

RÉPARTITION DE LA CHEVÊCHE D'ATHÉNA (*ATHENE NOCTUA* SCOP.) ET VARIATION D'ÉCHELLE D'ANALYSE DES PAYSAGES

L. FERRUS^{1,2}, J.-C. GÉNOT¹, F. TOPIN², J. BAUDRY³, & P. GIRAUDOUX²

SUMMARY

Distribution of the Little Owl (*Athene noctua*) is accounted for by reference to primary landscape types identified from a grid of 250 m x 250 m cells in three areas of France (Northern Vosges, Scarpe-Escaut Plain, and Causse Méjean). Preferred environments are those affected by human activity where small areas are given over to different land uses. Secondary landscape types constructed for different scales by aggregating cells of primary landscape types of analysis reveal a very heterogeneous landscape mosaic. Windows formed by aggregating the most suitable adjacent cells are not exclusively composed of cells preferred by owls. These secondary landscape types provide a habitat scale of analysis explaining species distribution and ranging from 56 to 156 hectares depending on the study regions.

RÉSUMÉ

Une typologie paysagère établie à partir de pixels élémentaires de 250 m de côté dans trois zones en France (Vosges du Nord, Scarpe-Escaut et Causse Méjean) a permis de déterminer 5 à 8 types primaires, permettant d'expliquer la répartition des Chevêches d'Athéna (*Athene noctua*). Les milieux favorables sont anthropisés, avec des modes d'occupation du sol conduits sur de petites surfaces. Une typologie secondaire réalisée pour différentes échelles d'analyse par agglomération de pixels élémentaires révèle une certaine diversité incluant des éléments paysagers favorables. Ainsi les fenêtres obtenues par agglomération de pixels élémentaires adjacents les plus favorables ne sont pas uniquement formées de pixels favorables aux chouettes. Cette typologie secondaire a permis de déterminer une échelle d'analyse de l'habitat expliquant la répartition de l'espèce et qui varie de 56 à 156 ha selon les zones d'étude.

INTRODUCTION

La composition et la structure du paysage, compris comme une mosaïque hétérogène d'habitats, sont des variables dont l'importance dans la dynamique et

¹ Parc naturel régional des Vosges du Nord, BP 24, 67290 La Petite-Pierre.

² Université de Franche-Comté, EA 3184 MRT, UC INRA, Laboratoire de Biologie et d'Écophysiologie, 25030 Besançon cedex.

³ INRA-SAD Armorique, 65 rue de St Brieuc, 35042 Rennes cedex.

la persistance des populations est largement soulignée. Les relations entre population et structures du paysage peuvent apparaître à différentes échelles (Wiens, 1989 ; Wiens *et al.*, 1993). Les relations paysage-oiseaux ont été étudiées sur des populations, notamment dans le contexte de la fragmentation et de la connectivité inter-habitats (Andrén, 1994 ; Clergeau & Burel, 1997 ; Dunning *et al.*, 1992 ; Van Dorp & Opdam, 1987).

Dans le domaine des rapaces nocturnes, la plupart des travaux concernent des chouettes forestières et particulièrement la Chouette tachetée (*Strix occidentalis*). Cette espèce a fait l'objet d'une analyse de l'habitat en rapport avec son occupation du milieu, d'une part à partir d'unités paysagères classées en fonction de l'âge des forêts (Carey & Peeler, 1995), et d'autre part grâce à des indices de fragmentation du paysage à l'intérieur des domaines d'activités (Carey *et al.*, 1992).

La Chevêche d'Athéna (*Athene noctua* Scop.) est une espèce dont la diminution des effectifs est constatée sur l'ensemble du territoire français et européen (Génot *in* Yeatman *et al.*, 1994 ; Génot *et al. in* Hagemeijer & Blair, 1997). Les études réalisées sur son habitat, en particulier sur la typologie des sites favorables et l'analyse descriptive d'un périmètre de 250 m à 500 m autour des sites de nidification (Loske, 1986 ; Génot, 1990 ; Van Nieuwenhuysse & Nollet, 1991) n'ont jusqu'à présent pas permis de comprendre sa distribution. En effet, il existe des sites *a priori* favorables que la Chevêche n'occupe pas. La question de la pertinence d'une analyse à cette échelle est donc posée, ainsi que celle de la contrainte qu'exerce éventuellement l'organisation de l'espace à des échelles supérieures (Baudry, 1992 ; Burel *et al.*, 1992).

Le but de cet article est donc d'analyser les relations entre l'organisation du paysage, à différentes échelles spatiales, et la répartition de la Chevêche.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

ZONES D'ÉTUDES

Trois zones d'études ont été choisies pour leur représentativité des domaines bioclimatiques français (Fig. 1) et parce que les populations de Chevêches y sont suivies depuis de nombreuses années :

(1) Les secteurs de Volmunster et Butten (superficies respectives de 118 et 65 km²) se situent sur les bordures ouest et nord-ouest du Parc naturel régional des Vosges du Nord.

(2) Les secteurs de Nivelles et Wallers (environ 50 km² chacun) se situent au cœur du Parc naturel régional Scarpe-Escaut dans la région urbaine proche de Valenciennes.

(3) L'unique secteur des Cévennes se situe dans la zone steppique du Causse Méjean et a une superficie d'environ 70 km² entre l'Aven Armand, Meyrueis et Florac.

