. 2013). The French government sought to clarify some of the issues regarding offsets by stating in its guidance that:

- Offset measures must restore environmental quality of the impacted biodiversity to a level **at least equivalent** to its initial level and if possible a better state, in particular for degraded habitats, because of their sensitivity and because of broader objectives regarding their good ecological status. It is the project proponent's responsibility to fit into a net gain

approach to offsetting impacts. The concept of environmental quality and how it is measured will depend on sectorial policies and regulations: conservation status of species and habitats, good ecological and chemical status of water bodies, etc.).

- Offsets measures must be **feasible** and project proponents must assess the technical feasibility of reaching the measures' ecological goals, estimate the associated costs for the planned duration of the measures, ensure that the measures can in fact be implemented on the planned site, define the institutional set-up, and suggest a detailed time-line.
- Offset measures must be **timely** and no irreversible damage must be done before offset measures are in place. Exceptions can be made when it is demonstrated that they do not compromise the efficacy of the offset measures.
- Offset measures must be **performance-based**, with stated and measurable ecological goals, associated with protocols for monitoring their effectiveness (*was action taken?*) and efficacy (*dit it work?*).
- Offset measures must be **additional to existing or planned public policy targets** for biodiversity and ecosystems. They can complement these policies but not substitute them. Accelerating the implementation of a planned policy can be considered as additional on the basis of a precise implementation plan. The French doctrine also explicitly states that no stacking of offsets is allowed.
- The outcome of offsets measures must be **of sufficient duration**, and proportional to the duration of impacts. This can be achieved through the purchase of land on which to implement offsets or through long-term contracts with land owners. This could require building working relationships with local stakeholders around offset sites.

Because it is still very recent, there is little feedback on the actual implementation of the recommendations spelled out in the 2012 guidance: development projects which are following the guidance are still in their early stages, especially concerning the actual implementation of offsets. In spite of the ambitions clearly exposed in the guidance, a lot of space is left to case-by-case assessments by local and regional environmental authorities in how they interpret the guidance and in what they can require from developed on the criteria listed above.

3. Achieving NNL of biodiversity through offsets: what's missing?

Developing a NNL policy implies mechanisms for defining offset requirements across projects, addressing cumulative impacts, making the right knowledge and know-how available, and designing legal and financial mechanisms for implementing offsets and ensuring that the expected outcome – NNL – is achievable and achieved. These requirements are listed in Table 1. We discuss them below, and use the French NNL policy as a running example to establish how it stands relative to these requirements.

Scope: which residual impacts are "significant" enough to require offsetting?

The current debate on no net loss and offsets in France is focused on impacts caused by development (urban expansion, infrastructure, and industrial projects, including renewable energy, extractive industries), in the context of permitting procedures. Human activities that cause losses of biodiversity but for which permits are generally not required (e.g. farming and forestry practices or fisheries) fall through the cracks. By the design, the French NNL policy should therefore be understood as aiming for NNL of biodiversity to urbanization, industry and infrastructure.

Regulatory obligations in France cover a wide range of biodiversity and ecosystems (Figure 1) which are generally closely intertwined through ecological processes (Regnery et al. 2013b). This does not mean that offsets are required everywhere, all the time. Deciding when offsets are actually required for NNL is critical (Pilgrim et al. 2013 – but see Regnery et al. 2013a). The mitigation hierarchy clearly means that for any given plan or project, a key first step to designing offsets is to establish whether any "significant" or "non-negligible" residual impact has or is actually likely to occur.

In designing and sizing offsets, the legal or conservation status of the affected species, natural habitat or ecosystem matters less than the degree to which it is impacted (le "loss") (Quétier & Lavorel 2011). The significance of the loss should be analysed against the current status and trends of the affected component of biodiversity. Although the 2012 French guidance recommends this approach, there is little publicly available data on the status and trends that can be fed into the offsetting process.

Addressing cumulative effects: first come - first served?

Cumulative effects result from the additive effects of several plans or projects within a region and encompass both direct (destruction, mortality, or loss of function) and indirect (displacement, reduced breeding success) effects (Buckley 1998, Nitschke 2008; Kiesecker et al. 2010; Masden et al. 2010; Hogan et al. 2012). Addressing cumulative impacts through a first come, first served permitting process sets the stage for progressively lowering the thresholds beyond which additional impacts can no longer be considered negligible (i.e. "death by a thousand cuts"). Although changes in the French EIA procedures have now detailed which other plans or projects must be taken into consideration at the project level, no recommendations have been made to ensure compatibility between the data or methods used for assessing impacts across projects. Accessing data from third party projects can also be tricky and developers are left to their own devices on this matter.

In addition to procedural difficulties, there are some critical gaps in knowledge: there is little information on the ecological thresholds against which to assess significance across projects, to establish whether or not a give impact is acceptable or requires offsetting. No formal process has been put in place in France to establish such thresholds ahead of project per project permitting but the spatial planning process could provide a framework for this (Kiesecker et al. 2010).

Equivalence: how are losses and gains measured and compared?

Different metrics will have to be used for different target components of biodiversity and ecosystems (for contrasting examples of offset metrics see Cole 2011 or Wilcox & Donlan 2007). Table 2 illustrates how these different equivalencies fit different definitions of sustainability and NNL policies will differ greatly in the scope and implementation depending on the level of sustainability they aim to address (Thompson 2002, Roach & Wade 2006, Levrel et al. 2012a).

