

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

INFLUENCE DE LA STRUCTURE VÉGÉTALE ET DES STOCKS DE CARBONE SUR LA BIODIVERSITÉ  
MULTITAXONOMIQUE EN FORÊTS TEMPÉRÉES DU QUÉBEC

ESSAI ENV 8515

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

MAÎTRISE EN SCIENCE DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

RAIDA BENSEGHIR

OCTOBRE 2025

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce document diplômant se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév. 12-2023). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## Table des matières

<b>LISTE DES FIGURES.....</b>	<b>iv</b>
<b>LISTE DES TABLEAUX .....</b>	<b>v</b>
<b>RÉSUMÉ.....</b>	<b>vi</b>
<b>Introduction.....</b>	<b>1</b>
<b>Matériel et méthode .....</b>	<b>4</b>
1.1 Mesure des réservoirs de carbone.....	4
1.2 Caractérisation des strates végétales et de l'occupation du sol.....	7
1.3 Inventaires fauniques : insectes, oiseaux et chauves-souris .....	7
1.4 Analyse statistique .....	8
<b>Résultats.....</b>	<b>10</b>
1.1 Richesse en espèces contrastée entre les taxons .....	10
1.2 Pouvoir prédictif des variables selon les groupes taxonomiques.....	13
1.3 Performance des modèles multivariés par groupe taxonomique .....	14
1.4 Sensibilité différenciée des taxons aux variables environnementales .....	15
1.5 Interactions écologiques entre les stocks de carbone et les taxons.....	16
<b>Discussion .....</b>	<b>19</b>
1.1 Dominance de la composition botanique : une structure robuste, mais taxon-dépendant .....	19
1.2 Rôle contrasté des stocks de carbone dans la structuration des communautés .....	20
1.3 Les insectes comme bio-indicateurs fiables : forces et limites.....	21
1.4 La faible variance expliquée chez les chauves-souris : quels facteurs manquants ?.....	22
1.5 Implications pour la gestion durable des forêts tempérées .....	23
1.6 Limites de l'étude et voies de recherche futures.....	24
<b>Conclusion .....</b>	<b>26</b>
<b>APPENDICE A .....</b>	<b>28</b>
<b>APPENDICE B.....</b>	<b>30</b>
<b>APPENDICE C.....</b>	<b>33</b>

**APPENDICE D .....** ..... **36**

**BIBLIOGRAPHIE .....** ..... **37**

## **LISTE DES FIGURES**

Figure 1. Distribution de la richesse spécifique entre les sites pour chaque groupe taxonomique (Chauves-souris, Insectes, Oiseaux) ..... 11

Figure 2. Modèles de richesse spécifique pour les chauves-souris ( $R^2= 0,21$ ), les insectes ( $R^2= 0,91$ ) et les oiseaux ( $R^2= 0,38$ ). Les résidus ont été ajustés à l'aide d'une distribution de Poisson ..... 18

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Meilleurs modèles pour la richesse spécifique. Les résidus ont été ajustés à l'aide d'une distribution de Poisson. Codes de significativité : 0 '\*' 0,001 '\*\*' 0,01 '\*' 0,05 '! 0,1 '' 1\*\* ..... 12

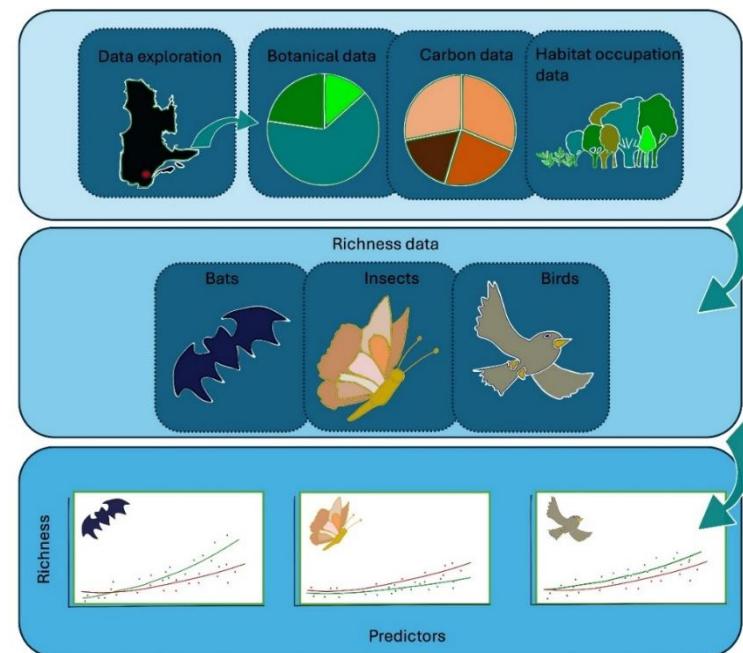
Tableau 2. Comparaison de modèles basée sur des variables prédictives botaniques, de carbone et d'occupation des sols. Les résidus ont été ajustés à l'aide d'une distribution de Poisson. Codes de significativité : 0 '\*' 0,001 '\*\*' 0,01 '\*' 0,05 '! 0,1 '' 1\*\* ..... 14

## RÉSUMÉ

L'équilibre entre séquestration du carbone et conservation de la biodiversité est un défi majeur pour la gestion forestière. Toutefois, les relations entre stocks de carbone et diversité biologique demeurent incertaines et varient selon les groupes taxonomiques.

Nous avons évalué la richesse spécifique des insectes, oiseaux et chauves-souris dans 27 à 33 placettes de forêts tempérées du sud du Québec. Trois ensembles de variables explicatives ont été testés : composition botanique, stocks de carbone de l'écosystème et occupation du sol dans un rayon de 1km. Des modèles linéaires généralisés (distribution de Poisson) ont été ajustés après filtrage des variables corrélées et de la colinéarité. La Variable dépendante est le nombre d'espèces observées (Richesse spécifique).

La composition botanique s'est révélée être le prédicteur le plus robuste, en particulier pour les insectes nocturnes volants ( $R^2 = 0,77$ ), suivis des stocks de carbone ( $R^2 = 0,73$ ). La richesse en insectes nocturnes volants, fortement sensible aux gradients de structure végétale et de carbone, a présenté la réponse la plus marquée par apport à l'ensemble des variables ( $R^2 = 0,91$ ). Les oiseaux (passereaux) étaient surtout liés aux habitats ouverts et humides ( $R^2 = 0,38$ ), alors que la diversité des chauves-souris était peu prédictée par les variables mesurées ( $R^2 = 0,21$ ). Les interactions entre stocks de carbone et biodiversité sont fortement



dépendantes du contexte et du taxon étudié. La complexité structurale et la diversité végétale favorisent généralement la biodiversité, alors que certaines pratiques visant à maximiser le carbone tel que l'augmentation de l'humidité et la densité élevée d'arbustes, peuvent être défavorables à certains groupes en particulier les insectes nocturnes volants. Ces conclusions tendent vers la nécessité d'une gestion différenciée et intégrée, conciliant séquestration du carbone et préservation multitaronomique pour garantir la multifonctionnalité des forêts tempérées.

**Mots clés :** Séquestration du carbone, biodiversité forestière, occupation du sol, gestion multifonctionnelle, indicateurs écosystémiques, insectes, oiseaux, chauves-souris.

## **Introduction**

La préservation de la biodiversité et l'atténuation du changement climatique font partie des principaux enjeux écologiques actuels. Les forêts assurent à la fois la fonction de puits de carbone et celle de réservoirs de biodiversité terrestre (Hurteau, 2021 ; Toivonen et al., 2023). L'estimation des stocks de carbone tant aériens que souterrains, est essentielle pour évaluer le potentiel de séquestration de ces milieux afin de mieux comprendre le lien entre les stocks de carbone et la richesse spécifique (Charmakar et al., 2021). Les stocks de carbone peuvent constituer un indicateur reflétant à la fois la structure des écosystèmes, la maturité de la végétation, la complexité verticale et la biomasse. Le carbone forestier peut servir d'indicateur de la qualité des habitats et de l'abondance des niches écologiques (Sabatini et al., 2021 ; Springer et al., 2024). Ceci lui permet d'être considéré comme un indicateur précieux pour la prédiction de la biodiversité à différents niveaux trophiques.

L'analyse conjointe entre les données d'inventaires botaniques et les caractéristiques de l'utilisation des terres dans un rayon de 1 km permet de contextualiser les relations potentielles entre le carbone et la biodiversité à l'échelle du paysage. Alors que la composition végétale constitue un bon indicateur de la disponibilité des ressources trophiques pour diverses espèces, la couverture terrestre donne des indications sur les pressions anthropiques et la configuration spatiale des habitats (Rodrigues et al., 2023). Ces deux variables sont souvent spécifiques à l'échelle ou au taxon étudié, limitant ainsi leur généralisation (Ampoorter et al., 2000 ; Burrascano et al., 2018). L'intégration de ces variables aux données des stocks de carbone fournit une approche pour l'identification des principaux facteurs agissant sur la biodiversité dans des paysages hétérogènes.

De nombreuses études à l'échelle mondiale ont précédemment démontré une corrélation positive entre les réservoirs de carbone et la richesse spécifique, particulièrement dans les forêts anciennes (Di Marco et al., 2018 ; Jung et al., 2021). À l'échelle régionale, cette relation s'affaiblit ou varie en fonction du contexte, selon divers facteurs tels que l'âge des peuplements, les modes de gestion ou encore le groupe taxonomique considéré (Sabatini et al., 2021 ; Cadieux et al., 2024). Des compromis locaux, tels que la réduction de la diversité du sous-bois au niveau des forêts à forte biomasse, sont susceptibles d'être observés (Ezquerro et al., 2024). Ces nuances soulignent l'importance des études à petite échelle pour éclairer des stratégies efficaces en matière d'aménagement du paysage et de conservation.

Nous avons émis l'hypothèse que le stockage du carbone est un indicateur plus fiable de la richesse des espèces dans les groupes taxonomiques (chauves-souris, insectes et oiseaux) que la composition botanique ou l'utilisation des terres. Cette hypothèse repose sur le fait que le stockage du carbone reflète les principales caractéristiques structurelles des écosystèmes, telles que la maturité de la végétation, la stratification verticale et la biomasse, qui favorisent un large éventail de niches écologiques (Ma et al., 2025 ; Pretzsch & Hilmers, 2023). Même si la composition botanique fournit des informations précieuses sur la diversité végétale et les traits fonctionnels, et que l'utilisation des sols exprime l'occupation spatiale et la dynamique des pressions subies par les espèces, ces variables ont souvent des impacts plus localisés ou spécifiques à un taxon (Pedroso et al., 2024 ; Vera et al., 2011). En revanche, le carbone fonctionne comme un indicateur écologique intégrateur, capturant de manière cohérente des aspects pertinents de la qualité de l'habitat à tous les niveaux trophiques. Notre objectif était de tester cette hypothèse en intégrant simultanément : (1) plusieurs niveaux trophiques, (2)

différents compartiments du carbone et (3) les caractéristiques botaniques ainsi que les caractéristiques du paysage à l'échelle d'une municipalité régionale de comté (MRC), qui est l'échelle fréquemment utilisée comme base pour la planification du développement durable. Cette approche vise à identifier les voies synergiques pour la séquestration du carbone et la conservation de la biodiversité en tenant compte des compromis possibles, tout en tenant compte des contingences écologiques propres à chaque région.