TYPOLOGIE DES PIXELS

Les secteurs d'étude ont été découpés en pixels de 6,25 ha (250 m × 250 m). Chaque pixel a été décrit par un ensemble de variables d'occupation du sol obtenues à partir de cartes IGN au 1/25 000^e et de photographies aériennes (campagne de 1994) (Tab. I).

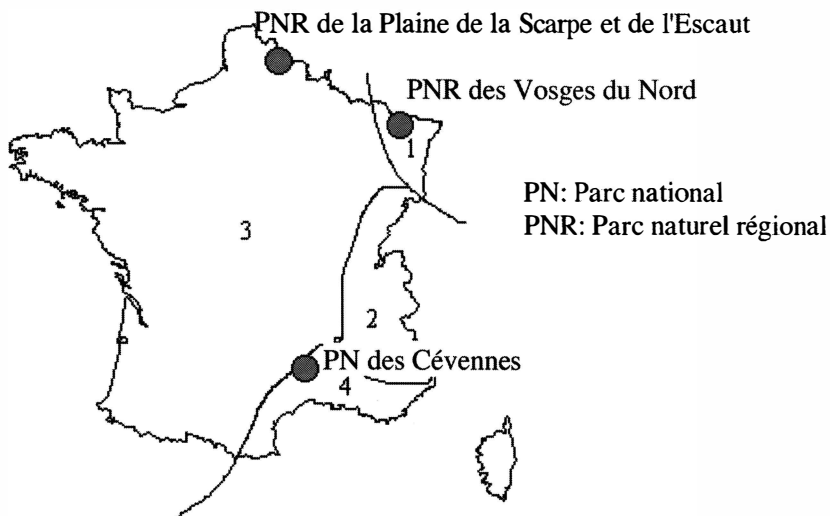


Figure 1. — Localisation des zones d'étude et des grands domaines bioclimatiques ; 1-domaine continental, 2-domaine alpin, 3-domaine océanique, 4-domaine méditerranéen.

Pour chaque zone d'étude, une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été réalisée sur le tableau pixel \times variables d'occupation du sol, chaque classe étant codée en présence/absence. Une classification ascendante hiérarchique à lien simple (CAH) a ensuite été conduite à partir des coordonnées factorielles pour établir une typologie des pixels (Legendre & Legendre, 1984).

Cette typologie a été appelée typologie primaire et a servi de base à l'établissement de cartes rasterisées (IDRISI software, Eastman, 1992) (Fig. 2). Le caractère éventuellement aléatoire de distribution de la Chevêche dans chaque type a été testé par un test du χ^2 au risque 0,05.

AGGLOMÉRATION DES PIXELS

Les caractéristiques de distribution de la Chevêche ont été ensuite recherchées à d'autres échelles plus larges. Des fenêtres paysagères ont été créées par agglomérations progressives de 1 à 5 pixels adjacents (3 pour le Causse Méjean), créant ainsi des fenêtres de largeur 3 à 11 pixels (Fig. 3) (Burel *et al.*, 1998).

Deux sortes de fenêtres ont été constituées :

- un jeu couvrant la totalité de la carte des types primaires ;
- un jeu dont chacun est centré sur le pixel où a été détecté une Chevêche.

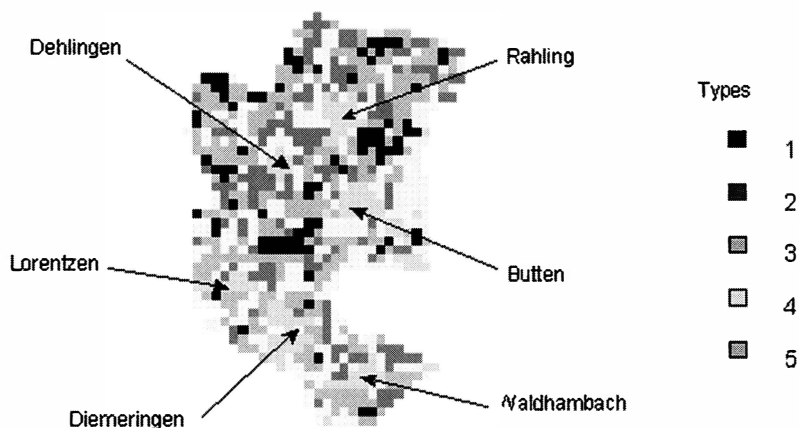
Ces agglomérations ont été effectuées grâce au logiciel Chloé (Baudry & Denis, 1995).

Pour chaque taille de fenêtre une typologie (dite secondaire) a été réalisée en utilisant la même procédure d'ordination et de classement que pour les typologies primaires. Pour chaque zone d'étude deux typologies ont été créées, l'une fondée sur le type des pixels constitutifs des fenêtres et l'autre, sur la nature des contacts

TABLEAU I

Variables de caractérisation de l'occupation du sol.