Using highly specific, tailored, metrics, e.g. for species for species equivalence, means that decomposing an impact into losses affecting a wide range of specific components of biodiversity and ecosystems will lead to the joint use of multiple metrics. This generates complexity (and additional costs) for which developers and regulators are ill-prepared. The French 2012 guidance has not recommended any methodology for assessing equivalence but grouping components into broader categories (e.g. species sharing similar habitat

requirements), with their associated metrics (e.g. the characteristics of the shared habitat), could make assessing equivalence more straightforward, and ensure that wholly functional ecosystems are restored through offsets. Using a habitat or ecosystem-based approach is akin to bundling different ecosystem services, rather than stacking them. Robertson et al. (*in press*) argue convincingly that allowing a given restoration project to offset impacts on different components of biodiversity by distinct plans or projects (often called "credit stacking") may increase net losses of biodiversity across the board.

Of course, less specific equivalence metrics lend more flexibility to developers for finding adequate solutions to their offsetting obligations (Robertson 2004). Another issue is trading up: when strict equivalence is unlikely to be effective and yet development projects are still allowed to proceed with their impacts, impacts on a less valuable type of biodiversity could be offset through actions in favour of a more valuable type of biodiversity. Specific metrics need to be developed for such 'trading up' or 'like for better' offsets that make explicit the relative value of different biodiversity components among those for which such trading-up is considered acceptable (e.g. as developed in the UK pilot scheme on offsets and as documented in Florida by Levrel et al. 2012b). The French 2012 guidance does not address this issue and provides no guidance on the potential for using offsets as an innovative financing mechanism for biodiversity, or how this could be done in practice.

Feasibility: where, when, and how to achieve biodiversity gains?

Offsets aim to provide "gains" that are at least equivalent to the "losses" caused by impacts but such gains depend on our ability to shape a population or an ecosystem in the desired direction. Offset success greatly depends on the specifics of the particular offset actions. The reliability, time-frame, and cost, of these projects for generating biodiversity gains are key issues for demonstrating the feasibility of a particular offset scheme.

The science base for designing and implementing ecological restoration, rehabilitation, or conservation actions is still young (Pullin & Knight 2009, Suding 2011). However, some general insight can be gained from restoration science and practice (Benayas et al. 2009, Maron et al. 2012, Moreno-Mateos et al. 2012). For instance, restoring degraded ecosystems is generally more likely to succeed, and more rapidly, than re-creating ecosystems because they are more likely to re-establish required and desired functions (Mitsch and Wilson 1996, Woodcock et al. 2011, Kozich and Halvorsen 2012, Moreno-Mateos et al. 2012). More 'gains

per unit area' doesn't always work out, and uncertainties surround the success of offsets must be factored into their design and sizing (see Pickett et al. 2013 for an example).

Focusing efforts on the underlying ecosystem properties and processes, rather than on targeted outcomes for a selection of species or indicators, is more likely to generate long term outcomes (e.g. McGregor et al. 2011). This questions the usefulness of highly targeted offset requirements, and hence highly specific NNL targets.

A favourable landscape context, such as one with nearby sources of propagules or without detrimental land-uses, often plays a key role in determining success (e.g. Fagan et al. 2008, Woodcock et al. 2010, Dalang & Hersperger 2012 – but see Hodgson et al. 2011). This means that offsets have to be located strategically, especially in relation to on-going conservation actions and protected areas, and that grouping offsets for several projects into one shared restoration project is more likely to be achieve NNL.

Biodiversity performance and guarantees: conservation is forever, but what about offsets?

The 2012 French guidance states that offsets have to be timely, and that they should remain in place for as long as the impacts. Irreversible impacts, such as those resulting from built infrastructure, would therefore require that the conservation outcomes of offsets be irreversible, i.e. last into perpetuity .

Offering adequate guarantees for this is difficult. In fact, there are several examples in France where developers seek consent for projects that will impact areas harbouring offsets for other, previous, development projects (Cozannet 2012). Although this is partly due to poorly defined liabilities and a lack of oversight by public authorities, it also reveals the absence of legal tools for ensuring that offsets are adequately protected, funded and monitored.

As well as the technical considerations above, guarantees must also be given concerning funding, governance, and the future of the offset sites beyond the duration for which developers will fund them. This means developing legal tools such conservation easements or requiring formal protected area status for offsets.

En cours de rédaction:

In its legal arsenal, France does not have conservation easements.

Building consensus on the fact that land will be put aside indefinitely for conservation can be difficult when this proceeds from a legal requirement on a development project rather than a stand-alone conservation policy.

Also, ensuring indefinite funding for the offsets requires innovative funding mechanisms such as trust funds

Finally, in a context of accelerated environmental change, permanent set asides might not be adequate solutions for achieving NNL (Bull et al. in press).

Losses and gains are to be assessed against a baseline level of biodiversity in the absence of the impact and the offset. Setting these baselines is often contentious, both scientifically (making projections of the future state of biodiversity is fraught with uncertainties) and legally (are developers liable for future third party actions that are outside their direct control?).

4. Discussion

France's NNL policy has been established very progressively since 1976, by building on a disparate set of sectorial policies (e.g. that target protected species of fauna and flora, natural habitats, wetlands, forests, etc. - Figure 1). The policy as it is spelled out in the 2012 guidance is ambitious. It has the potential to shift biodiversity issues from a second order consideration to a critical driver of public and private decisions concerning development and land planning, on par with other economic, social and political considerations. However, as our analysis shows, that ambition is not immediately operational: a number of critical elements are missing for offset requirements to effectively translate into concrete on the ground action and long term commitments to ecological performance.

In France, as elsewhere, building a comprehensive and workable no net loss policy has been a lengthy and winding political process. The preferred approach appears to have been "learning by doing", or rather "not doing". Although the French policy has taken on board a number of key requirements and lessons from international best practice for designing biodiversity offsets with the aim of achieving no net loss, it did not fully tackle the issue of implementation. Experience from the USA, Australia or Germany, shows that this is crucial for the success of offset policies in achieving no net loss.