## **Matériel et méthode**

L'étude a été réalisée sur 27 parcelles forestières pour les insectes et sur 33 pour les oiseaux et les chauves-souris. Ces sites se trouvent dans cinq réserves de la Fiducie de conservation de l'écosystème de Lanaudière, au Québec (Canada), au nord-est de Montréal. La région de Lanaudière a été sélectionnée pour représenter un écosystème forestier tempéré typique du Québec dans des conditions peu perturbées. Ils sont couverts par des peuplements matures d'érables ( $> 80$  ans), de bouleaux (40-80 ans) et de sapins ( $> 60$  ans), poussant sur des sols organiques à minéraux. Les forêts matures ont été choisies pour leurs stocks de carbone élevés et leur complexité structurale.

Nous avons étudié la concordance entre les réservoirs de carbone, les caractéristiques forestières (végétales) et l'utilisation des terres (dans un rayon de 1 km autour de la parcelle forestière étudiée) en tant que prédicteurs de la richesse des espèces pour trois groupes taxonomiques, à savoir les insectes, les oiseaux et les chauves-souris. Ces groupes ont été sélectionnés car ils constituent des indicateurs fiables de la qualité écologique des écosystèmes forestiers.

### **1.1 Mesure des réservoirs de carbone**

Les réservoirs de carbone ont été mesurés dans chaque parcelle au cours des étés 2023 et 2024, conformément au protocole élaboré par Thiffault et al. (2011). Nous avons inventorié les différents compartiments de carbone de l'écosystème afin d'obtenir une vision globale des stocks de carbone et de prendre en compte leurs interconnexions, puisque ces compartiments sont liés et influencent ensemble le fonctionnement de l'écosystème. Les arbres matures (diamètre à hauteur de poitrine  $> 9$  cm) ont été recensés sur l'ensemble de la parcelle de 400 m<sup>2</sup>, ce qui comprenait l'identification des espèces, la localisation de chaque individu et la mesure du

diamètre à hauteur de poitrine. Les arbres plus petits (diamètre à hauteur de poitrine < 9 cm) ont été recensés de la même manière dans une sous-parcelle circulaire de 50 m<sup>2</sup> (rayon = 3,99 m). Les débris ligneux grossiers (diamètre > 3 cm) ont été recensés le long d'un transect de 10 m partant du centre de la parcelle, tandis que les débris fins (1,1–3 cm) ont été recensés entre 5 et 10 m de ce transect, ce qui comprenait la mesure de leur taille et la détermination de leur classe de décomposition.

Le calcul de la biomasse aérienne a été estimé en fonction de l'espèce et du diamètre à hauteur de poitrine (DHP) à l'aide du package `allodb` dans R (version 0.0.1.9000) (Gonzalez-Akre et al., 2021). La biomasse racinaire a été calculée à partir de la biomasse des tiges selon les équations de Cairns et al. (1997). La biomasse des débris ligneux a été calculée selon les méthodes mises au point par l'Inventaire forestier national du Canada (NFI, 2016). Le calcul de la biomasse des petits débris consiste tout d'abord à déterminer le volume de débris ligneux recensés, puis à calculer la biomasse en utilisant le coefficient de masse volumique du bois en kg/cm<sup>3</sup>, qui varie en fonction de la classe de décomposition moyenne attribuée. Pour le calcul de la biomasse des grands débris, il a été nécessaire de calculer le pourcentage de feuillus et de conifères pour chaque placette à l'aide des données des grands arbres. Ces pourcentages ont permis l'utilisation pondérée des coefficients de masse volumique en tenant compte de la composition en essences de la placette. Les concentrations de carbone de la biomasse aérienne, racinaire et des débris ligneux ont été déterminées à l'aide des facteurs de conversion établis par Lamlom et Savidge (2003). Dans l'ensemble, les concentrations de carbone des grands arbres (DHP > 9 cm) et des débris ligneux ont été estimées à 48 % et 51 % de la biomasse des espèces feuillues et conifères, respectivement,

tandis que les concentrations de carbone des racines et des petits arbres (DHP < 9 cm) ont été estimées à 50 % de la biomasse.

Les sols ont été échantillonnés à trois endroits par parcelle. La méthode consiste à creuser un pédon de 30 cm au centre de la placette et à découper un carré de sol (environ 20 cm × 20 cm) pour récolter la litière végétale (LV), les débris ligneux fins (DLF) et l'humus fragmenté/humifié (FH), en notant leur profondeur respective. À l'aide d'un tuyau de cuivre, deux échantillons sont prélevés par horizon observé (4 échantillons horizontaux), en notant leur profondeur et leur couleur avec la charte de Munsell, et un cinquième échantillon (vertical) est prélevé au fond du pédon pour atteindre environ 50 cm de profondeur d'échantillonnage, totalisant ainsi 5 échantillons de substrat minéral pour ce pédon. En plus de ce pédon central, deux stations supplémentaires sont échantillonnées de manière similaire : un carré est découpé, les DLF, LV et FH sont récoltés et leurs profondeurs notées, puis le substrat minéral de surface est prélevé à l'aide du tuyau de cuivre. Chaque station supplémentaire fournit 4 échantillons. Enfin, la pierrosité du sol est notée et le grand groupe du sol est estimé.

Pour les sols minéraux, la densité apparente a été mesurée en insérant un tube métallique de volume connu dans le sol afin de prélever un échantillon de sol non perturbé. L'échantillon a ensuite été séché dans un four pendant trois jours pour déterminer sa masse sèche. Le poids sec a été divisé par le volume du tube afin de calculer la densité apparente du sol. Un sous-échantillon a été tamisé (2 mm), puis broyé (<60 µm), et compressé sous forme de pastilles en vue d'analyser le carbone par un spectromètre d'émission atomique de plasma induit par un laser (Corosity Elemission Canada) (Cremers et al., 2001 ; Senesi et al., 2016). Les stocks de carbone du sol en Mg

C/ha ont ensuite été déterminés à partir des pourcentages de carbone mesurés en tenant compte de l'épaisseur et de la densité apparente.

### 1.2 Caractérisation des strates végétales et de l'occupation du sol

Un inventaire de la végétation a été réalisé dans un quadrat de 10 × 20 m, avec une caractérisation complète des strates végétales, y compris la couverture des espèces pour la strate arborescente (DHP > 10 cm), la richesse et la couverture des strates arbustives et herbacées, et l'inventaire des bryophytes pour la strate muscinale. Les arbres morts sur pied et les débris ligneux au sol (> 10 cm DHP) ont également été recensés lors de cet inventaire, ainsi que leur niveau de décomposition (Thiffault et al., 2011).

L'utilisation des sols a été cartographiée dans un rayon de 1 km autour de chaque parcelle. Elle comprend les forêts matures, les arbustes, les zones humides (marais, marécages, tourbières), les plans d'eau et les traces d'activités humaines (routes, agriculture, zones résidentielles, industries, autres infrastructures). La distance par rapport à l'infrastructure linéaire la plus proche (route principale, route secondaire, route tertiaire, ligne électrique à haute tension + voie de transport terrestre) a été mesurée.

### 1.3 Inventaires fauniques : insectes, oiseaux et chauves-souris

Les insectes nocturnes volants ont été échantillonnés à l'été 2019 à l'aide de pièges Luminoc selon la méthode de Hébert et al. (2000), avec trois nuits consécutives de piégeage à raison d'une station par parcelle. Attirés par la lumière, les spécimens tombaient dans un récipient contenant une solution d'eau (45 %), de vinaigre (5 %) et d'alcool éthylique dénaturé (50 %). Les insectes

collectés ont ensuite été transférés dans une solution d'alcool à 80 % pour une conservation à long terme.

Les oiseaux spécifiquement les passereaux, ont été recensés à l'aide de la méthode des points d'écoute (Bibby et al., 1992 ; Verner, 1985) en utilisant une méthode de 10 minutes avec trois rayons concentriques, en mai-juin 2018 et 2023, avec deux répétitions par station.

Les relevés de chauves-souris ont été effectués du 19 juin au 22 juillet 2024 (pour un total de 33 nuits d'enregistrement, avec trois stations par nuit, soit un total de 99 nuits d'échantillonnage), conformément au protocole Fabianek (2017). Les détecteurs utilisés étaient des Anabat Express.

#### 1.4 Analyse statistique

Nous avons utilisé une approche de modélisation multivariée pour étudier les effets des variables botaniques, de l'utilisation des sols et des réservoirs de carbone sur la richesse de trois groupes taxonomiques : les insectes nocturnes volants, les chauves-souris et les oiseaux passereaux. Les analyses ont été menées séparément pour chaque groupe taxonomique, puis conjointement en utilisant tous les prédicteurs retenus pour l'ensemble des groupes. Toutes les analyses statistiques ont été réalisées dans R (version 4.3.0 : R Core Team, 2022), à l'aide des bibliothèques dplyr (version 1.1.3 ; Wickham et al., 2023), ggcormplot (0.1.4.1 ; Kassambara & Patil, 2023), MASS (version 7.3-58.2 ; Ripley et al., 2023), car (version 3.0-10 ; Fox et al., 2024), pedometrics (version 0.12.1 ; Samuel-Rosa et al., 2022), pscl (version 1.5.5 ; Jackman et al., 2023), stats (version 4.2.1 ; R Core Team, 2022) et ggplot2 (version 3.4.2 ; Wickham et al., 2023) R packages.

Afin de déterminer les meilleurs modèles par groupe taxonomique, nous avons procédé à une sélection des variables et à un contrôle de la colinéarité. Pour chaque groupe de variables explicatives (végétation, utilisation des sols, réservoirs de carbone), nous avons calculé des

matrices de corrélation de Pearson à l'aide du package R cor et les avons visualisées à l'aide du package R ggcrrplot afin d'identifier les corrélations linéaires fortes. Lorsque deux variables présentaient une corrélation absolue supérieure à 0,7, nous avons exclu celle qui était la moins pertinente sur le plan écologique ou la plus redondante (Dormann et al., 2013 ; Brun et al., 2020). Nous avons ensuite procédé à l'ajustement du modèle et au diagnostic de multicolinéarité. Nous avons ajusté des modèles linéaires généralisés (GLM) avec une distribution de Poisson à l'aide de la fonction glm du package MASS, en utilisant la richesse en espèces comme variable de réponse. La multicolinéarité entre les prédicteurs a été évaluée à l'aide du facteur d'inflation de la variance (VIF), calculé avec la fonction VIF du package car. Les variables dont les valeurs VIF étaient supérieures à 3 ont été supprimées à l'aide de la fonction stepVIF du package R pedometrics. Nous avons enfin procédé à une sélection et à une évaluation des modèles. Nous avons appliqué une sélection par étapes descendante, telle qu'implémentée dans la fonction step du package stats dans R, afin d'identifier les modèles les plus parcimonieux. Les performances du modèle ont été évaluées à l'aide du critère d'information d'Akaike (AIC) (Aho et al., 2014) et du pseudo-R<sup>2</sup> de McFadden, calculé à l'aide de la fonction pR2 du package pscl R. Les principaux prédicteurs de la richesse des groupes taxonomiques ont été visualisés à l'aide du package ggplot2 R.