Variabes	Type de mesure	Classes
Cultures (Cu)	Surface	0 : rien, 1 : 0-20 %, 2 : 20-40 %, 3 : 40-60 %, 4 : 60-80 %, 5 : 80-100 %
Prairies (Pr)	Surface	0 : rien, 1 : 0-20 %, 2 : 20-40 %, 3 : 40-60 %, 4 : 60-80 %, 5 : 80-100 %
Zones boisées (ZB)	Surface	0 : rien, 1 : 0-20 %, 2 : 20-40 %, 3 : 40-60 %, 4 : 60-80 %, 5 : 80-100 %
Jeune plantation, friche (JPF)	Surface	0 : rien, 1 : 0-20 %, 2 : 20-40 %, 3 : 40-60 %, 4 : 60-80 %, 5 : 80-100 %
Plan d'eau (PE)	Surface	0 : rien, 1 : 0-20 %, 2 : 20-40 %, 3 : 40-60 %, 4 : 60-80 %, 5 : 80-100 %
Carrière (Ca)	Surface	0 : rien, 1 : 0-20 %, 2 : 20-40 %, 3 : 40-60 %, 4 : 60-80 %, 5 : 80-100 %
Vergers (VHT, VBT)	Surface	0 : rien, 1 : 0-20 %, 2 : 20-40 %, 3 : 40-60 %, 4 : 60-80 %, 5 : 80-100 %
Affleurements rocheux (AR)	Surface	0 : rien, 1 : 0-20 %, 2 : 20-40 %, 3 : 40-60 %, 4 : 60-80 %, 5 : 80-100 %
Urbanisation dense (Ud)	Surface	0 : rien, 1 : 0-20 %, 2 : 20-40 %, 3 : 40-60 %, 4 : 60-80 %, 5 : 80-100 %
Urbanisation peu dense (Upd)	Surface	0 : rien, 1 : 0-20 %, 2 : 20-40 %, 3 : 40-60 %, 4 : 60-80 %, 5 : 80-100 %
Maisons isolées (Mi)	Effectif	0 : rien ; 1 : 1 ; 2 : 2 ; 3 : 3 ; 4 : 4 ; 5 : supérieur à 4
Voies de communication (VC)	Effectif	0 : rien ; 1 : 1 ; 2 : 2 ; 3 : 3 ; 4 : supérieur à 3
Chemin, sentier (CS)	Effectif	0 : rien ; 1 : 1 ; 2 : 2 ; 3 : 3 ; 4 : supérieur à 3
Arbres isolés (Ai)	Effectif	0 : rien ; 1 : 1 ; 2 : 2 - 5 ; 3 : 6-10 ; 4 : 11 - 15 ; 5 : supérieur à 15
Clapas (Cl) (tas de pierres)	Effectif	0 : rien ; 1 : 1 - 5 ; 2 : 6 - 10 ; 3 : 11 - 15 ; 4 : 16 - 20 ; 5 : supérieur à 20
Linéaire de muret (M)	Longueur	0 : rien ; 1 : 0 à 200 m ; 2 : 200 à 400 m ; 3 : 400 à 600 m ; 4 : 600 à 800 m ; 5 : 800 à 1 000 m
Haie (H)	Longueur	0 : rien ; 1 : 0 à 200 m ; 2 : 200 à 400 m ; 3 : 400 à 600 m ; 4 : 600 à 800 m ; 5 : 800 à 1 000 m
Linéaire de saules têtards (LST)	Longueur	0 : rien ; 1 : 0 à 200 m ; 2 : 200 à 400 m ; 3 : 400 à 600 m ; 4 : 600 à 800 m ; 5 : 800 à 1 000 m
Linéaire en eau (LE)	Longueur	0 : rien ; 1 : 0 à 200 m ; 2 : 200 à 400 m ; 3 : 400 à 600 m ; 4 : 600 à 800 m ; 5 : 800 à 1 000 m



Type 1	Zone de cultures
Type 2	Zone prairiale
Type 3	Pourtour des villages avec prairies et vergers
Type 4	Zone mixte, mais prairies dominantes
Type 5	Cultures dominantes et prairies

Figure 2. — Carte de la typologie primaire du secteur de Butten.

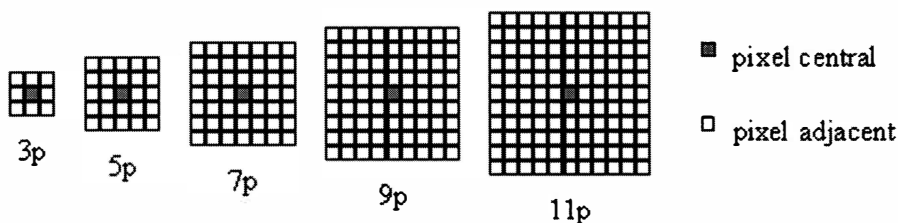


Figure 3. — Largeur des différentes fenêtres des agglomérations.

entre les pixels des fenêtres. Les fréquences des types secondaires dans la fenêtre où la Chevêche est présente ont été comparées à celles des fenêtres où la Chevêche est absente par un test du χ^2 au risque 0,05.

DÉTERMINATION D'UNE ÉCHELLE D'ANALYSE DE L'HABITAT DE LA CHEVÊCHE

Afin de déterminer l'échelle à laquelle la distribution de la Chevêche est la moins aléatoire possible, nous avons calculé, pour chaque échelle, la différence entre fréquence observée et fréquence attendue dans l'hypothèse d'une distribution aléatoire.

SUIVI DE LA CHEVÊCHE

Les Chevêches ont fait l'objet d'un inventaire selon la méthode de la repasse (Exo & Hennes, 1980) qui vise à localiser les mâles chanteurs au printemps. Cet

inventaire a été complété dans les Vosges du Nord d'un suivi des sites de nidification en nichoir. Ainsi les pixels où figure la présence de la Chevêche sont des pixels dans lesquels existe un site occupé par un mâle chanteur ou un couple nicheur.