The French guidance does not outline the institutional arrangements that could enable effective implementation (e.g. individual offsets, habitat banking, in-lieu fees or other financial compensation schemes), or the standards and performance criteria under which these arrangements will be designed and monitored. Possible providers of offsets are not identified, and possible certification and accreditation systems are not discussed. Little detail is provided on enforcement arrangements and the consequences of technical failures of offsets. The consequence of this is that the burden of operationalizing the guidance is being shifted from the national government to regional permitting authorities and then onto individual developers who must design their own solutions. This results in very heterogeneous (and unpredictable) implementation across projects and regions, and considerable difficulty in establishing whether no net loss will be achieved. Clear, consistent guidance is necessary to provide legal certainty and avoid delays, and to ensure that performance can be monitored and enforced.

We identify two key areas on which progress is urgently required: developing adequate institutions for implementing offsets, including landscape level strategies, and strengthening the knowledge base on which offset design and implementation is built.

Institutions

En cours de rédaction:

Securing long-term access to land for implementing offset measures (developing legal instruments for securing access to land for offsets (e.g. easements etc.))

Building partnerships with local nature conservation stakeholders

You need experienced professionals: IFC requires that independent expertise be involved in the design of offsets.

The science base

Demonstrating the feasibility of offsets requires a stronger evidence base (Sutherland et al. 2004, Hill & Arnold 2012). The science base can be fed by targeted scientific research projects but would also gain from feed-back on past and on-going applications. Such

mechanisms could help identify and understand failures and successes, e.g. through the monitoring of offset performance. Such monitoring must however be based on adaptive management principles where hypotheses are made and tested on the causes of success and failure. These principles have to be built into offset design and management.

Generating monitoring data is not enough however. The data has to be fed into a shared resource base, through a joint mechanism. Public authorities in charge of ensuring compliance with mitigation measures required under permits have a key role to play in building such a mechanism, and making the resulting knowledge available to the design and running of subsequent offset plans and actions.

Integrating NNL into nature conservation policies and planning

The 'green and blue vein' policy that was an outcome of the *Grenelle de l'Environnement* consultative process provides a useful framework for this. In such a framework, biodiversity offsets can contribute to combining a per-project approach to mitigating development impacts (under the responsibility of developers) with species- or habitat-centred conservation strategies developed at varying spatial scales, as promoted by Kiesecker et al. (2010), Dreschler et al. (2011) and Underwood (2011).

Inserting biodiversity offsets into a broader strategic framework for nature conservation provides greater assurances that the corresponding biodiversity gains will be relevant, and that they will be located in an adequate location relative to existing protected areas or future infrastructure and urbanization plans. While this is very positive, it also raises the question of their additionnality relative to existing nature conservation policies and competing sources of funding. Demonstrating additionnality requires that public policies be realistically included in the baselines used to assess losses and gains, as argued in the above section on metrics.

Ranking of the relative importance of different target biodiversity and ecosystem components is a complicated and politically sensitive task. It also requires input from science in terms of the relative state and trends of species, habitats or ecosystem functions, at adequate spatial and temporal scale: the presence here and now of a species or habitat type is often less relevant than the potential of a landscape's biodiversity to adapt to future changes in climate, land-use, and social values. It also requires the development of assessment tools to demonstrate the validity and robustness of nature conservation priorities to which offsets will be made to contribute.

Table 2 seems to indicate that trading up, because it makes substitutions between types of natural capital, is a looser form of sustainability. However, it shouldn't systematically be viewed as less desirable as it actually allows offset requirements to be leveraged for nature conservation, in order to achieve high priority goals and conserve or restore more valuable forms of natural capital. As such, offsets are often seen as a mechanism for increasing (private) funding aimed at nature conservation (Parker et al. 2012).

This issue also relates to scale issues. On a project-per-project basis, strict forms of equivalence makes sense, but at broader spatial scales, and when cumulative impacts must be addressed, trading up could make more sense.

Trading up also requires that decision makers (developers, public authorities and stakeholders in general) make explicit their value judgments on the relative importance of different conservation actions and opportunities. Reaching consensus on these can be difficult, especially when issues of cost (for developers), feasibility (for public authorities) and acceptability (for stakeholders) are included.

The cost of offsetting will drive developers to internalize these costs into their cost-benefit analysis and thus into the overall economics of the project, as well as their avoidance strategies.

The issue of value judgements doesn't just apply to situations of trading-up. As discussed earlier, defining which impacts require offsets also implies value judgements. This is where impacts are deemed acceptable.

5. Acknowledgements

The ideas in this paper greatly benefited from fruitful discussions in the working group on setting guidelines for applying the mitigation hierarchy in France, chaired by the Ministry of Environment, and discussions in the working group on no net loss, convened by the European Commission. Special thanks go to Delphine Morandeau, Marc Lansiart, Elen Lemaître - Curri and Michel Perret (French Ministry of Environment), Michel Echaubard, Serge Muller. Useful comments were provided by Denis Couvet, Nathalie Frascaria-Lacoste, Christian Kerbiriou and Damien Marage. We acknowledge funding by the *Mission Biodiversité* of the *Caisse des Dépots et Consignations*, the *Cluster Recherche Rhône Alpes*, the *PIR IngECOTech ''Ingénierie et equivalence''* and the *Conseil Général de l'Isère*. The research leading to these results has received funding from the European Union Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013) under grant agreement n°308393 "OPERAs".