Afin d'identifier les prédicteurs généraux de la richesse parmi les taxons, nous avons regroupé toutes les variables retenues dans les meilleurs modèles pour les oiseaux, les chauves-souris et les insectes. Nous avons ensuite construit un GLM combiné (distribution de Poisson) à partir de cet ensemble élargi de prédicteurs. Comme pour les modèles spécifiques aux taxons, nous avons vérifié la multicolinéarité, appliqué une sélection des variables par régression à recul, et évalué la qualité des modèles à l'aide de l'AIC et du pseudo-R<sup>2</sup> de McFadden.

## Résultats

Nous avons cherché à tester et à comparer le pouvoir explicatif de trois ensembles de prédicteurs (la composition botanique de la forêt, les stocks de carbone et l'utilisation des terres) sur la richesse en espèces de trois groupes taxonomiques : les chauves-souris, les oiseaux et les insectes dans les forêts tempérées. Même si la richesse taxonomique varie considérablement d'un groupe à l'autre, dans l'ensemble des résultats, le stockage de carbone est le deuxième prédicteur en matière de robustesse. Pour les insectes, par exemple, nos résultats révèlent que la richesse en insectes est bien expliquée par la composition botanique des forêts ( $R^2 = 0,77$ ) et les stocks de carbone ( $R^2 = 0,73$ ), tandis que les chauves-souris ( $R^2 = 0,23$ ) et les oiseaux ( $R^2 = 0,38$ ) présentent des modèles plus fiables avec la composition botanique. Ces résultats suggèrent que chaque groupe taxonomique répond de manière distincte aux différents indicateurs environnementaux considérés.

### 1.1 Richesse en espèces contrastée entre les taxons

La richesse en espèces varie de manière significative entre les groupes taxonomiques (figure 1). Les insectes présentent la plus grande diversité, avec une variabilité marquée entre les sites (écart-type élevé). Les oiseaux présentent une richesse intermédiaire et une distribution plus homogène, en accord avec leur association avec les zones humides et les strates herbacées (tableau 1). Les chauves-souris, en revanche, présentent une faible richesse et une variabilité limitée. Ces résultats indiquent que les insectes sont les meilleurs indicateurs de la variabilité entre les sites, alors que les oiseaux et les chauves-souris présentent une diversité moindre.

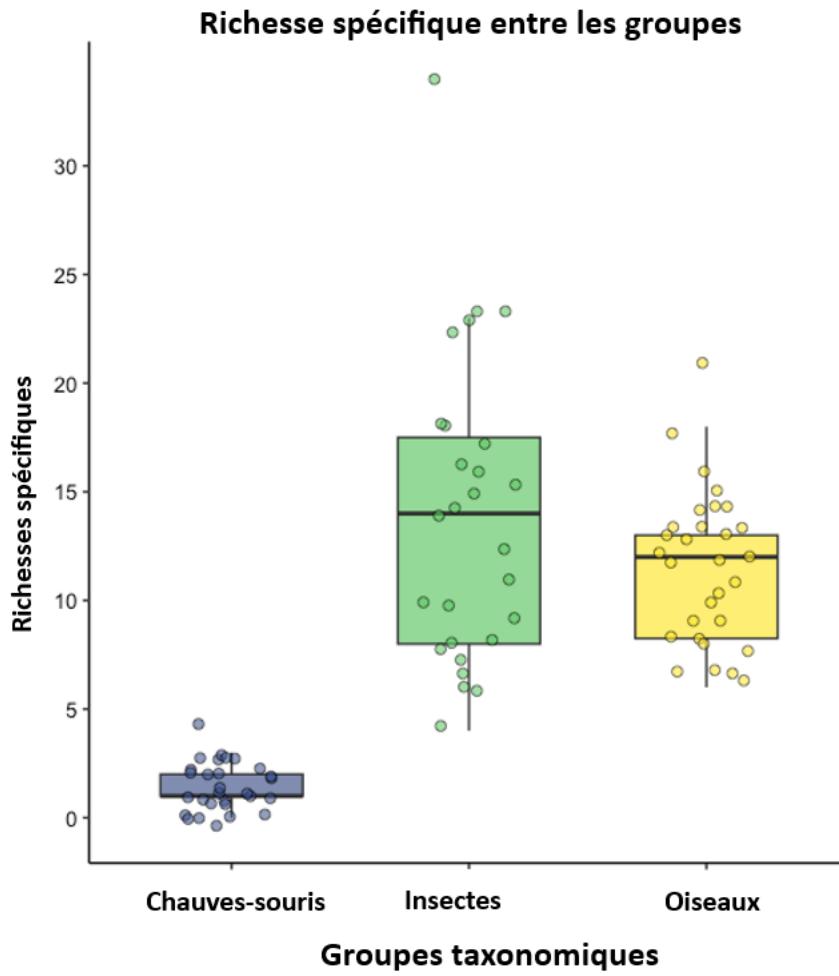


Figure 1. Distribution de la richesse spécifique entre les sites pour chaque groupe taxonomique (Chauves-souris, Insectes, Oiseaux).

La richesse en espèces d'oiseaux varie entre 10 et 25 espèces. Elle est principalement influencée par la couverture herbacée et l'étendue des zones humides, représentant 38 % de la variabilité (Tableau 1).

Les insectes présentent la plus grande richesse (10–30 espèces). Leur diversité dépend de multiples variables, dont la présence d'arbustes, l'humidité, le rapport carbone sol/hors-sol, le carbone de l'horizon 3 et 4, et la distance logarithmique par rapport aux infrastructures linéaires.

Toutes les variables montrent des effets significatifs (ex. : -0,456027 pour les arbustes,  $p = 0,000169^{***}$ ), avec des  $p$ -values très faibles, indiquant une forte influence sur la richesse en

insectes. Le modèle pour les insectes, avec un  $R^2 = 0,91$ , capture presque toute la variabilité, suggérant une forte réponse aux prédicteurs environnementaux inclus, tels que la structure de la végétation. Les deux variables liées au carbone émergent comme des prédicteurs significatifs : le rapport carbone sol/carbone hors-sol et la concentration en carbone des horizons 3 et 4 (Tableau1).

La richesse en espèces de chauves-souris reste faible (0–4 espèces). Elle est expliquée par le rapport grosses tiges/petites tiges et le nombre de strates végétales. Le faible pouvoir explicatif du modèle ( $R^2 = 0,21$ ) indique que seuls 21 % de la variabilité sont expliqués, ce qui suggère que d'autres facteurs non inclus dans le modèle pourraient influencer la richesse spécifique (Tableau1).

La comparaison entre les trois taxons indique que les insectes sont le groupe le mieux expliqué par les variables environnementales, suivis par les oiseaux et enfin les chauves-souris, qui doivent faire l'objet d'une étude plus approfondie.

Tableau 1. Meilleurs modèles pour la richesse spécifique. Les résidus ont été ajustés à l'aide d'une distribution de Poisson. Codes de significativité : 0 '\*' 0,001 '\*\* 0,01 '\*' 0,05 '' 0,1 '' 1\*\*

Groupe taxonomique	Modèle	Estimation	Valeur P	$R^2$
Chauves-souris	Y ~ Rapport grosse tige / petite tige Nombre de strates	-0.3613 0.4382	0.152 0.130	0.21
Oiseaux	Y ~ herbacé Totales des milieux humides	0.0103 0.0099	0.0150* 0.0203 *	0.38
Insectes	Y ~ arbustes et plante ligneuse variable binaire a 25 % Humide 1, Sec.0, mésique0.5 Carbone de l'horizon 3 et 4 Rapport carbone du Sol / carbone Hors sol Logarithme de la distance par apport a une infrastructure linéaire	-0.456027 -0.474994 -0.024524 0.070333 0.443690	0.000169 *** 0.004293 ** 0.002071 ** 0.006651 ** 0.004129 **	0.91

## 1.2 Pouvoir prédictif des variables selon les groupes taxonomiques

Le modèle pour les insectes montre un pouvoir explicatif exceptionnel ( $R^2 = 0,91$ ). Les modèles examinant chaque ensemble de prédicteur séparément indique que la richesse spécifique des insectes est dominée par la composition botanique ( $R^2 = 0,77$ ) devant le carbone ( $R^2 = 0,73$ ). L'occupation du sol ( $R^2 = 0,59$ ) est la moins prédictive (Tableau 2). Le rapport carbone sol/carbone hors-sol (Est. = 0,1265,  $p = 1,81e-08$ ) a un effet positif très significatif.

La richesse en oiseaux est modérément expliquée ( $R^2 = 0,38$ ), avec des contributions équilibrées de la composition botanique ( $R^2 = 0,33$ ) et de l'utilisation des terres ( $R^2 = 0,25$ ). La couverture herbacée a un effet positif significatif, tandis que le rapport arbre/arbuste montre une tendance négative non significative. La présence des milieux humides comme indicateur de l'occupation du sol a un effet positif significatif. Le carbone seul ( $R^2 = 0,15$ ) joue un rôle limité (Tableau 2).

Les modèles expliquent mal la richesse en espèces de chauves-souris ( $R^2 = 0,21$ ). Le meilleur prédicteur est la composition botanique, avec un  $R^2$  de 0,23, tandis que le stock de carbone ne prédit que 0,07 de la variabilité (Tableau 2).

La composition botanique apparaît comme la variable explicative la plus robuste pour tous les groupes étudiés, en particulier pour les insectes. Toutefois, son pouvoir prédictif diminue nettement pour les oiseaux et les chauves-souris. Les stocks de carbone, bien que moins efficaces dans l'ensemble, restent pertinents pour les insectes et peuvent être intégrés en tant qu'indicateurs complémentaires.

Tableau 2. Comparaison de modèles basée sur des variables prédictives botaniques, de carbone et d'occupation des sols. Les résidus ont été ajustés à l'aide d'une distribution de Poisson. Codes de significativité : 0 '\*' 0,001 '\*\*' 0,01 '\*' 0,05 '.' 0,1 '' 1\*\*

Groupe taxonomique	Modèle	Estimation	Valeur P	R <sup>2</sup>
<b>Données botaniques</b>				
Chauve-souris	Y ~ Rapport grosse tige / petite tige Nombre de strate	-0.3511 0.5356	0.1486 0.0672 .	0.23
Oiseaux	Y ~ herbacé Rapport Arbre / arbuste	0.010317 -0.032287	0.00618 ** 0.07660 .	0.33
Insectes	Y ~ arbres variable numérique 25 % arbustes et plante ligneuse Variable binaire 25 % Richesses spécifiques des arbres Richesses spécifiques herbacés, fourragères et lycopodes Humide 1, Sec 0, mésique0.5	-0.18563 -0.48432 -0.14743 -0.02290 -0.48448	0.030651 * 0.000188 *** 0.000695 *** 0.087644 . 0.000496 ***	0.77
<b>Carbone</b>				
Chauves-souris	Y ~ Horizon FH	-0.02036	0.15140	0.07
Oiseaux	Y ~ Horizon FH	-0.010593	0.0209 *	0.15
Insectes	Y ~ Carbone de l'horizon 3 et 4 Petits arbres Rapport carbone sol/ carbone hors sol	-0.020446 0.031040 0.126496	0.00465 ** 0.01423* 1.81e-08***	0.73
<b>Occupation des sols</b>				
Chauves-souris	Y ~ totale des milieux humides Logarithme de la distance par apport a une infrastructure linéaire	0.01855 -0.55280	0.1110 0.0908 .	0.19
Oiseaux	Y ~ totales des milieux humides	0.012254	0.00302 **	0.25
Insectes	Y ~ Logarithme de la distance par apport a une infrastructure linéaire	0.6771	2.11e-06 ***	0.59

### 1.3 Performance des modèles multivariés par groupe taxonomique

**Meilleurs modèles par compartiment pour la richesse en espèces.** Les modèles GLM ont révélé des schémas contrastés entre les groupes taxonomiques (Tableau 2). Pour les oiseaux, la richesse en espèces était positivement corrélée à la couverture herbacée ( $\beta = +0,01$ ,  $p < 0,01$ ) et à la présence de zones humides dans le paysage ( $\beta = +0,012$ ,  $p < 0,01$ ), mais négativement influencée par le carbone du sol (horizon FH ;  $\beta = -0,011$ ,  $p < 0,05$ ). Les insectes ont montré une forte réponse au rapport carbone sol/carbone hors-sol ( $\beta = +0,13$ ,  $p < 1e-08$ ), tout en étant sensibles à la

proximité des infrastructures ( $\beta = +0,68$ ,  $p < 1e-06$ ). En revanche, les chauves-souris ont été principalement affectées par la structure forestière (nombre de strates :  $\beta = +0,54$ ,  $p = 0,06$ ) et la fragmentation de l'habitat (infrastructures linéaires :  $\beta = -0,55$ ,  $p = 0,09$ ), avec un rôle marginal pour les stocks de carbone ( $R^2 = 0,07$ ).