RÉSULTATS

VOSGES DU NORD

Certaines variables, comme les voies de communication et les linéaires en eau, présentent une faible variabilité et sont donc peu discriminantes. Elles ont donc été éliminées de la suite de l'analyse.

Cinq types paysagers ont été identifiés (Fig. 2). Les sites occupés par la Chevêche (15 pixels à chouette) sont significativement plus présents dans les types 3 et 4.

Le type 3 est « urbain », il correspond aux villages ou aux zones proches des villages, environ deux voies de communication le traversent, sa surface compte jusqu'à 20 % de vergers hautes tiges et de 20 à 40 % de prairies.

Le type 4 est « mixte ». Il est couvert de zones prairiales en proportion importante (de 40 à 60 %) et de zones cultivées et boisées en proportions à peu près équivalentes (de 20 à 40 %). C'est également le type qui comporte le plus de jeunes boisements. Il possède aussi quelques vergers, mais bien moins que le type 3.

La figure 4 montre que, dans les Vosges du Nord, la répartition de la Chevêche est la moins aléatoire pour la fenêtre 5p si l'on considère les contacts entre les pixels et 3p si l'on considère les pixels eux-mêmes. À cette échelle,

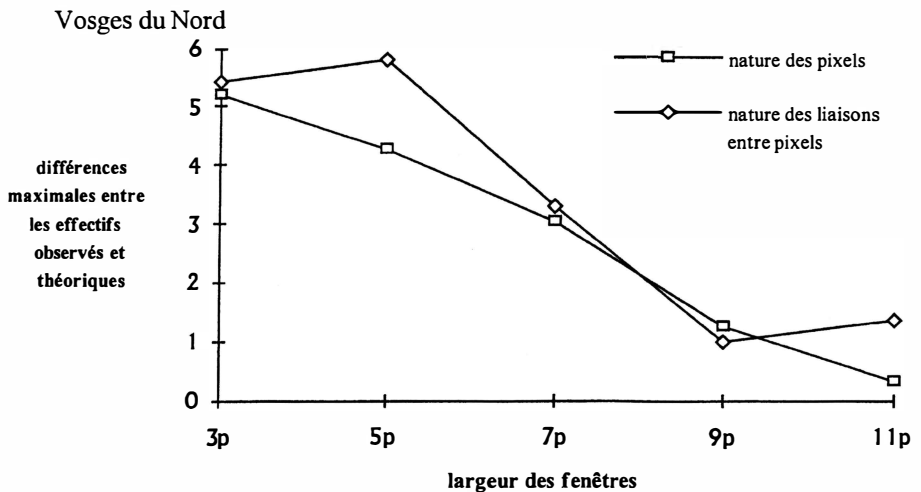


Figure 4. — Différences maximales entre les effectifs observés et théoriques pour chaque taille de fenêtre ; cas des Vosges du Nord.

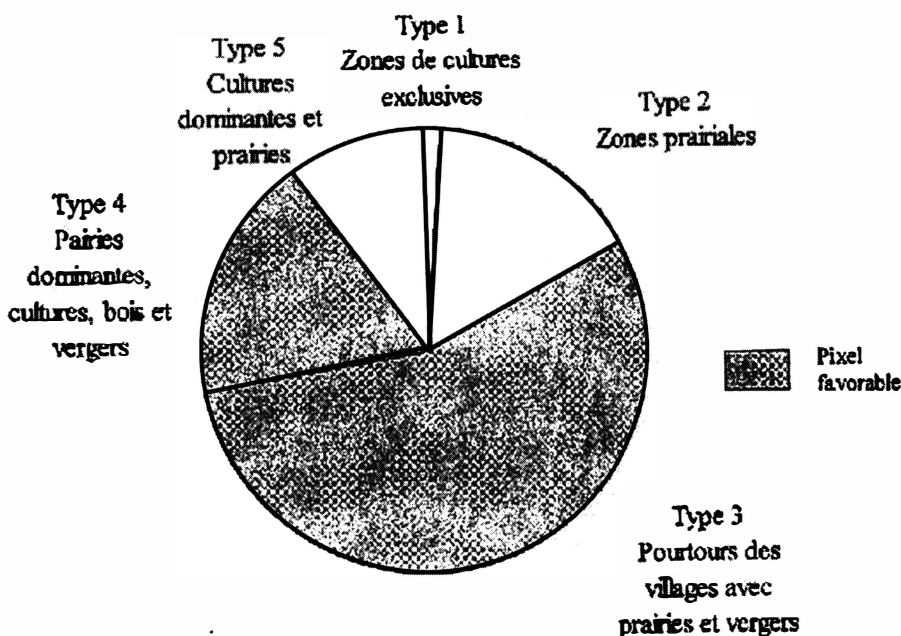


Figure 5. — Composition des fenêtres les plus favorables de 3 pixels de large dans le secteur des Vosges du Nord.

l'analyse du contenu des fenêtres où les chouettes sont présentes montre que la Chevêche accepte d'habiter des zones où de nombreux pixels défavorables existent (Fig. 5).

SCARPE-ESCAUT

Cinq types paysagers ont été dégagés. Les sites occupés par la Chevêche (50 pixels à chouette) sont significativement plus présents dans les types 3, 4 et 5.

Le type 3 est « mixte » avec des cultures, des prairies et des zones boisées mélangées. Nous notons la présence de quelques friches et de linéaires de saules têtards. Les autres éléments sont peu représentés.