All opinions expressed in this paper are strictly those of the authors and do not in any way represent the opinion of the above-stated working groups, the French Ministry of Environment, the European Commission, or the *Conseil National de Protection de la Nature*.

References

Barnaud, G. & Coïc, B, 2011. Mesures compensatoire et correctives liées à la destruction de zones humides – Revue bibliographique et analyse critique des méthodes. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 104 p.

BBOP. 2012a. Biodiversity Offset Design Handbook-Updated. Business and Biodiversity Offsets Programme, Washington, D.C., USA.

BBOP. 2012b. Standard on Biodiversity Offsets. Business and Biodiversity Offsets Programme, Washington, D.C., USA.

Benayas, J.M.R., Newton, A.C., Diaz, A. & Bullock, J.M. 2009. Enhancement of Biodiversity and Ecosystem Services by Ecological Restoration: A Meta-Analysis. Science, 325, 5944, 1121

Bensetitti F., Puissauve R., Lepareur F., Touroult J., Maciejewski L., 2012. Evaluation de l'état de conservation des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Guide Méthodologique. Available from inpn.mnhn.fr.

Briggs S. & Hudson M.D. 2013. Determination of significance in ecological impact assessment: past change, current practice and future improvements. Environmental Impact Assessment Review 38, 16-25.

Susie Brownlie , Nicholas King & Jo Treweek (2012): Biodiversity tradeoffs and offsets

in impact assessment and decision making: can we stop the loss?, Impact Assess.ment and Project Appraisal

Buckley R.C. 1998. Cumulative Environmental Impacts. In Porter L., Fittipaldi J.J. Environmental Methods Review: Retooling Impact Assessment for the New Century, pp XX

Bull, J.W., Shuttle, K.B., Gordon A., Singh, N.J. & Milner-Gulland, E.J., (2013): Biodiversity offsets in theory and practice. Oryx, *in press*.

Bull J.W., Singh, N.J. & Milner-Gulland E.J. (in press). Conservation when nothing stands still: moving targets and biodiversity offsets. Frontiers in Ecology and the Environment, *in press*.

Bullock, J.M., Aronson, J. Newton, A.C. Pywell, R.F. & Benayas, J.M.R. 2011. Restoration of ecosystem services and biodiversity: conflicts and opportunities. Trends in Ecology & Evolution 2011, 26.

Cardoso P. 2012. Habitats Directive species lists: urgent need of revision. Insect Conservation and Diversity 5, 169-174.

CGDD. 2011. Compétences et professionnalisation des bureaux d'études au regard de la qualité des études d'impact (évaluations environnementales). Rapport n°007411-01 Conseil Général de l'Environnement et du Développement Durable, MEDDE, Paris, France.

Chabran F. & Napoléone C. 2012. Les conditions du développement des banques d'actif naturels en France – Analyse du régime institutionnel de la première réserve d'actifs naturels française. Développement Durable et Territoires 3(1), on-line. URL: http://developpementdurable.revues.org/9199

Chevassus-au-Louis, B. (Ed.)., 2009. L'approche économique de la biodiversité et des services liés aux écosystèmes. Rapport du Comité d'Action Stratégique, Paris, France.

Coggan, A., Buitelaar, E., Bennett, J. & Whitten, S.M., 2013. Transferable mitigation of environmental impacts of development: Two cases of offsets in Australia, Journal of Environmental Policy & Planning, *in press*.

Cole S. 2011. Wind power compensation is not for the birds: an opinion form an environmental economist. Restoration Ecology 19(2), 147-153.

Conseil Constitutionnel 2012. Décision n°2012-269 QPC du 27 juillet 2012 – Commentaire. Conseil Constitutionnel, Paris, France, 7 p.

Craig, C.M., Kroeker, K. & Halpern, B.S. 2008. Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. Ecology Letters 11, 1304–1315.

Dalang, T. & Hersperger, A.M. 2012. Trading connectivity improvement for area loss in patch-based biodiversity reserve networks, Biological Conservation 148, 1-116.

Department for Environment, Food and Rural Affairs (DEFRA). 2011. Biodiversity offsetting. Technical paper: proposed metric for the biodiversity offsetting pilot in England. DEFRA, London, UK.

Drechsler, M., Eppink, F.V. & Wätzold F. 2011. Does proactive biodiversity conservation save costs? Biodiversity and Conservation 20, p.1045-1055.

EFTEC, IEEP, 2010. The use of market-based instruments for biodiversity protection - the case of habitat banking - Technical report to the European Commission.

ENVIROSCOP - CERE - SOGREAH - IN VIVO. 2011. Analyse de mesures compensatoires aux atteintes au patrimoine naturel - Recueil et analyse de cas. Rapport au MEDDTL, Paris, France

European Commission (EC). 2007a. Guidance document on the strict protection of animal species of Community interest under the Habitats Directive 92/43/EEC. European Commission, Brussels, Belgium

European Commission (EC). 2007b. Guidance document on Article 6(4) of the "Habitats Directive" 92/43/EEC. European Commission, Brussels, Belgium

European Commission (EC). 2011. Our life insurance, our natural capital: an EU biodiversity strategy to 2020. 3.5.2011. COM(2011) 244. European Commission, Brussels, Belgium

European Commission (EC). 2012. Questions and Answers on the Commission's proposal for the revision of EU law on environmental impact assessments. Available from http://ec.europa.eu/environment/eia/review.htm.

Fagan, K. C., Pywell, R. F., Bullock, J. M. and Marrs, R. H. 2008. Do restored calcareous grasslands on former arable fields resemble ancient targets? The effect of time, methods and environment on outcomes. Journal of Applied Ecology, 45: 1293–1303.