**Meilleurs modèles pour la richesse en espèces.** Les meilleurs modèles révèlent des déterminants distincts de la richesse en espèces selon les groupes taxonomiques (Tableau 1). La richesse spécifique des chauves-souris est marginalement favorisée par le nombre de strates végétales ( $\beta = +0,44$ ,  $p = 0,13$ ), alors qu'elle est peu influencée par le rapport de la taille des tiges ( $\beta = -0,36$ ,  $p = 0,15$ ), ce qui peut se traduire par le rôle limité de la structure forestière ( $R^2 = 0,21$ ). La richesse spécifique des oiseaux est significativement corrélée à la couverture herbacée ( $\beta = +0,010$ ,  $p < 0,05$ ) et à la présence de zones humides ( $\beta = +0,0099$ ,  $p < 0,05$ ), ce qui met en valeur l'importance des habitats ouverts et humides ( $R^2 = 0,38$ ). Par contre, la réponse des insectes est contrastée, indiquant une forte aversion pour les peuplements arbustifs denses ( $\beta = -0,456$ ,  $p < 0,001$ ) et les sols riches en carbone ( $\beta = -0,025$ ,  $p < 0,01$ ), ainsi qu'une sensibilité marquée aux infrastructures ( $\beta = 0,444$ ,  $p < 0,01$ ). Ces résultats semblent bien explicatifs avec  $R^2 = 0,91$  (figure 2).

#### 1.4 Sensibilité différenciée des taxons aux variables environnementales

L'analyse des modèles de régression de Poisson révèle des effets variables entre les différents prédicteurs en fonction des groupes taxonomiques (figure 2). Les chauves-souris ( $R^2 = 0,21$ ) présentent le modèle le moins performant. La richesse spécifique des chauves-souris augmente avec le nombre de strates forestières (Estimate\_std = 0,301), indiquant une relation positive entre la complexité verticale de la végétation et la biodiversité, alors qu'elle diminue fortement avec le

rapport entre grosses et petites tiges (Estimate\_std = -0,583), indiquant une diminution de la richesse lorsque la proportion des grosses tiges est dominante.

Pour les insectes ( $R^2 = 0,91$ ), les prédicteurs ont les effets les plus significatifs. Des relations négatives sont observées avec la densité des arbustes ligneux (Estimate\_std = -0,181), l'humidité (Estimate\_std = -0,182) et la concentration de carbone dans les horizons 3 et 4 (Estimate\_std = -0,201). La richesse spécifique diminue avec l'augmentation de ces prédicteurs ; en revanche, elle augmente avec le rapport carbone sol/carbone hors sol (Estimate\_std = 0,115) et avec la distance aux infrastructures (Estimate\_std = 0,182), traduisant un effet favorable de l'éloignement des perturbations anthropiques et d'un équilibre dans la répartition du carbone entre compartiments.

Pour les oiseaux ( $R^2 = 0,38$ ), les facteurs favorables pour la biodiversité sont la couverture herbacée (Estimate\_std = 0,117) ainsi que la superficie des zones humides (Estimate\_std = 0,125).

Ces résultats soulignent le rôle des milieux ouverts et humides comme habitats importants pour la biodiversité des oiseaux.

Nos résultats mettent en valeur la sensibilité différenciée des taxons face aux facteurs environnementaux.

## 1.5 Interactions écologiques entre les stocks de carbone et les taxons

Contrairement à notre hypothèse initiale, la composition botanique l'emporte systématiquement sur le carbone pour les insectes et, dans une moindre mesure, pour les oiseaux et les chauves-souris. L'étude révèle des interactions contrastées entre les stocks de carbone et différents groupes taxonomiques. Chez les insectes, le rapport carbone du sol/carbone hors sol présente un effet significatif ( $\beta = 0,126$ ,  $p < 0,001$ ), avec une interaction négative avec l'humidité ( $\beta = -0,484$ ,  $p < 0,001$ ). Pour les oiseaux, une corrélation négative est observée avec le carbone de l'horizon

FH ( $\beta = -0,0106$ ,  $p = 0,021$ ). En revanche, aucune relation significative n'est détectée entre les variables de carbone et la richesse en chauves-souris.

L'intégration des trois ensembles de prédicteurs améliore considérablement les modèles. Le  $R^2$  pour les insectes passe de 0,77, lorsque le modèle ne prend en compte que la composition botanique, à 0,91, lorsque le modèle intègre également les stocks de carbone et l'occupation des sols dans un rayon de 1 km. Il en va de même pour les oiseaux, où le  $R^2$  passe de 0,33 à 0,38. Le fait que le stock de carbone capte d'autres dimensions de l'environnement que la composition botanique renforce la nécessité de les considérer comme des variables distinctes et non redondantes. Nos résultats indiquent que la combinaison de plusieurs types de prédicteurs augmente le niveau de prédiction.

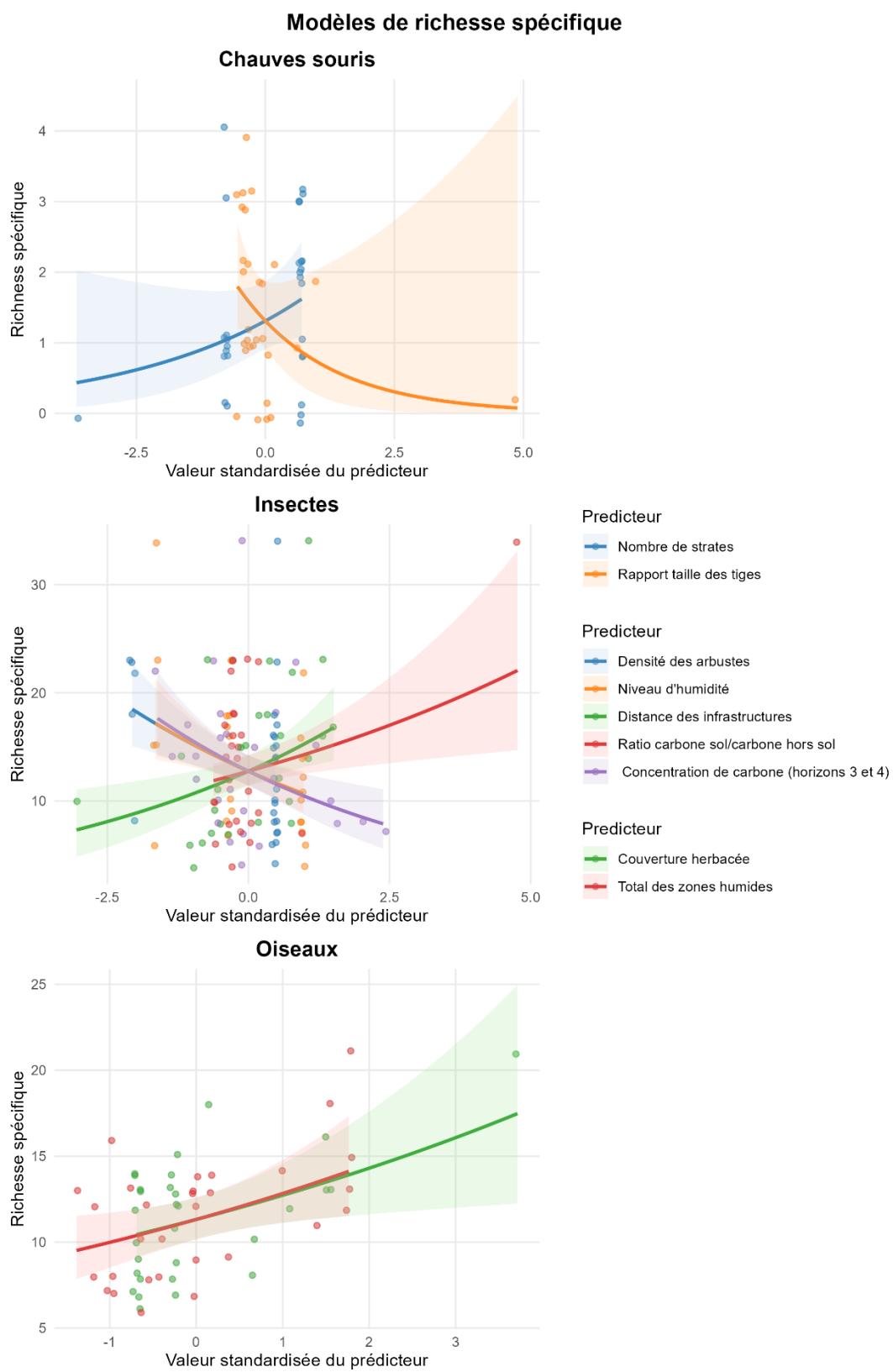


Figure 2. Modèles de richesse spécifique pour les chauves-souris ( $R^2= 0,21$ ), les insectes ( $R^2= 0,91$ ) et les oiseaux ( $R^2= 0,38$ ). Les résidus ont été ajustés à l'aide d'une distribution de Poisson.

## **Discussion**

Nos résultats montrent des relations complexes entre les stocks de carbone, les caractéristiques botaniques et la biodiversité, apportant des précisions essentielles au débat sur les interactions potentielles entre séquestration du carbone et conservation de la biodiversité (Strassburg et al., 2010). La variabilité des réponses selon les taxons et les compartiments de carbone confirme l'importance des spécificités locales, notamment la composition végétale et les caractéristiques abiotiques des sites déjà soulignées par Van der Sande et al. (2017). L'intégration de plusieurs prédicteurs améliore significativement la performance des modèles, ce qui met en évidence la complémentarité des différentes variables écologiques. Ces résultats indiquent que la prédiction de la biodiversité nécessite des approches différencierées, adaptées en fonction des groupes taxonomiques, au lieu d'un cadre généralisé.