Le type 4 est caractérisé par un mélange de prairies et de cultures, à peu près dans les mêmes proportions (de 20 à 40 % de sa surface). Les points d'eau sont ici très importants (de 20 à 40 %). Nous trouvons également quelques linéaires en eau, des linéaires de saules têtards, des arbres isolés et quelques habitations. L'observation de terrain montre que les prairies qui composent ce type de pixels sont des prairies humides. Ce type possède le plus de points d'eau et de linéaires en eau.

Enfin, le type 5 est caractérisé par la présence de cultures et de prairies, mais aussi de zones bâties. C'est le type des zones « urbaines » et associées. De fait, les voies de communication sont importantes (deux en moyenne) et nous trouvons également des arbres isolés, des haies et des linéaires de saules têtards.

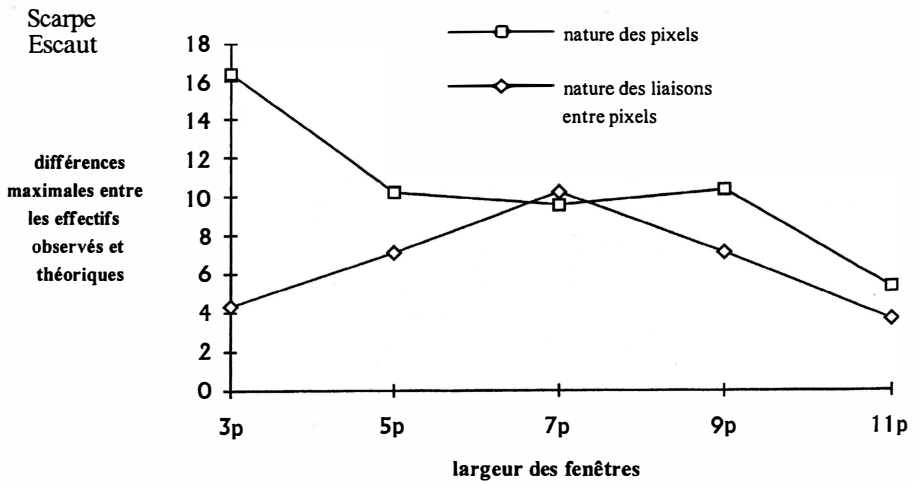


Figure 6. — Différences maximales entre les effectifs observés et théoriques pour chaque taille de fenêtre ; cas de la plaine de la Scarpe et de l'Escaut.

La figure 6 montre que en Scarpe-Escaut, la répartition de la Chevêche est la moins aléatoire pour la fenêtre 7p si l'on considère les contacts entre les pixels et 3p si l'on considère les pixels eux-mêmes. À cette échelle, l'analyse du contenu des fenêtres où les chouettes sont présentes montre que la Chevêche tolère des zones où des pixels défavorables existent (Fig. 7).

CAUSSE MÉJEAN

Huit types différents ont été révélés. Les sites occupés par la Chevêche (25 pixels à chouette) sont significativement plus présents dans les types 3 et 4.

Le type 3 comporte des zones cultivées et des zones prairiales en proportions égales (de 40 à 60 % de sa surface). Ce type inclut les villages et hameaux du secteur étudié, des voies de communications, des arbres isolés et quelques haies.

Le type 4 est caractérisé par une proportion conséquente de prairies (de 60 à 80 %) et une proportion nettement inférieure de cultures (jusqu'à 20 %). Un faible nombre de *clapas* (tas de pierres en patois cévenol) (de 1 à 5 pour un pixel) y est relevé par rapport aux autres types paysagers et la présence de quelques friches et affleurements rocheux.

La figure 8 montre que, sur le Causse Méjean, la répartition de la Chevêche est la moins aléatoire pour la fenêtre 3p si l'on considère les contacts entre les pixels et 3p si l'on considère les pixels eux-mêmes. À cette échelle, l'analyse du contenu des fenêtres où les chouettes sont présentes montre que la Chevêche tolère des zones où des pixels défavorables existent (Fig. 9).

DISCUSSION

Cette étude est la première visant à définir une fenêtre paysagère optimale expliquant la distribution de la Chevêche au moment de la reproduction. Elle est

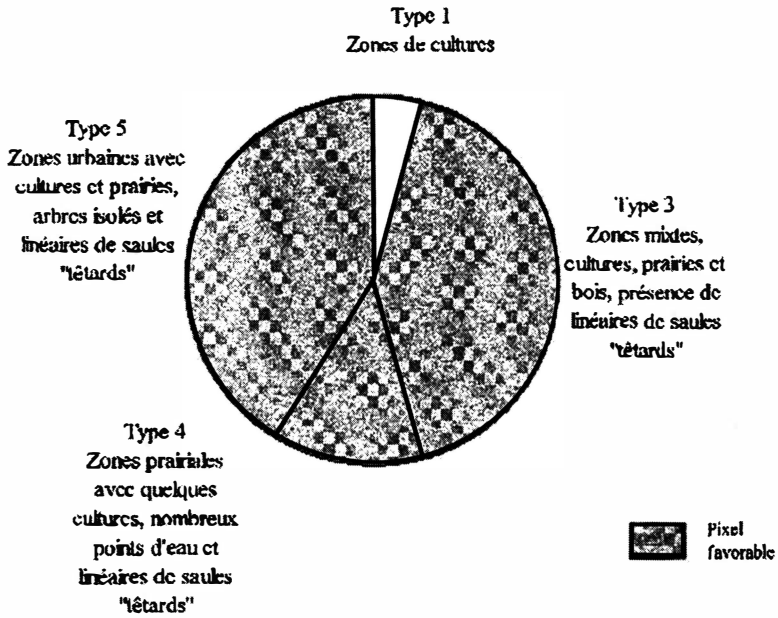


Figure 7. — Composition des fenêtres les plus favorables de 3 pixels de large dans le secteur de la Scarpe et de l'Escaut.