Harper, D.J. & Quigley, J.T., 2005. No net loss of fish habitat: a review and analysis of habitat compensation in Canada. Environmental Management 36(3), 343-355.

Hill, D., & Arnold, R. 2012. Building the evidence based for ecological impact assessment and mitigation. Journal of Applied Ecology 49, 6-9.

Hodgson, J. A., Moilanen, A., Wintle, B. A. & Thomas, C. D. 2011. Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. Journal of Applied Ecology 48, 148–152.

Hogan D.M., Labiosa W., Pearlstine L., Hallac D., Strong D., Heam P., Bemknopf R., 2012. Estimating the Cumulative Ecological Effect of Local Scale Landscape Changes in South Florida. Environmental Management 49, 502–515.

Hruby, T. 2009. Developing rapid methods for analysing upland riparian functions and values. Environmental Management 43(6), p.1219–1243.

IFC, 2012. Guidance note 6. Biodiversity Conservation and Sustainable Management of Living Natural Resources. January 01, 2012. International Finance Corporation, Washington, D.C., USA.

Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN), 2012. Online information containing statistics and environmental data in France (species, habitats, geology). Available from inpn.mnhn.fr.

Jiricka, A. & Pröbstl, U. 2009. One common way — The strategic and methodological influence on environmental planning across Europe. Environmental Impact Assessment Review 29, 379-389.

Kerchner, C., Honzák M., Kemkes R., Richardson, A., Townsend, J. & Rimmer C.C. 2010. Designing spatially explicit incentive programs for habitat conservation: A case study of the Bicknell's thrusth wintering grounds. Ecological Economics 69, 2108-2115.

Kiesecker, J.M., H. Copeland, A. Pocewicz, and B. McKenney, 2010. Development by design: blending landscape level planning with the mitigation hierarchy. Frontiers in Ecology and the Environment 8, 261-266.

Kozich, A.T., Halvorsen, K.E. 2012. Compliance with Wetland Mitigation Standards in the Upper Peninsula of Michigan, USA. Environmental Management 50, 97-105.

Ledoux, L., Crooks, S., Jordan, A. & Turner, R.K. 2000. Implementing EU biodiversity policy: UK experiences. Land Use Policy 17, 257-268.

Levrel H., Hay J., Bas A., Gastineau P. & Pioch S. 2012a. Coût d'opportunité versus coût du maintien des potentialités écologiques : deux indicateurs économiques pour mesurer les coûts de l'érosion de la biodiversité. Natures, Sciences, Sociétés 20, 16-29.

Levrel, H., Pioch, S. & Spieler, R. 2012b. Compensatory mitigation in marine ecosystems: which indicators for assessing the "no net loss" goal of ecosystem services and ecological functions? Marine Policy 36(6), 1202-1210.

Mace, G.M., Norris, K. & Fitter, A.H. 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multi-layered relationship. Trends in Ecology and Evolution 27(1), 19-26.

Masden, E.A., Fox, A.D., Furness, R.W., Bullman, R., & Haydon, D.T. 2010. Cumulative impact assessments and bird/wind farm interactions: developing a conceptual framework. – Environmental Impact Assessment Review 30, 1-7.

Maris, V., Mathevet, R. & Béchet A. 2010. Figures de style sur la destruction de la biodiversitéEspaces Naturels 29, 32.

Maron, M., Hobbs, R.J., Moilanen, A., Matthews, J.W., Christie, K., Gardner, T.A., Keith, D.A., Lindenmayer, D.B. & McAlpine, C.A. 2012. Faustian bargains? Restoration realities in the context of bodiversity offset policies. Biological Conservation 155, 141-148.

McGillivray, D. 2012. Compensating biodiversity loss: the EU Commission's approach to compensation under Article 6 of the Habitats Directive. Journal of Environmental Law, *in press*.

McGregor, A., Coffey, B., Deutsch, C., Wescott, G. & Robinson, J. 2011. What are the policy priorities for sustaining ecological processes? A case study from Victoria, Australia. Ecological Management & Restoration 12, 194–199.

McKenney, B.A. & Kiesecker, J.M., 2009. Policy Development for Biodiversity Offsets: A Review of Offset Frameworks. Environmental Management, 45(1), 165-176.

Michener W.K., Breshears D.D., Hunsaker C. & Wickland D.E., 2007. Professinal certification: increasing ecologists' effectiveness. Frontiers in Ecology and the Environment 5(8), 399.

Ministère de l'Écologie, du Développement Durable et de l'Energie (MEDDE), 2012a. Doctrine relative à la séquence éviter, réduire et compenser les impacts sur le milieu naturel

Ministère de l'Écologie, du Développement Durable et de l'Energie (MEDDE), 2012b. Guide « Espèces protégées, aménagements et infrastructures ». 58 p.

Mitsch, W.J., Wilson, R.F., 1996. Improving the success of wetland creation and restoration with know-how, time, and self-design. Ecological Applications 6, 77-83.

Moilanen A., van Teeffelen A.J.A., Ben-Haim Y., Ferrier S. 2009. How Much Compensation is Enough? A Framework for Incorporating Uncertainty and Time Discounting When Calculating Offset Ratios for Impacted Habitat. Restoration Ecology 17, 470–478

Morandeau D. & Vilaysack D. 2012. La compensation des atteintes à la biodiversité à l'étranger – Etude de parangonnage. Etudes et Documents 68. Conseil Général de l'Environnement et du Développement Durable, MEDDE, Paris, France.

Moreno-Mateos, D., Power, M.E., Comín, F.A. & Yockteng, R. 2012. Structural and Functional Loss in Restored Wetland Ecosystems. PLoS Biology 10(1): e1001247.