**1.1 Dominance de la composition botanique : une structure robuste, mais taxon-dépendant**

Nos résultats montrent une supériorité en termes de prédiction des variables liées à la composition botanique, constituant ainsi les prédicteurs les plus explicatifs de la richesse spécifique. Cette relation est très variable en fonction des taxons. Pour les insectes, la composition botanique présente une valeur particulièrement élevée ( $R^2 = 0,77$ ), suivie des stocks de carbone ( $R^2 = 0,73$ ). Pour les oiseaux ( $R^2 = 0,33$ ) et les chauves-souris ( $R^2 = 0,23$ ), les valeurs sont plus faibles, mais toujours supérieures à celles associées aux stocks de carbone. Chez les oiseaux, l'influence marquée de la composition botanique incluant les données de composition et de stratification corrobore les conclusions de Bibby et al. (2000), qui signalent le rôle central des strates végétales, ainsi que celles de Basile et al. (2021), qui soulignent l'importance de la complexité structurelle. La réponse plus modeste observée chez les chauves-

souris est en accord avec les travaux de Charbonnier et al. (2016) et Rigo et al. (2024), qui insistent sur la forte dépendance de ces groupes aux microhabitats spécifiques tel que les cavités et chicots servant de gîtes. Cela suggère que les variables mesurées à l'échelle du peuplement capturent imparfaitement leurs exigences écologiques.

La complexité de la végétation est un indicateur essentiel de la structure forestière, qui soutient la diversité d'espèces en multipliant les niches disponibles (Toivonen et al., 2023). Le bois mort, les arbres sénescents et les chicots offrent des habitats clés à divers organismes, enrichissant ainsi la biodiversité (Agnihotri, 2021). L'étude de Barbaro et al. (2019) confirme également que la diversité des oiseaux et des chauves-souris est mieux expliquée lorsque des facteurs biotiques, climatiques et liés à l'habitat sont combinés. Dans leur analyse, la diversité fonctionnelle des arbres apparaissait comme le prédicteur principal pour les oiseaux, tandis que les chauves-souris répondaient davantage à la structure du sous-bois.

## 1.2 Rôle contrasté des stocks de carbone dans la structuration des communautés

Les stocks de carbone apparaissent comme le second prédicteur le plus pertinent après la composition botanique, avec une influence marquée sur les insectes et, dans une moindre mesure, sur les oiseaux. La relation entre carbone et biodiversité n'est pas stable. Nous observons notamment une corrélation négative entre la richesse spécifique des oiseaux et le carbone du sol, en contraste avec les travaux de Sabatini et al. (2021), qui mettent en évidence une tendance positive. De même, Lecina-Diaz et al. (2018) ont également rapporté des relations positives entre stocks de carbone et biodiversité dans divers contextes climatiques. Cette divergence pourrait s'expliquer par la composition spécifique des communautés végétales présentes dans nos sites

d'étude ou encore par des effets de seuil dans la relation carbone-biodiversité (Di Marco et al., 2018).

À une échelle plus large, Sabatini et al. (2019) ont montré que la relation entre stocks de carbone et richesse spécifique reste globalement faible et très variable, tant pour des groupes taxonomiques individuels que pour la biodiversité. Nos résultats semblent s'inscrire dans cette logique, tout en mettant l'accent sur le rôle des différents compartiments de carbone. Rigo et al. (2024) ont observé que l'indice de diversité de Shannon des communautés d'oiseaux augmentait dans les forêts présentant un volume élevé de bois mort grossier et de souches, mettant ainsi en lumière l'importance de ces éléments structurels. Le bois mort, rarement pris en compte dans les modèles de stockage de carbone, émerge comme un facteur structurant pour les vertébrés forestiers (Bouvet et al., 2016). Son rôle de microhabitat pour les chauves-souris glaneuses et les oiseaux cavicoles suggère que les compartiments de carbone « morts » influencent la biodiversité principalement via des mécanismes non trophiques, liés à la disponibilité en abris et en structures favorables.

### 1.3 Les insectes comme bio-indicateurs fiables : forces et limites

Le pouvoir explicatif remarquable des insectes ( $R^2 = 0,91$ ) met en évidence leur sensibilité aux facteurs environnementaux. Les insectes s'avèrent être des bio-indicateurs pertinents (Ramola et al., 2024), réactifs aux microhabitats et aux perturbations anthropiques (Guilbert et al., 2022). Les compromis observés dans les milieux à la fois humides et riches en carbone suggèrent que les bénéfices conjoints entre séquestration de carbone et diversité des insectes pourraient être limités à certains contextes écologiques (Lacki, Baker & Johnson, 2020).

La diversité et la complexité de la végétation, à travers des caractéristiques telles que la hauteur, le degré de couverture et la diversité génétique, favorisent la disponibilité des ressources et des niches écologiques (Wang, 2008). À l'inverse, la fragmentation des habitats altère la composition botanique et induit un déclin de la biodiversité des insectes (Ojija, 2024). Une plus grande richesse végétale est d'ailleurs positivement corrélée à une plus grande richesse spécifique en insectes (Haddad et al., 2001). Tous les éléments convergent pour affirmer l'importance cruciale de la composition botanique sur la structure des communautés d'insectes.

Les liens entre stocks de carbone et diversité des insectes demeurent ambigus par manque d'études spécifiques. Cependant, l'étude de Schuldt et al. (2023) a montré que les stocks totaux de carbone, incluant la fraction souterraine, constituent un indicateur significatif de la diversité multitrophique, intégrant les insectes. À l'inverse, Van de Perre et al. (2018) ont rapporté qu'une grande diversité d'insectes n'est pas forcément corrélée à un stock élevé de carbone. Ces éléments suggèrent que l'influence du carbone sur la biodiversité des insectes est incertaine et potentiellement discordante avec les hypothèses de cobénéfices.

#### 1.4 La faible variance expliquée chez les chauves-souris : quels facteurs manquants ?

Le modèle pour les chauves-souris s'avère le moins performant ( $R^2 = 0,21$ ), ce qui suggère que des facteurs pertinents n'ont pas été intégrés à l'analyse. Des variables spécifiques liées aux gîtes et aux ressources trophiques sont susceptibles d'expliquer leur distribution (Lacki et al., 2020). Le volume d'arbres sur pied et de bois mort au sol joue un rôle dans la structuration des communautés de chauves-souris. Les résultats de Rigo et al. (2024) soutiennent que la présence d'arbres matures, des trouées et une distribution hétérogène des diamètres favorisaient

davantage les espèces généralistes de chauves-souris et d'oiseaux, tandis que l'abondance des microhabitats liés aux arbres n'apparaissait pas comme un facteur déterminant.

D'autres travaux mettent néanmoins en avant le rôle des microhabitats arborés. Paillet et al. (2018) considèrent les cavités, les conques de champignons et les caractéristiques de l'écorce comme des indicateurs pertinents pour les chauves-souris et les oiseaux, même si la force d'association reste modérée. La prise en considération de la présence d'arbres âgés et de plans d'eau est susceptible d'améliorer la prédiction du modèle (Meramo et al., 2025).

La composition et la configuration du paysage sont des facteurs environnementaux non négligeables. La quantité de forêts disponible, la composition de la matrice environnante et la densité des lisières influencent fortement la richesse spécifique des chauves-souris insectivores dans la forêt atlantique brésilienne (Falcão et al., 2021). Ces résultats suggèrent que l'échelle paysagère, en complément des variables forestières locales, est cruciale pour mieux expliquer la diversité des chauves-souris.

## 1.5 Implications pour la gestion durable des forêts tempérées

Nos résultats soutiennent la mise en œuvre de stratégies de gestion différenciées selon les groupes taxonomiques. Les travaux de Sabatini et al. (2021) ont montré que la variabilité des réponses écologiques justifie des approches ciblées en conservation. De manière générale, la complexité structurale constitue un levier essentiel pour le maintien de la biodiversité forestière. Toutefois, les composantes de cette complexité n'ont pas la même importance selon les groupes : chez les oiseaux, la préservation des zones humides et la gestion de la litière sont déterminantes pour la diversité ; chez les insectes, la diversité des peuplements et la conservation du carbone

du sol jouent un rôle majeur ; tandis que pour les chauves-souris, il est nécessaire d'intégrer des paramètres supplémentaires afin de mieux refléter leurs exigences écologiques.

Néanmoins, la réponse négative observée vis-à-vis de l'humidité et de la densité d'arbustes suggère que certaines stratégies de gestion orientées exclusivement vers la maximisation du carbone pourraient avoir des effets compromis, en particulier sur les communautés d'insectes des milieux humides. Ces contrastes mettent en évidence l'importance d'une approche intégrée, qui met en relation la structure forestière, les stocks de carbone et la diversité multitanique, afin de préserver la multifonctionnalité des écosystèmes forestiers. Enfin, la protection stricte des vieilles forêts demeure un atout majeur pour la conservation de la biodiversité, comme le confirment Meramo et al. (2025).

## 1.6 Limites de l'étude et voies de recherche futures

Les limites à prendre en compte dans l'interprétation de nos résultats sont nombreuses. La taille réduite de l'échantillon (27 placettes pour les insectes et 33 pour les oiseaux et les chauves-souris) est susceptible de réduire la portée des généralisations. La non-prise en compte de certains facteurs, tels que la connectivité paysagère, la disponibilité en ressources trophiques ou la présence de cavités arborées spécifiquement pour les chauves-souris, limite la compréhension fine des mécanismes sous-jacents. La détection acoustique peut également être considérée comme une faille méthodologique ; le biais potentiel relatif à ce dernier a déjà été signalé par Meramo et al. (2025) dans des contextes nordiques. Cette contrainte nécessite d'être levée à travers des approches méthodologiques complémentaires. Enfin, la spécificité de l'étude aux forêts matures limite la possibilité d'extrapoler nos conclusions à d'autres types de peuplements.

Sur le plan analytique, la nature corrélative de nos modèles empêche toute inférence causale stricte. Ces limites peuvent servir pour le développement de perspectives de recherche prometteuses, telles que l'exploration des mécanismes écologiques sous-jacents aux relations observées et le développement de modèles intégrant plus de paramètres paysagers et fonctionnels afin de mieux appréhender la dynamique multitanonique dans le milieu forestier.

## Conclusion

Nos résultats montrent que les relations entre stocks de carbone, composition botanique et richesse spécifique varient fortement selon les groupes taxonomiques étudiés. La composition botanique s'impose comme le prédicteur le plus robuste, en particulier pour les insectes, tandis que les oiseaux et les chauves-souris y répondent de manière plus modérée. De nombreuses études ont déjà confirmé le rôle de la complexité verticale de la structure végétale, de la disponibilité des niches écologiques, et de la présence d'arbres sénescents et de bois mort dans le maintien de la biodiversité.

Le stock de carbone est considéré comme un prédicteur secondaire de la biodiversité, toutefois non négligeable. Les effets du stock de carbone sont contrastés par rapport aux trois taxons étudiés. Les insectes, par exemple, présentent des réponses positives au ratio carbone du sol/carbone hors sol, tandis que les oiseaux présentent une relation négative avec le carbone de l'horizon FH. La divergence de ces résultats indique que les compartiments de carbone affectent la biodiversité à travers des mécanismes différents, souvent liés à la structure de l'habitat plus qu'à des ressources trophiques directes.