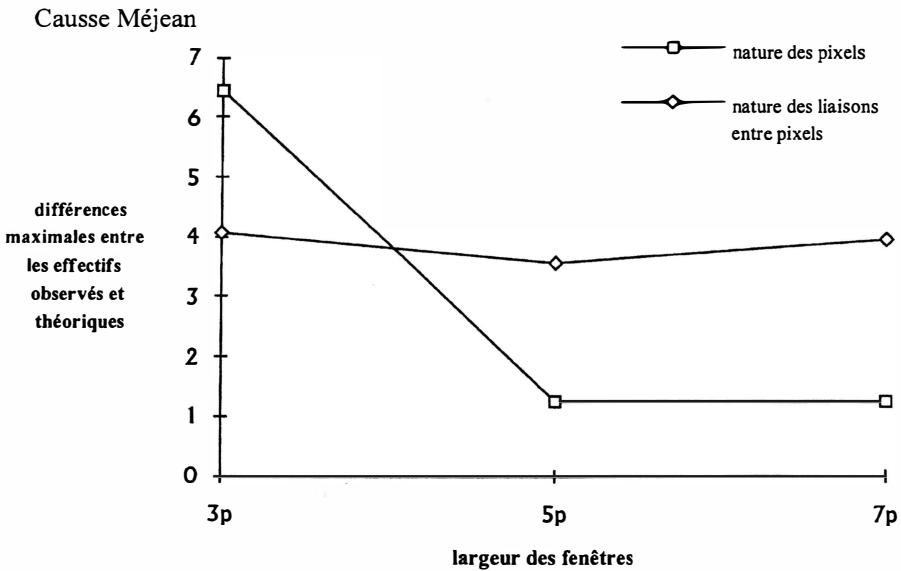


Figure 8. — Différences maximales entre les effectifs observés et théoriques pour chaque taille de fenêtre ; cas du Causse Méjean.

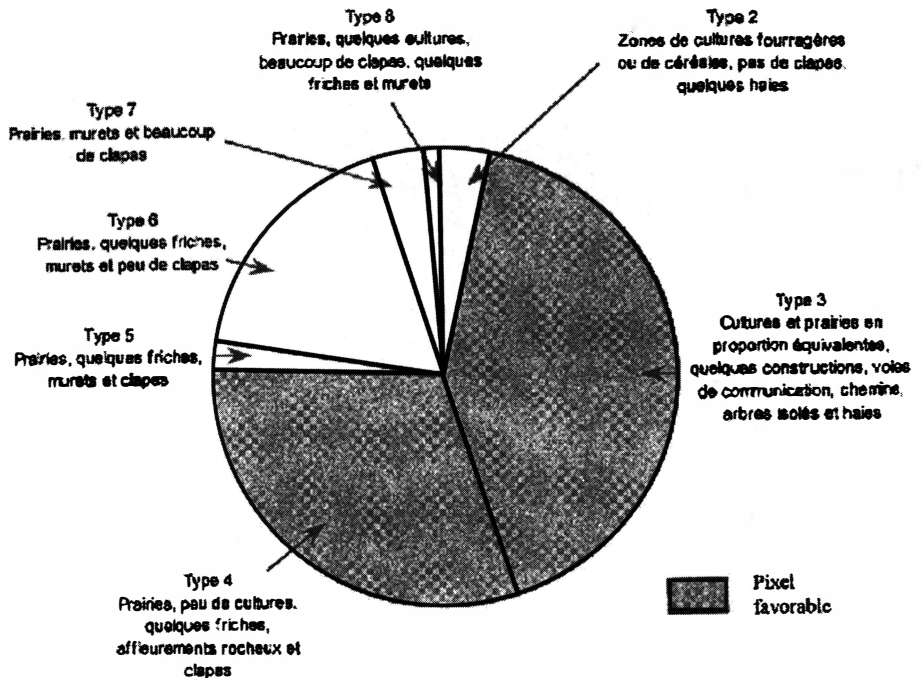
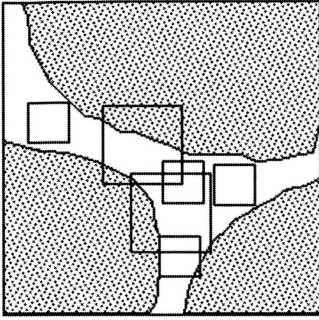


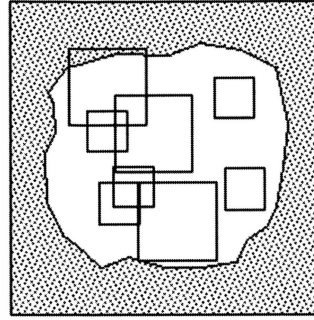
Figure 9. — Composition des fenêtres les plus favorables de 3 pixels de large dans le secteur du Causse Méjean.

fondée sur l'analyse de la composition de pixels élémentaires, leur agglomération hiérarchique et la recherche des tailles de fenêtres définies comme « optimales » où une sur-représentation statistique de l'espèce est observée. Elle montre que les fenêtres où la Chevêche est sur-représentée sont comprises entre 56 ha (Causse Méjean et Vosges du Nord) et 156 ha (Scarpe-Escaut). Cette sur-représentation décroît rapidement dans le Causse Méjean et les Vosges du Nord lors de l'agrandissement de la taille de la fenêtre car on intègre alors de larges surfaces de milieux défavorables (friches arbustives, steppe à ovins homogène dans le Causse Méjean ; forêt, grande culture, zones bâties dans les Vosges du Nord). Cette décroissance est moindre en Scarpe-Escaut, car la zone d'étude ne comporte pas de grandes surfaces d'habitats défavorables en un seul bloc (Fig. 10).