Morris, R.K.A., 2011. The application of the Habitats Directive in the UK: Compliance or gold plating? Land Use Policy 28, 361-369.

Nitschke C.R., 2008. The cumulative effects of resource development on biodiversity and ecological integrity in the Peace-Moberly region of Northeast British Columbia, Canada. Biodiversity and Conservation 17, 1715-1740.

Obermeyer, B., Manes, R., Kiesecker, J., Fargione, J., Sochi, K. 2011. Development by Design: Mitigating Wind Development's Impacts on Wildlife in Kansas. PLoS ONE 6(10), e26698

Parker C., Cranford M., Oakes N. & Leggett M. (ed.), 2012. The Little Biodiversity Finance Book, Global Canopy Programme; Oxford, UK.

Pfeifer, M., Disney, M., Quaife, T., Marchant, R. 2012. Terrestrial ecosystems from space: a review of earth observation products for macroecology applications. Global ecology and Biogeography 21(6), 603-624.

Pickett, E.J., Stockwell, M.P., Bower D.S., Garnham, J.I., Pollard, C.J., Clulow, J. & Mahony, M.J. 2013. Achieving no net loss in habitat offset of a threatened frog required high offset ratio and intensive monitoring. Biological Conservation 157, 156-162.

Pilgrim J.D., Brownlie, S., Ekstrom J.M.M., Gardner T.A., von Hase, A., ten Kate, K., Savy, C.E., Stephens, R.T.T., Temple H.J., Treweek, J., Ussher G.T. & Ward, G., 2013. A process for assessing the offsetability of biodiversity impacts, Conservation Letters, *in press*.

Pioch, S., Hay, J., Levrel, H., 2010. Faraway, so close : les enjeux de la marée noire DeepWater Horizon vus depuis la France. Natures, Sciences, Société 18, 305-308.

Pullin, A. S. & T. M. Knight. 2009. Doing more good than harm: building an evidence-base for conservation and environmental management. Biological Conservation 142, 931–934.

Pouzols F.M., Burgman M.A. & Moilanen A., 2012. Methods for allocation of habitat management, maintenance, restoration and offsetting when conservation actions have uncertain consequences. Biological Conservation 153, 41-50.

Quétier, F. & Lavorel, S. 2011. Assessing ecological equivalence in biodiversity offset schemes: Key issues and solutions. Biological Conservation 144(12), p.2991–2999

Rajvanshi, A., Brownlie, S., Slootweg, R. & Arora, R. 2011. Maximizing benefits for biodiversity: the potential of enhancement strategies in impact assessment. Impact assessment and project appraisal 29(3), 181-193.

Robertson, M., BenDor, T., Lave, R., Riggsbee, A., Ruhl, J.B., and Doyle M. in press. Stacking ecosystem services. Frontiers in Ecology and Environment, in press.

Robertson, M.M., 2004. The neoliberalization of ecosystem services: wetland mitigation banking and problems in environmental governance. Geoforum, 35(3), p.361-373.

Robinson, J.G., 2012. Common and conflicting interests in the engagements between conservation organisations and corporations. Conservation Biology 26(6), 967–977.

Rodriguez, J.P., Rodriguez-Clark, K.M., Baillie, J.E.M, Ash, N., Benson, J., Boucher, T., Brown, C., Burgess, N.D., Collen, B., Jennings, M., Keith, D.A., Nicholson, E., Revenga, A., Reyers, B., Rouget, M., Smith, T., Spalding, M., Taber, A., Walpole, M., Zager, I., Zamin, A.T. 2011. Establishing IUCN Red List Criteria for Threatened Ecosystems. Conservation Biology 25, 21-29.

Suding, K.N. 2011. Toward an era of restoration in ecology: successes, failures, and opportunities ahead. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 42, 465-487.

Sutherland, W.J., Pullin, A.S., Dolman, P.M. & Knight, T.M. 2004. The need for evidence-based conservation. Trends in Ecology and Evolution 19(6), p.305-308.

ten Kate, K., Bishop, J., Bayon, R.. 2004. Biodiversity Offsets: Views, Experience, and the Business Case. IUCN, Gland, Switzerland.

Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., Nowak., M. A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. Nature 371, 65–66.

Tischew, S. et al., 2010. Evaluating Restoration Success of Frequently Implemented Compensation Measures: Results and Demands for Control Procedures. Restoration Ecology, 18(4), p.467-480.

Underwood, J.G., 2011. Combining Landscape-Level Conservation Planning and Biodiversity Offset Programs: A Case Study. Environmental Management 47, p.121-129.

US Department of the Interior (US DOI). 2003. Guidance for the establishment, use and operation of Conservation Banks. USDA, Washington, D.C., USA. Available from http://www.conservationfund.org/sites/default/files/USFWS_banking_guidance.pdf

Villarroya, A. & Puig, J., 2010. Ecological compensation and Environmental Impact Assessment in Spain. Environmental Impact Assessment Review 30, 357-362.

Villarroya, A. & Puig, J. 2013. A proposal to improve ecological compensation practice in road and railway projects in Spain. Environmental Impact Assessment Review, *in press*.

Wende W., Herberg A., Herzberg A., 2005. Mitigation banking and compensation pools: improving the effectiveness of impact mitigation regulation in project planning procedures. Impact Assessment and Project Appraisal 23, 101-111.

Wilcox C. & Donlan J. 2007. Compensatory mitigation as a solution to fisheries bycatch – biodiversity conservation conflicts. Frontiers in Ecology and the Environment 5, 325-331.