La très forte réponse des insectes ( $R^2 = 0,91$ ) confirme leur utilité comme bio-indicateurs sensibles aux gradients environnementaux, mais souligne également la complexité des interactions entre stockage du carbone, structure forestière et diversité. Pour les chauves-souris ( $R^2 = 0,21$ ), le faible pouvoir explicatif du modèle indique que des facteurs pertinents pour la biodiversité n'ont pas été inclus dans le modèle. Les facteurs susceptibles d'être ciblés pour de prochaines études sont : la disponibilité des gîtes, la connectivité paysagère ou les ressources alimentaires.

Ces résultats s'alignent avec l'idée de la nécessité d'une approche intègre et spécifique dans la gestion des ressources forestières. Bien que la complexité structurelle et la diversité végétale soient des indicateurs très pertinents et favorisent globalement la biodiversité, l'addition d'autres paramètres, tels que les stocks de carbone, peut améliorer les modèles. Il est à noter que certaines stratégies visant à maximiser le stockage du carbone, notamment dans les milieux humides, peuvent engendrer des effets négatifs pour certains groupes, en particulier les insectes. La conciliation entre la conservation de la biodiversité et la séquestration de carbone nécessite une gestion intégrée qui tient compte de la multifonctionnalité des écosystèmes forestiers.

**APPENDICE A**  
**Inventaire complet des variables environnementales et biotiques**

Blocs de variables	Variables de départ
<b>Chauves-souris</b>	Richesse spécifique cumulée Nombre d'espèces en situation précaire
<b>Oiseaux</b>	Richesse spécifique cumulée Nombre d'espèces en situation précaire Habitat milieu ouvert (MO)=0, fermé (F)=1, MO+F =1,5 Habitat milieu humide (MH)=1, sec (F+MO) =0, (MH+MO+F) = 1,5 Richesse spécifique régime alimentaire Indice de Berger-Parker
<b>Insectes</b>	Biomasse Température moyenne Logarithme de la température moyenne Richesse spécifique cumulée moyenne Richesse spécifique minimum Richesse spécifique maximal
<b>Carbone</b>	Horizon 5 (T5) Horizons 3 et 4 (T34) Horizons 1 et 2 (T12) Horizon FH Racines Débris Petits arbres Grands arbres Carbone Total Sol Carbone Total Hors sol Rapport carbone du sol / carbone Hors sol Rapport grand/petit arbres Carbone organique du sol dans les 30 cm supérieur
<b>Occupation du sol</b>	Forêt mature Arbustif Total des milieux humides Total des milieux anthropiques Somme des milieux naturels Rapport milieux humides / milieux naturels Rapport Foret + arbuste / milieux anthropiques Rapport milieux humide/ milieux anthropiques Rapport milieux naturels / Milieux anthropiques Logarithme de la distance par apport a une infrastructure linéaire

Blocs de variables	Variables de départ
<b>Inventaire botanique</b>	Grosses tiges, 9 cm et plus Petites tiges, 9 cm ou moins Rapport grosse / petite tige Strate herbacée Strate arbustive Strate arborescente Nombre de strates Rapport arbre / arbuste Pourcentage de feuillus Pourcentage de conifères Rapport feuillus / conifères Arbre variable numérique à 25% Arbre variable numérique à 50% Arbre variable numérique à 75% Arbustes et plantes ligneuses variable numérique à 25% Arbustes et plantes ligneuses variable numérique à 50% Arbustes et plantes ligneuses variable numérique à 75% Herbacées, fougères et lycopodes variable numérique à 25% Herbacées, fougères et lycopodes variable numérique à 50% Herbacées, fougères et lycopodes variable numérique à 75% Arbre variable binaire à 25% Arbre variable binaire à 50% ARBRE variable binaire à 75% Arbustes et plantes ligneuses variable Binaire à 25% Arbustes et plantes ligneuses variable Binaire à 50% Arbustes et plantes ligneuses variable Binaire à 75% Herbacées, fougères et lycopodes variable binaire à 25% Herbacées, fougères et lycopodes variable binaire à 50% Herbacées, fougères et lycopodes variable binaire à 75% Richesse spécifique des arbres Richesse spécifique des arbuste et plantes ligneuses Richesse spécifique des herbacés, fourragères et lycopodes Richesse spécifique totales Milieu fermé 1, milieu ouvert 0 Milieu humide 1, Sec 0, mésique0.5

## APPENDICE B

Classification des oiseaux selon le type d'habitat

<b>Espèce</b>	<b>Habitat principal</b>
Bécasse d'Amérique	Forêt
Bec-croisé bifascié	Forêt
Bernache du Canada	Milieu humide
Bruant chanteur	Milieux ouvert
Bruant à gorge blanche	Forêts
Bruant des marais	Milieux humides
Butor d'Amérique	Milieux humides
Buse à épaulettes	Forêts
Busard Saint-Martin	Milieux ouverts
Canard branchu	Milieux humides
Canard colvert	Milieux ouverts
Carouge à épaulettes	Milieux ouverts
Cardinal à poitrine rose	Forêts
Cardinal rouge	Milieux ouverts
Chardonneret jaune	Milieux ouverts
Corneille d'Amérique	Milieux ouverts
Coulicou à bec noir	Forêts
Colibri à gorge rubis	Forêts
Engoulevent bois-pourri	Forêts
Épervier de Cooper	Milieux ouverts
Étourneau sansonnet	Milieux ouverts
Faucon émerillon	Forêts
Fuligule à collier	Milieux humide
Geai bleu	Forêts
Gélinotte huppée	Forêts
Grive des bois	Forêts
Grimpereau brun	Forêts
Grive à dos olive	Forêts
Grive fauve	Forêts
Grand Harle	Milieux humides
Grand Héron	Milieux humides
Grand Pic	Forêts
Grive solitaire	Forêts
Hirondelle bicolore	Milieux ouverts
Hirondelle rustique	Milieux ouverts
Jaseur d'Amérique	Milieux ouverts
Junco ardoisé	Forêts
Merle d'Amérique	Milieux ouverts

<b>Espèce</b>	<b>Habitat principal</b>
Mésange à tête noire	Forêts
Moucherolle des aulnes	Milieux humides
Moqueur chat	Forêts
Moucherolle phébi	Forêts
Moqueur polyglotte	Milieux ouverts
Moucherolle tchébec	Forêts
Moucherolle à ventre jaune	Forêts
Oriole de Baltimore	Milieux ouverts
Paruline bleue	Forêts
Paruline du Canada	Forêts
Paruline à croupion jaune	Forêts
Paruline à collier	Forêts
Paruline couronnée	Forêts
Paruline flamboyante	Forêts
Paruline à flancs marron	Forêts
Paruline à gorge noire	Forêts
Paruline à gorge orangée	Forêts
Paruline jaune	Milieux ouverts
Paruline à joues grises	Milieux ouverts
Paruline masquée	Milieux humides
Paruline noir et blanc	Forêts
Paruline obscure	Forêts
Paruline des ruisseaux	Forêts
Paruline à tête cendrée	Forêts
Paruline triste	Milieux humides
Petite Buse	Forêts
Pic à dos noir	Forêts
Pic chevelu	Forêts
Piranga écarlate	Forêts
Piou de l'Est	Forêts
Pic flamboyant	Forêts
Pic maculé	Forêts
Pic mineur	Forêts
Plongeon huard	Forêts
Quiscale bronzé	Milieux ouverts
Roitelet à couronne dorée	Forêts
Roitelet à couronne rubis	Forêts
Sittelle à poitrine blanche	Forêts
Sittelle à poitrine rousse	Forêts
Tourterelle triste	Milieux ouverts
Troglodyte familier	Forêts

<b>Espèce</b>	<b>Habitat principal</b>
Tyran huppé	Forêts
Tyran tritri	Milieux ouverts
Vacher à tête brune	Milieux ouverts
Viréo mélodieux	Milieux ouverts
Viréo de Philadelphie	Forêts
Viréo à tête bleue	Forêts
Viréo aux yeux rouges	Forêts
Dindon sauvage	Forêts
Goéland à bec cerclé	Forêts, omnivore
Grand corbeau	Forêts
Martin pêcheur d'Amérique	Milieux humides
Paruline à poitrine baie	Forêts
Roselin pourpré	Forêts
Troglodyte des forêts	Forêts
Tarin des pins.	Forêts

## APPENDICE C

Classification des oiseaux selon le type d'alimentation

Nom de l'espèce	Catégorie alimentaire
Bécasse d'Amérique	Insectivore
Bec-croisé bifascié	Phytophage
Bernache du Canada	Phytophage
Bruant chanteur	Omnivore
Bruant à gorge blanche	Omnivore
Bruant des marais	Omnivore
Butor d'Amérique	Piscivore
Buse à épaulettes	Carnivore/Nécrophage
Busard Saint-Martin	Carnivore/Nécrophage
Canard branchu	Phytophage
Canard colvert	Omnivore
Carouge à épaulettes	Phytophage
Cardinal à poitrine rose	Phytophage
Cardinal rouge	Phytophage
Chardonneret jaune	Phytophage
Corneille d'Amérique	Omnivore
Coulicou à bec noir	Insectivore
Colibri à gorge rubis	Omnivore
Engoulevent bois-pourri	Insectivore
Épervier de Cooper	Carnivore/Nécrophage
Étourneau sansonnet	Omnivore
Faucon émerillon	Carnivore/Nécrophage
Fuligule à collier	Omnivore
Geai bleu	Omnivore
Gélinotte huppée	Phytophage
Grive des bois	Insectivore
Grimpereau brun	Insectivore
Grive à dos olive	Insectivore
Grive fauve	Insectivore
Grand Harle	Piscivore
Grand Héron	Piscivore
Grand Pic	Insectivore
Grive solitaire	Insectivore
Hirondelle bicolore	Insectivore
Hirondelle rustique	Insectivore
Jaseur d'Amérique	Omnivore
Junco ardoisé	Phytophage
Merle d'Amérique	Omnivore

Nom de l'espèce	Catégorie alimentaire
Mésange à tête noire	Omnivore
Moucherolle des aulnes	Insectivore
Moqueur chat	Omnivore
Moucherolle phébi	Omnivore
Moqueur polyglotte	Omnivore
Moucherolle tchébec	Insectivore
Moucherolle à ventre jaune	Insectivore
Oriole de Baltimore	Insectivore
Paruline bleue	Insectivore
Paruline du Canada	Insectivore
Paruline à croupion jaune	Insectivore
Paruline à collier	Insectivore
Paruline couronnée	Insectivore
Paruline flamboyante	Insectivore
Paruline à flancs marron	Insectivore
Paruline à gorge noire	Insectivore
Paruline à gorge orangée	Insectivore
Paruline jaune	Insectivore
Paruline à joues grises	Insectivore
Paruline masquée	Insectivore
Paruline noir et blanc	Insectivore
Paruline obscure	Insectivore
Paruline des ruisseaux	Insectivore
Paruline à tête cendrée	Insectivore
Paruline triste	Insectivore
Petite Buse	Carnivore/Nécrophage
Pic à dos noir	Insectivore
Pic chevelu	Insectivore
Piranga écarlate	Insectivore
Piou de l'Est	Insectivore
Pic flamboyant	Insectivore
Pic maculé	Insectivore
Pic mineur	Insectivore
Plongeon huard	Omnivore
Quiscale bronzé	Carnivore/Nécrophage
Roitelet à couronne dorée	Insectivore
Roitelet à couronne rubis	Insectivore
Sittelle à poitrine blanche	Omnivore
Sittelle à poitrine rousse	Omnivore
Tourterelle triste	Phytopophage
Troglodyte familier	Insectivore