Ces fenêtres sont constituées d'un ensemble de pixels favorables et défavorables dans une proportion définie. Ainsi, dans le Causse Méjean, la fenêtre paysagère la plus favorable est constituée pour les deux tiers de pixels favorables (cultures et prairies avec chemins et clapas). Dans les Vosges du Nord, la fenêtre paysagère la plus favorable est constituée pour plus de la moitié de sa surface de pixels favorables (périphérie de villages avec prairies et vergers de haute tige), mais aussi de pixels défavorables (cultures dominantes). En Scarpe-Escaut, la fenêtre paysagère la plus favorable est constituée de 90 % de pixels favorables (zones bâties avec culture et prairie). Cette analyse se heurte cependant à un obstacle méthodologique majeur : par exemple, dans le Causse Méjean et dans les



Causse Méjean



Plaine de la Scarpe et de l'Escaut
(idem pour les secteurs de Nivelles et Wallers)

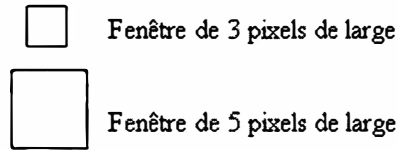
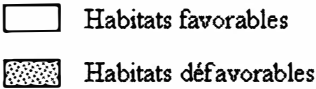


Figure 10. — Positionnement de fenêtres sur les zones d'études du Causse Méjean et de la plaine de la Scarpe et de l'Escaut.

Vosges du Nord, il n'existe pas de surface suffisante pour qu'une fenêtre de 56 ha puisse inclure uniquement des habitats favorables. La taille de la fenêtre d'analyse dépend donc à la fois des besoins minimums de l'espèce vis-à-vis des ressources disponibles dans le paysage et des contraintes spatiales que la structure générale du paysage impose à l'étude. Il n'en reste pas moins que dans les systèmes de production agricole actuels, les paysages favorables sont des fenêtres correspondant à des agrosystèmes où les différents modes d'occupation du sol sont conduits sur des parcelles de faible surface.

Génot & Wilhelm (1993) estiment que le domaine vital mensuel de l'espèce est compris entre 5 et 107 ha (moyenne 31 ha ; n = 29), valeurs comparables à celles de la taille des fenêtres optimales. Cette étude montre donc que la Chevêche peut tirer parti d'habitats qui ne lui sont apparemment pas entièrement favorables et s'accommoder de milieux anthropisés ouverts pourvu qu'une certaine diversité incluant des éléments paysagers favorables soit maintenue. Cette diversité est la conséquence du maintien d'un parcellaire de petite taille, laissant présents des espaces économiquement marginaux. Ces derniers sont, dans le Causse Méjean, la steppe à ovin associée à la polyculture, dans les Vosges du Nord les vergers de haute tige, en Scarpe-Escaut, les saules et les prairies qui leur sont associées. L'habitat de la Chevêche requiert de façon impérative une matrice prairiale (ou steppique).

La présente étude montre qu'une analyse paysagère menée sur des fenêtres excédant 56 ha ou 156 ha selon les zones d'étude sont inadéquates pour expliquer au mieux la distribution de l'espèce par des variables paysagères. Elle ne permet cependant pas de conclure que des fenêtres de taille inférieure seraient inadéqua-

tes. Les études menées à cette dernière échelle d'analyse ont cependant montré leur insuffisance (Loske 1986 ; Génot 1990 ; Van Nieuwenhuysse & Nollet 1981). Il semble également que les facteurs paysagers n'expliquent pas seuls la distribution de la Chevêche (Van Nieuwenhuysse & Bekaert, à paraître). Le domaine d'application d'une étude de causalité paysagère de la distribution de l'espèce serait optimale pour des étendues d'espace de quelques dizaines à quelques centaines d'hectares. De telles études font actuellement appel à un Système d'Information Géographique, de plus en plus utilisé dans les analyses d'habitat (Buchanan, 1997) associés à des modèles prédictifs pour la répartition d'espèces animales (Pereira *et al.*, 1991) ou végétales (Sperduto & Congalton, 1996).

REMERCIEMENTS

Nous remercions la Direction de la Recherche et des Affaires Economiques Internationales du Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement qui a financé cette étude. Nos remerciements vont également à Fabrice Desorts et Michel Marchyllie du Parc naturel régional Scarpe-Escaut et Jean Bonnet du Parc national des Cévennes pour leur aide précieuse. Enfin nous tenons à remercier Jean-Louis Martin du CNRS de Montpellier pour avoir relu et amélioré cet article et Olivier Timsit de l'Université de Rennes pour avoir complété la bibliographie sur l'écologie du paysage.