Wissel, S. & Wätzold, F., 2010. A Conceptual Analysis of the Application of Tradable Permits to Biodiversity Conservation. Conservation Biology, 24(2), p.404-411.

Woodcock, B. A., Vogiatzakis, I. N., Westbury, D. B., Lawson, C. S., Edwards, A. R., Brook, A. J., Harris, S. J., Lock, K. A., Maczey, N., Masters, G., Brown, V. K. & Mortimer, S. R. 2010. The role of management and landscape context in the restoration of grassland phytophagous beetles. Journal of Applied Ecology 47, 366–376.

Woodcock, B. A., McDonald, A. W. & Pywell, R. F. 2011. Can long-term floodplain meadow recreation replicate species composition and functional characteristics of target grasslands? Journal of Applied Ecology 48, 1070–1078.

Tables and Figures

En cours de rédaction:

Table 1: Key requirements for No Net Loss policies based on offsetting of residual impacts on biodiversity and ecosystems and how they are addressed in France**.**

	Description	Substitution issue	Level of sustainability
1	Natural capital is destroyed	Net loss of biodiversity and wealth / well-being	Not sustainable
2	Natural capital is replaced by physical or human capital with maintenance of wealth	No net loss of wealth / well-being	Low sustainability (Pearce and Atkinson 1993)
3	Natural capital is replaced by other natural capital delivering different ecosystem services	No net loss of natural capital	Intermediate sustainability (Ekins 2003)
4	Natural capital is replaced by the same natural capital delivering the same type of ecosystem services	No net loss of ecosystem cultural, regulation, support, or provisioning services	Strong sustainability (Millennium Ecosystem Assessment 2005)
5	Natural capital is replaced by the same natural capital delivering identical ecosystem services	No net loss of specific ecosystem services	Strong sustainability (Roach and Wade 2006)
6	Natural capital is not replaceable	No loss of biodiversity	Not sustainable (no development)

Table 2: Different levels of sustainability (third column) imply different types of ecological equivalencies for substituting impact losses with offset gains (second column). No net loss as defined in BBOP (2012) and in the French Government's 2012 guidance on the mitigation hierarchy is consistent with strong sustainability (situation 5).

European legislation	French legislation	Target
Birds Directive of 2 April 1979 on the conservation of wild birds	- Natura 2000 network - Lists of protected species (Ministerial decrees: plants = 20 January 1982; animals = 2007*) - Ministerial decree of 19 February 2007 on the conditions for application and examination of derogations to the strict protection of species*	Birds and their habitats
Habitats Directive of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora		Protected species and their habitats (Annex II to IV) Remarkable habitats (Annex I)
Directive of 27 June 1985 on the assessment of the effects of certain public and private projects on the environment	- Law of 10 July 1976 on nature protection - Law of 10 July 2007* - Law of 10 July 2010* - Réforme des etudes d'impact??*	All biodiversity
Directive of 21 April 2004 on environmental liability with regard to the prevention and remedying of environmental damage.	Law n°2008-757 of 1 August 2008 on environmental liability*	All biodiversity
-	Law n°92-3 of 3 January 1992 on water	All biodiversity
-	Articles L311-1 et L311-4 of Forest Code about the clearing of woodlands	All biodiversity

Figure 1: Offset requirements apply to a wide range of issues in French environmental law.

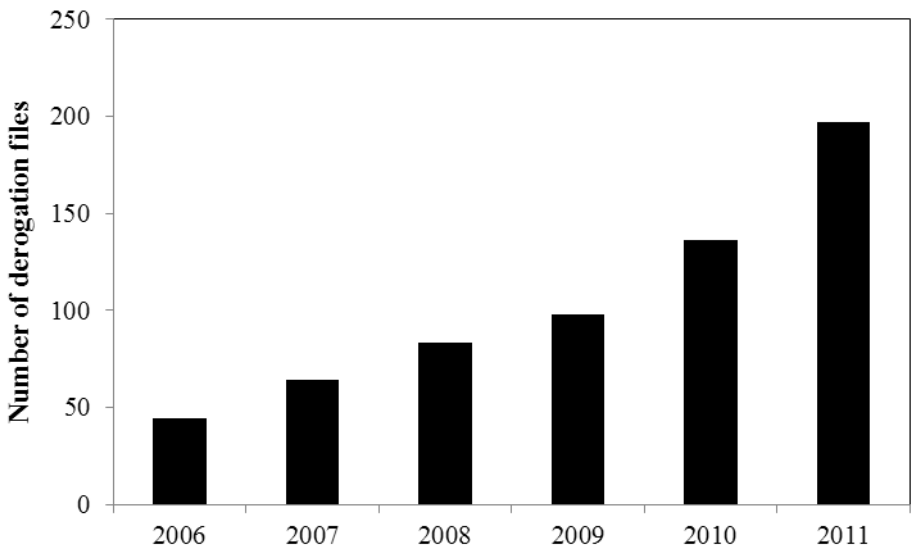


Figure 2: Number of derogation files transmitted to the French Ministry of Ecology between 2006 and 2011 (from data provided by the French Ministry of Ecology, 2012)