Nom de l'espèce	Catégorie alimentaire
Tyran huppé	Insectivore
Tyran tritri	Insectivore
Vacher à tête brune	Phytophage
Viréo mélodieux	Omnivore
Viréo de Philadelphie	Insectivore
Viréo à tête bleue	Insectivore
Viréo aux yeux rouges	Insectivore
Dindon sauvage	Omnivore
Goéland à bec cerclé	Omnivore
Grand corbeau	Omnivore
Martin pêcheur d'Amérique	Piscivore
Paruline à poitrine baie	Omnivore
Roselin pourpré	Omnivore
Troglodyte des forêts	Insectivore
Tarin des pins	Phytophage

## APPENDICE D

Classification des chauves-souris selon le type d'habitat et le type d'alimentation

Nom commun	Nom scientifique	Habitat	Alimentation
Complexe <i>Myotis</i> spp. (Chauve-souris nordique/petite brune/pygmée)		Forêt Milieux rocheux Bâtiments (peu fréquent)	Insectivores
Chauve-souris nordique	<i>Myotis septentrionalis</i>	Forêt Milieux rocheux Bâtiments	Insectivores
Petite chauve-souris brune	<i>Myotis lucifugus</i>	Milieux forestiers (feuillus, résineux ou mixtes)	Insectivores
Chauve-souris rousse	<i>Lasiurus borealis</i>		
Complexe grande chauve-souris brune/chauve-souris argentée		Forêt Milieux rocheux Bâtiments	Insectivores
Grande chauve-souris brune	<i>Eptesicus fuscus</i>	Régions boisées à proximité des milieux humides	Insectivores
Chauve-souris argentée	<i>Lasionycteris noctivagans</i>	Régions boisées et semi-boisées, à proximité des clairières et plan d'eau	Insectivores
Chauve-souris cendrée	<i>Lasiurus cinereus</i>		

## BIBLIOGRAPHIE

- [FCEL] Fiducie de conservation des écosystèmes de Lanaudière. (2018). *Plan de suivi biologique des propriétés de la FCEL 2018-2028* (15 p. et annexes). Fiducie de conservation des écosystèmes de Lanaudière.
- Agnihotri, S. V. (2022). *Biodiversity and Protected Wooded Lands* (pp. 391–446). Springer eBooks. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-98678-0\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-030-98678-0_9)
- Aho, K., Derryberry, D., & Peterson, T. (2014). Model selection for ecologists: The worldviews of AIC and BIC. *Ecology*, 95(3), 631–636. <https://doi.org/10.1890/13-1452.1>
- Ampoorter, E., Barbaro, L., Jactel, H., Baeten, L., Boberg, J., Carnol, M., ... Allan, E. (2020). Tree diversity is key for promoting the diversity and abundance of forest-associated taxa in Europe. *Oikos*, 129(2), 133–146. <https://doi.org/10.1111/oik.06290>
- Barbaro, L., Barbaro, L., Allan, E., Ampoorter, E., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., De Wandeler, H., Kerbiriou, C., Milligan, H., Vialatte, A., Carnol, M., Deconchat, M., De Smedt, P., Jactel, H., Koricheva, J., Le Viol, I., Muys, B., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., & van der Plas, F. (2019). Biotic predictors complement models of bat and bird responses to climate and tree diversity in European forests. *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1894), 20182193. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2018.2193>
- Basile, M., Storch, I., & Mikusiński, G. (2021). *Abundance, species richness and diversity of forest bird assemblages – The relative importance of habitat structures and landscape context*. *Ecological Indicators*, 133, 108402. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108402>
- Bibby, C. J., Burgess, N. D., & Hill, D. A. (1992). *Bird census techniques* (257 p.). Academic Press.
- Bibby, C. J., Burgess, N. D., Hill, D. A., & Mustoe, S. H. (2000). *Bird census techniques* (2e éd.). Academic Press.
- Bordin, K. M., Esquivel-Muelbert, A., Klipel, J., Picolotto, R. C., Bergamin, R. S., da Silva, A. C., Higuchi, P., Capelesso, E. S., Marques, M. C. M., Souza, A. F., & Müller, S. C. (2023). No relationship between biodiversity and forest carbon sink across the subtropical Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 21(2), 112–120. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2023.02.003>
- Bouvet, A., Paillet, Y., Archaux, F., Tillon, L., Denis, P., Gilg, O., & Gosselin, F. (2016). Effects of forest structure, management and landscape on bird and bat communities. *Environmental Conservation*, 43(2), 148–160. <https://doi.org/10.1017/S0376892915000363>
- Brun, P., Thuiller, W., Chauvier, Y., Pellissier, L., Wüest, R. O., Wang, Z., & Zimmermann, N. E. (2020). Model complexity affects species distribution projections under climate change. *Journal of Biogeography*, 47(1), 130–142. <https://doi.org/10.1111/jbi.13734>
- Burrascano, S., De Andrade, R. B., Paillet, Y., Ódor, P., Antonini, G., Bouget, C., Campagnaro, T., Gosselin, F., Janssen, P., Persiani, A. M., Nascimbene, J., Sabatini, F. M., Sitzia, T., & Blasi, C. (2018). Congruence across taxa and spatial scales : Are we asking too much of species data? *Global Ecology and Biogeography*, 27(8), 980-990. <https://doi.org/10.1111/geb.12766>
- Cadieux, C., Boulanger, Y., Lamarre, V., Beaudoin, A., Pureswaran, D. S., Taylor, A. R., & Tremblay, J. A. (2024). *Are forest management practices to improve carbon balance compatible with maintaining bird diversity under climate change?* *PLOS Climate*, 3(2), e0000293. <https://doi.org/10.1371/journal.pclm.0000293>

- Cairns, M. A., Brown, S., Helmer, E. H., & Baumgardner, G. A. (1997). Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 111(1), 1–11. <http://www.jstor.org/stable/4221653>
- Capelesso, E. S., Cequinel, A., Marques, R., Sausen, T. L., Bayer, C., & Marques, M. C. M. (2021). Co-bénéfices dans la conservation de la biodiversité et le stock de carbone lors de la régénération forestière dans un paysage tropical préservé. *Forest Ecology and Management*, 492, 119222. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119222>
- Capelesso, E. S., da Rosa, C. M., Silva Magnago, L. F., Marques, R., & Marques, M. C. M. (2022). Habitat amount is a driver for biodiversity, but not for the carbon stock in post-logging natural regenerating areas in Tropical Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 273, 109673. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109673>
- Charbonnier, Y., Barbaro, L., Barnagaud, J.-Y., Barnagaud, J.-Y., Ampoorter, E., Nezan, J., Verheyen, K., & Jactel, H. (2016). Bat and bird diversity along independent gradients of latitude and tree composition in European forests. *Oecologia*, 182(2), 529–537. <https://doi.org/10.1007/S00442-016-3671-9>
- Charmakar, S., Oli, B. N., Joshi, N. R., Maraseni, T. N., & Atreya, K. (2021). Forest carbon storage and species richness in FSC certified and non-certified community forests in Nepal. *Small-Scale Forestry*, 20(2), 199–219. <https://doi.org/10.1007/s11842-020-09464-3>
- Cremers, D. A., Ebinger, M. H., Breshears, D. D., Unkefer, P. J., Kammerdiener, S. A., Ferris, M. J., Catlett, K. M., & Brown, J. R. (2001). Measuring Total Soil Carbon with Laser-Induced Breakdown Spectroscopy (LIBS). *Journal of Environmental Quality*, 30(6), 2202-2206. <https://doi.org/10.2134/jeq2001.2202>
- Da Rosa, C. M., & Marques, M. C. M. (2022). Comment la biodiversité et le stock de carbone sont-ils récupérés lors de la restauration des forêts tropicales ? Soutien aux paradigmes écologiques et au contexte politique impliqués. *Journal for Nature Conservation*, 65, 126115. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2021.126115>
- Di Marco, M., Watson, J. E. M., Currie, D. J., Possingham, H. P., & Venter, O. (2018). The extent and predictability of the biodiversity–carbon correlation. *Ecology Letters*, 21(3), 365–375. <https://doi.org/10.1111/ele.12903>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C. M., Carl, G., Carré, G., García Márquez, J. R., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C. J., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27–46. <https://doi.org/10.1111/J.1600-0587.2012.07348.X>
- Ezquerro, M., Pardos, M., & Díaz-Balteiro, L. (2024). L'intégration de la gestion forestière améliorée dans la planification forestière stratégique et son impact sur les récoltes de bois, le carbone et la conservation de la biodiversité. *Science of the Total Environment*, 949, 174813. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.174813>
- Fabianek, F. (2017, juin). *Formation acoustique sur les chiroptères du Québec*. Groupe Chiroptères du Québec. <http://www.groupechiropteresquebec.org/>
- Falcão, F., Dodonov, P., Caselli, C. B., Silveira dos Santos, J., Faria, D., & Faria, D. (2021). Landscape structure shapes activity levels and composition of aerial insectivorous bats at different spatial scales. *Biodiversity and Conservation*, 30(8), 2545–2564. <https://doi.org/10.1007/S10531-021-02210-X>