RÉFÉRENCES

- ANDREN, H. (1994). — Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat : a review. *Oikos*, 71 : 355-366.
- BAUDRY, J. (1992). — Approche spatiale des phénomènes écologiques : détection des effets d'échelle. Hiérarchies et échelles en écologie in *Naturalia publications* : 157-171.
- BAUDRY, J. & DENIS, D. (1995). — *Chloé : utilitaire d'analyse de l'hétérogénéité d'une image (fichiers image IDRISI)*. INRA SAD Armorique. Rennes. 5 p.
- BUCHANAN, J.T. (1997). — A spatial analysis of the Burrowing Owl (*Speotyto cunicularia*) population in Santa Clara County, California, using a Geographical Information System. Pp. 90-96, in : Duncan, J.R., Johnson, D.H. & Nicholls, T.H. (eds). *Biology and Conservation of Owls of the Northern Hemisphere*. Winnipeg, Manitoba, Canada, USDA Forest Service, General Technical report NC-190.
- BUREL, F., BAUDRY, J., CLERGEAU, P., CONSTANT, P. & EYBERT, M.C. (1992). — Approche spatiale des phénomènes écologiques : échelles et hiérarchies. *Bull. Ecol.*, 23 : 93-101.
- BUREL, F., BAUDRY, J., BUTET, A., CLERGEAU, P., DELETTRE, Y., LE CŒUR, D., DUBS, F., MORVAN, N., PAILLAT, G., PETIT, S., THENAIL, C., LEFEUVRE, J.C. & BRUNEL, E. (1998). — Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica*, 15 : 401-415.
- CAREY, A.B. & PEELER, K.C. (1995). — Spotted owls : resource and space use in mosaic landscapes. *J. Raptor Res.*, 29 (4) : 223-239.
- CAREY, A.B., HORTON, S.P. & BISWELL, B.L. (1992). — Northern Spotted owls : influence of prey base and landscape character. *Ecological Monographs*, 62 : 223-250.
- CLERGEAU, P. & BUREL, F. (1997). — The role of spatio-temporal connectivity on tree creeper distribution at the landscape level. *Landscape and urban planning*, 38 : 37-43.
- DUNNING, J.B., DANIELSON, B.J. & PULLIAM, H.R. (1992). — Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65 : 169-175.
- EASTMAN, J.R. (1992). — *IDRISI version 4.0 ; User's guide*. IDRISI production. Clark University. 178 p.
- EXO, K.-M. & HENNES, R. (1980). — Beitrag zur Populationsökologie des Steinkauzes (*Athene noctua*) - eine Analyse deutscher und niederländischer Ringfunde. *Vogelwarte*, 30 : 162-179.

- GÉNOT, J.-C. (1990). — Habitat et sites de nidification de la Chouette chevêche, *Athene noctua* Scop., en bordure des Vosges du Nord. *Ciconia*, 14 : 85-116.
- GÉNOT, J.-C. & WILHELM, J.L. (1993). — Occupation et utilisation de l'espace pour la Chouette chevêche (*Athene noctua* Scop), en bordure des Vosges du nord. *Alauda*, 61 : 181-194.
- GÉNOT, J.-C. (1994.) — Chouette chevêche ou Chevêche d'Athéna (*Athene noctua*). Pp. 398-401, in : Yeatman-Berthelot, D. & Jarry, G. (eds). *Nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France 1985-1989*. Société Ornithologique de France, Paris.
- GÉNOT, J.-C., JUILLARD, M. et VAN NIEUWENHUYSE, D. (1997). — Little Owl *Athene noctua*. Pp. 408-409, in : Hagemer, W.J.M. & Blair, M.J. (eds). *The EBCC Atlas of European Breeding Birds : Their Distribution and Abundance*. T & AD Poyser, London.
- LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P. (1984). — *Le traitement multiple des données écologiques, Écologie numérique, tome I (2^e édition)*. Masson. Presses de l'université du Québec.
- LOSKE, K.H. (1986). — Zum habitat des Steinkauzes (*Athene noctua*) in der Bundesrepublik Deutschland. *Die Vogelwelt*, 107 : 81-101.
- PEREIRA, J.M., ITAMI, C. & ITAMI, R.M. (1991). — GIS-based habitat modelling using logistic multiple regression : a study of the Mt Graham Red Squirrel. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 57 : 1475-1476.
- SPERDUTO, M.B. & CONGALTON, R.G. (1996). — Predicting rare orchid (small whorled pogonia) habitat using GIS. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 62 : 1269-1279.
- VAN DORP, D. & OPDAM, P.F.M. (1987). — Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities. *Landscape Ecology*, 1 : 59-73.
- VAN NIEUWENHUYSE, D. & NOLLET, F. (1991). — Étude du biotope de la Chouette chevêche (*Athene noctua*) à l'aide du programme de groupement TWINSpan. *Oriolus*, 57 : 57-61.
- VAN NIEUWENHUYSE, D. & BEKAERT, M. (2001). — Modèle de régression logistique de prédiction de la qualité d'habitat de la Chevêche d'Athéna (*Athene noctua*) à Herzele, Flandre Orientale (nord-est de la Belgique). In : Génot, J.-C., Lapios, J.-M., Lecomte, P. et Leigh, R. (eds). *Chouette chevêche et territoires*. Champ-sur-Marne, ILOWG. *Ciconia*, in press.
- WIENS, J.A. (1989). — Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3 : 385-397.
- WIENS, J.A., STENSETH, N.C., VAN HORNE, B. & IMS, R.A. (1993). — Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, 66 : 369-380.