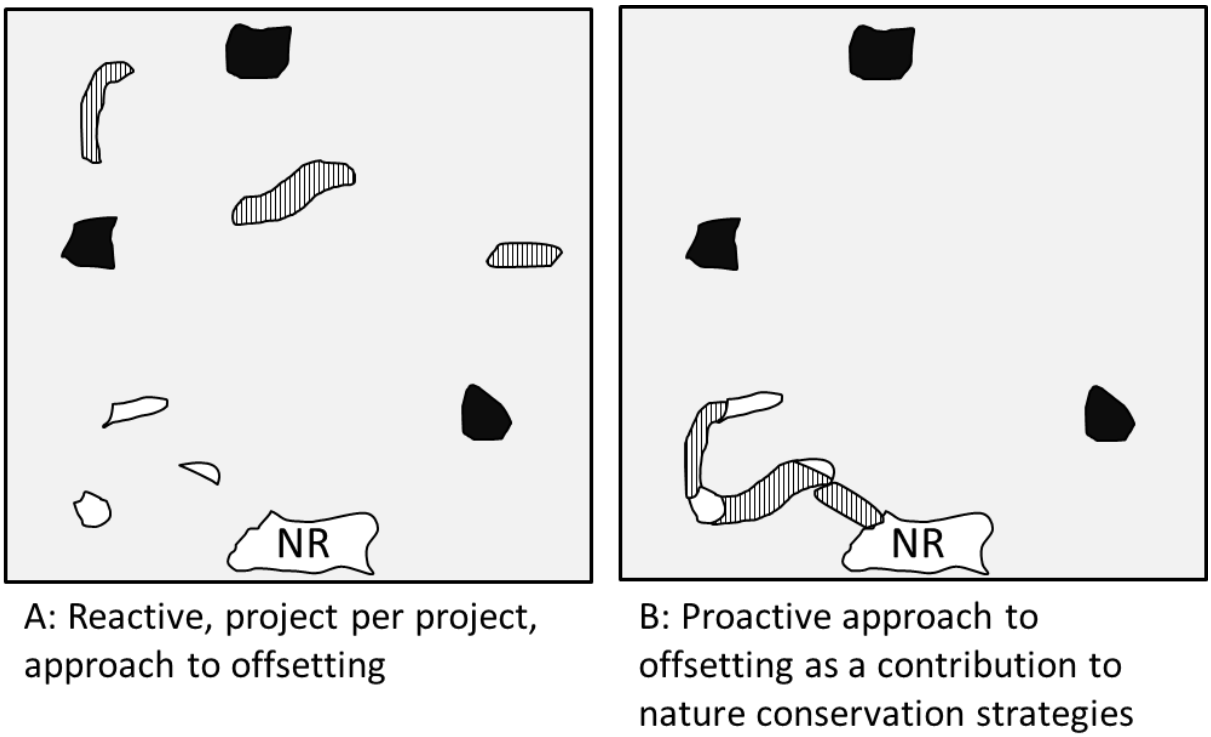


Figure 3: Illustrative maps of the currently dominant reactive approach (A) with the proactive approach (B) needed to ensure that new offsetting requirements generate long term positive outcomes for nature conservation. NR, in the white patch, stands for 'nature reserve' and illustrates the location of a pre-existing protected area. Black patches indicate development projects while crossed patches represent the location of offset actions.

Baptiste REGNERY

Les mesures compensatoires pour la biodiversité

Conception et perspectives d'application

Résumé

Le développement de nouveaux projets d'aménagement est une des causes majeures d'érosion de la biodiversité. Face à ce constat, de plus en plus d'Etats mettent en place des politiques de compensation pour tenter de concilier l'aménagement du territoire avec la conservation de la biodiversité. Cependant, les mesures compensatoires employées jusqu'à présent ont souvent été contestées au niveau écologique. L'objectif de la thèse est de renforcer les bases scientifiques de la conception des mesures compensatoires et de fournir des outils pour améliorer les pratiques. Pour cela, j'ai tenté de clarifier les bases théoriques de la compensation et d'identifier les paramètres importants à prendre en compte pour évaluer des pertes et gains écologiques. Ensuite, j'ai étudié les modalités de compensation pour les espèces protégées au niveau national. Ce travail a notamment permis de montrer que les équivalences taxonomiques étaient fortement influencées par les caractéristiques des sites impactés et que les compensations actuelles prenaient peu en compte les espèces communes et les fonctionnalités écologiques. Puis, j'ai étudié le potentiel indicateur des micro-habitats d'arbre en milieu forestier. Je montre que les micro-habitats permettent d'expliquer des variations taxonomiques et fonctionnelles chez les oiseaux et chiroptères. Ces résultats ouvrent des perspectives pour évaluer des trajectoires écologiques et pourraient aider à mieux concevoir les compensations en milieu forestier. Enfin, ce travail de thèse s'est poursuivi par la recherche de solutions pour mieux prendre en compte les enjeux spatiaux et temporels de maintien de la biodiversité à travers la compensation.

Mots-clés : biodiversité - projets d'aménagement - mesures compensatoires - équivalence écologique - indicateurs - forêt.

Abstract

Development projects are currently one of the greatest threats to biodiversity. In this context, an increasing number of States are implementing offset policies to reconcile development projects with biodiversity conservation. However, biodiversity offsets have been challenged until know, both conceptually and practically. This thesis aims to strengthen scientific bases in offset designing and to provide tools to improve offset practices. Therefore, I first attempted to clarify the concepts of biodiversity offset and to highlight the main parameters to assess ecological losses and gains. Secondly, I studied at a national scale how offset measures for protected species were designed at a national scale. Among several results, I showed that taxonomic equivalences were strongly influenced by characteristics of impacted sites. I also pointed that current offsets took little account of common species and ecological functions. Thirdly, I studied the indicator value of tree microhabitats in forest. I showed that tree microhabitats can explain taxonomic and functional variations among birds and bats. These results provide opportunities to assess ecological trajectories and could help to improve offset designing in forest ecosystems. Finally, I attempted to provide solutions to take better into account spatial and temporal issues of biodiversity conservation through offset.

Keywords: biodiversity - development projects - offset measures - ecological equivalence - indicators - forest.