- Fox, J., Weisberg, S., Price, B., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., ... Zeileis, A. (2024). car: Companion to applied regression (3.0-10) [Computer software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/car/index.html>
- Gonzalez-Akre, E., Piponiot, C., Lepore, M., Herrmann, V., Lutz, J. A., Baltzer, J. L., Dick, C. W., Gilbert, G. S., He, F., Heym, M., Huerta, A. I., Jansen, P. A., Johnson, D. J., Knapp, N., Kral, K., Lin, D., Malhi, Y., McMahon, S. M., Myers, J. A., Orwig, D., Rodriguez-Hernandez, D. I., Russo, S. E., Shue, J., Wang, X., Wolf, A., Yang, T., Davies, S. J., & Anderson-Teixeira, K. J. (2021). allobd: An R package for biomass estimation at globally distributed extratropical forest plots. *Methods in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13542>
- Guilbert, E., Affholder, O., Montreuil, O., Coutant, O., & Forget, P.-M. (2022). *Human Disturbance Affects Dung Beetle Assemblages in French Guiana Forests*. *Diversity*, 14(12), 1059. <https://doi.org/10.3390/d14121059>
- Haddad, N. M., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M. E., & Knops, J. M. H. (2001). Contrasting Effects of Plant Richness and Composition on Insect Communities: A Field Experiment. *The American Naturalist*, 158(1), 17–35. <https://doi.org/10.1086/320866>
- Hatanaka, N. (2011). ‘Ecologically complex carbon’ – Linking biodiversity values, carbon storage and habitat structure in some austral temperate forests. *Biodiversity and Conservation*, 20(2), 443–455. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9961-7>
- Hébert, C., Jobin, L., Fréchette, M., Pelletier, G., Coulombe, C., Germain, C., & Auger, M. (2000). An efficient pit-light trap to study beetle diversity. *Journal of Insect Conservation*, 4(3), 189–200. <https://doi.org/10.1023/A:1009611501133>
- Hurteau, M. D. (2021). *The role of forests in the carbon cycle and in climate change* (pp. 561–579). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-821575-3.00027-X>
- Jackman, S., Tahk, with contributions from A., Zeileis, A., Maimone, C., & Meers, J. F. and Z. (2023). Pscl: Political science computational laboratory (1.5.5) [Computer software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/pscl/index.html>
- Jung, M., Dahal, P. R., Butchart, S. H. M., Donald, P. F., De Lamo, X., Lesiv, M., Kapos, V., & Visconti, P. (2021). Areas of global importance for conserving terrestrial biodiversity, carbon and water. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 1499–1509. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01528-7>
- Kassambara, A. and Patil, I. (2023). ggcormplot: Visualization of a correlation matrix using ggplot2 (0.1.4.1) [Computer software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/ggcormplot/index.html>
- Lacki, M. J., Baker, M. D., & Johnson, J. S. (2020). Systematic review of the roost-site characteristics of North American forest bats: Implications for conservation. *Diversity*, 12(2), 76. <https://doi.org/10.3390/d12020076>
- Lamlom, S. H., & Savidge, R. A. (2003). A reassessment of carbon content in wood: Variation within and between 41 North American species. *Biomass and Bioenergy*, 25(4), 381–388. [https://doi.org/10.1016/S0961-9534\(03\)00033-3](https://doi.org/10.1016/S0961-9534(03)00033-3)
- Lecina-Diaz, J., Alvarez, A., Regos, A., Drapeau, P., Paquette, A., Messier, C., & Retana, J. (2018). The positive carbon stocks–biodiversity relationship in forests: Co-occurrence and drivers across five subclimates. *Ecological Applications*, 28(6), 1481–1493. <https://doi.org/10.1002/eap.1749>
- Lindenmayer, D. B., Laurance, W. F., & Franklin, J. F. (2012). Global decline in large old trees. *Science*, 338(6112), 1305–1306.

- Ma, Y., Zhang, X., Jiang, R., Jiang, M., & Ju, J. (2025). Effects of Stand Structural Characteristics, Diversity, and Stability on Carbon Storage Across Different Densities in Natural Forests: A Case Study in the Xiaolong Mountains, China. *Forests*, 16(1), 71. <https://doi.org/10.3390/f16010071>
- Meramo, K., Vasko, V., Pietikäinen, T.-M., Laine, V. N., Ovaskainen, O., & Lilley, T. M. (2025). Tree-volume and forest age increase bat species diversity in boreal urban landscape. *Landscape Ecology*, 40(1). <https://doi.org/10.1007/s10980-024-02035-3>
- NFI. (2016). *Inventaire forestier national du Canada*. <https://nfi.nfis.org/fr/documentation>
- Ojija, F. (2024). Biodiversity and plant-insect interactions in fragmented habitats: A systematic review. *Cab Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*. <https://doi.org/10.1079/cabireviews.2024.0044>
- Paillet, Y., Archaux, F., du Puy, S., Bouget, C., Boulanger, V., Debaive, N., Gilg, O., Gosselin, F., & Guilbert, E. (2018). The indicator side of tree microhabitats: A multi-taxon approach based on bats, birds and saproxylic beetles. *Journal of Applied Ecology*, 55(5), 2147–2159. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13181>
- Paillet, Y., Bergès, L., Hjältén, J., Ódor, P., Avon, C., Bernhardt-Römermann, M., ... & Müller, J. (2009). Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. *Forest Ecology and Management*, 257(5), 1453–1461. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.002>
- Pedroso, R. F., Rosa, C., & Passamani, M. (2024). Landscape Composition Matters for Mammals in Agricultural Ecosystems: A Multiscale Study in Southeastern Brazil. *Sustainability*, 16(12), 5066. <https://doi.org/10.3390/su16125066>
- Pretzsch, H., & Hilmers, T. (2024). Structural diversity and carbon stock of forest stands : Tradeoff as modified by silvicultural thinning. *European Journal of Forest Research*. <https://doi.org/10.1007/s10342-024-01691-z>
- R Core Team. (2022). *R: A language and environment for statistical computing* [R]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ramola, G. C., Rawat, N., Singh, R., Sajwan, A. S., Sahu, L. K., & Rawat, P. (2024). Insects as Ecological Indicators: A Review. *International Journal of Environment and Climate Change*, 14(12), 260–279. <https://doi.org/10.9734/ijecc/2024/v14i124623>
- Rigo, F., Paniccia, C., Anderle, M., Chianucci, F., Obojes, N., Tappeiner, U., Hilpold, A., & Mina, M. (2024). Relating forest structural characteristics to bat and bird diversity in the Italian Alps. *Forest Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121673>
- Ripley, B., Venables, B., Bates, D. M., Firth, D., & K. H. (2023). MASS: Support functions and datasets for Venables and Ripley's MASS (7.3-58.2) [Computer software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/MASS/index.html>
- Rodrigues, A. C., Silla, F., Meira-Neto, J. A. A., Gomes, L. P., Villa, P. M., & Neri, A. V. (2023). Carbon and biodiversity cobenefits of second-growth tropical forest: The role of leaf phenology. *Forest Ecology and Management*, 546, 121377. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121377>
- Sabatini, F. M., Burrascano, S., Keeton, W. S., Levers, C., Lindner, M., Pötzschner, F., ... & Kuemmerle, T. (2021). Trade-offs between carbon storage and biodiversity in European temperate forests. *Environmental Research Letters*, 16(2), 024019. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abd0ab>

- Sabatini, F. M., Sabatini, F. M., Barreto de Andrade, R., Paillet, Y., Ódor, P., Bouget, C., Campagnaro, T., Gosselin, F., Janssen, P., Mattioli, W., Nascimbene, J., Sitzia, T., Kuemmerle, T., & Burrascano, S. (2019). Trade-offs between carbon stocks and biodiversity in European temperate forests. *Global Change Biology*, 25(2), 536–548. <https://doi.org/10.1111/GCB.14503>
- Samuel-Rosa, A., Anjos, L. H. C. dos, Vasques, G., Heuvelink, G. B. M., Cuetos, J. C. R., Garcia, M. E. P., Rodriguez, P. G., French, J., Kleinman, K., Brus, D., Jr, F. H., & Xu, R. (2022). *Pedometrics: Miscellaneous pedometric tools* (0.12.1) [Computer software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/pedometrics/index.html>
- Schuldt, A., Liu, X., Buscot, F., Bruelheide, H., Erfmeier, A., He, J., Klein, A.-M., Ma, K., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Scholten, T., Tang, Z., Trogisch, S., Wirth, C., Wubet, T., & Staab, M. (2023). Carbon-biodiversity relationships in a highly diverse subtropical forest. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.16697>
- Senesi, G. S., & Senesi, N. (2016). Laser-induced breakdown spectroscopy (LIBS) to measure quantitatively soil carbon with emphasis on soil organic carbon. A review. *Analytica Chimica Acta*, 938, 7-17. <https://doi.org/10.1016/j.aca.2016.07.039>
- Springer, K., Manning, P., Boesing, A. L., Ammer, C., Fiore-Donno, A. M., Fischer, M., Goldmann, K., Le Provost, G., Overmann, J., Ruess, L., Schöning, I., Seibold, S., Sikorski, J., & Neyret, M. (2024). Identifying the stand properties that support both high biodiversity and carbon storage in German forests. *Forest Ecology and Management*, 572, 122328. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.122328>
- Strassburg, B. B. N., Kelly, A., Balmford, A., Davies, R. G., Gibbs, H. K., Lovett, A., Miles, L., Orme, C. D. L., Price, J., Turner, R. K., & Rodrigues, A. S. L. (2010). Global congruence of carbon storage and biodiversity in terrestrial ecosystems. *Conservation Letters*, 3(2), 98–105. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2009.00092.x>
- Thiffault, É., Paré, D., Dagnault, S., & Morissette, J. (2011). GUIDE : Mise en place d'un dispositif de suivi environnemental des effets de la récolte des résidus de coupe. Ressources naturelles Canada.
- Toivonen, J., Kangas, A., Maltamo, M., Kukkonen, M., & Packalen, P. (2023). Assessing biodiversity using forest structure indicators based on airborne laser scanning data. *Forest Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121376>
- Van de Perre, F., Willig, M. R., Presley, S. J., Andemwana, F. B., Beeckman, H., Boeckx, P., Cooleman, S., de Haan, M., De Kesel, A., Dessein, S., Grootaert, P., Huygens, D., Janssens, S., Kearsley, E., Kabeya, P. M., Leponce, M., Van Den Broeck, D., Verbeeck, H., Würsten, B., ... Verheyen, E. (2018). Reconciling biodiversity and carbon stock conservation in an afrotropical forest landscape. *Science Advances*, 4(3). <https://doi.org/10.1126/SCIADV.AAR6603>
- van der Sande, M. T., Poorter, L., Kooistra, L., Balvanera, P., Thonicke, K., Thompson, J., Arets, E. J. M. M., Garcia Alaniz, N., Jones, L., Mora, F., Mwampamba, T. H., Parr, T., & Peña-Claros, M. (2017). Biodiversity in species, traits, and structure determines carbon stocks and uptake in tropical forests. *Biotropica*, 49(5), 593–603. <https://doi.org/10.1111/btp.12453>
- Venier, L. A., Thompson, I. D., Fleming, R., Malcolm, J., Aubin, I., Trofymow, J. A., LangorD., Sturrock, R., Patry, C., Outerbridge, R.O., Holmes, S.B., Haeussler, S., De Grandpré, L., Chen, H.Y.H., Bayne, E., Arsenault, A., Brandt, J. P. (2014). Effects of natural resource development on the

- terrestrial biodiversity of Canadian boreal forests. *Environmental Reviews*. 22(4), 457–490. <https://doi.org/10.1139/er-2013-0075>
- Vera, P., Sasa, M., Encabo, S. I., Barba, E., Belda, E. J., & Monrós, J. S. (2011). Land use and biodiversity congruences at local scale: applications to conservation strategies. *Biodiversity and Conservation*, 20(6), 1287–1317. <https://doi.org/10.1007/S10531-011-0028-X>
- Verner, J. (1985). Assessment of counting techniques. In R. F. Johnston (Ed.), Current ornithology (Vol. 2, pp. 247–302). Plenum Press.
- Wang, D. (2008). Effects of plant on insect diversity: A review. *Chinese Journal of Ecology*. [https://en.cnki.com.cn/Article\\_en/CJFDTOTAL-STXZ200812032.htm](https://en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTOTAL-STXZ200812032.htm)
- Wickham, H., Chang, W., Henry, L., Pedersen, T. L., Takahashi, K., Wilke, C., Woo, K., Yutani, H., Dunnington, D., Posit, & PBC. (2023). *Ggplot2: Create Elegant Data Visualisations using the Grammar of Graphics* (3.4.2) [Computer software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/ggplot2/index.html>
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., Vaughan, D., Software, P., & PBC. (2023). *Dplyr: A Grammar of Data Manipulation* (1.1.3) [Computer software]. <https://cran.r-project.org/web/packages/dplyr/index.html>