



HAL
open science

Species-habitats relationships : from theory to applied issues

Martin Jeanmougin

► **To cite this version:**

Martin Jeanmougin. Species-habitats relationships : from theory to applied issues. Biodiversity and Ecology. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2017. English. NNT : 2017MNHN0016 . tel-01803707

HAL Id: tel-01803707

<https://theses.hal.science/tel-01803707v1>

Submitted on 30 May 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2017

N°attribué par la bibliothèque
□□□□□□□□□□□□□□

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : Ecologie – Biologie de la Conservation

Présentée et soutenue publiquement par

Martin Jeanmougin

Le 30 Janvier 2017

**Relations entre espèces et habitats : de la théorie aux
enjeux appliqués**

Sous la direction de : **Romain Julliard et Emmanuelle Porcher**

JURY :

Mme. Porcher, Emmanuelle	Professeure, Muséum national d'histoire naturelle, UMR 7204 Centre d'écologie et des sciences de la conservation, Paris	Directeur de Thèse
M. Julliard, Romain	Professeur, Muséum national d'histoire naturelle, UMR 7204 Centre d'écologie et des sciences de la conservation, Paris	Directeur de Thèse
Mme. Burel, Françoise	Directrice de Recherche, Université de Rennes 1, UMR 6553 Ecosystèmes, biodiversité, évolution, Rennes	Rapporteur
M. Foltête, Jean-Christophe	Professeur, Université de Bourgogne Franche-Comté, UMR 6049 Théoriser et modéliser pour aménager, Besançon	Rapporteur
M. Barnagaud, Jean-Yves	Maître de Conférences, École pratique des hautes études, UMR 5175 Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive, Montpellier	Examineur
M. Bretagnolle, Vincent	Directeur de Recherche, UMR 7372 Centre d'études biologiques de Chizé, Chizé	Examineur

"Definitions of habitats, or rather lack of it, is one of the chief blind spots in Zoology."

Charles Sutherland Elton, 1966

« Tout paysage se présente d'abord comme un immense désordre qui laisse libre de choisir le sens que l'on préfère lui donner. »

Claude Levi Strauss, 1955

Remerciements

Je voulais tout d'abord remercier le jury qui a bien voulu évaluer mon travail : Jean-Christophe Foltête et Françoise Burel en tant que rapporteur, Jean-Yves Barnagaud et Vincent Bretagnolle en tant qu'examineur.

Je souhaite remercier mes directeurs de thèse, Emmanuelle Porcher et Romain Julliard qui m'ont permis de mener à bien ce projet de thèse et qui m'ont fait confiance, ainsi que Laurent Poncet et Julien Touroult du Service du Patrimoine Naturel, sans qui ce projet n'aurait pas pu voir le jour.

Un grand merci à mes collaborateurs, charnières importantes de ce projet de thèse. Yves Meinard en premier lieu, rencontré un peu (un peu seulement) par hasard et qui grâce à son dynamisme a su m'embarquer dans des aspects que je n'entrevois qu'à peine. David Sheeren et Sébastien Bonthoux avec qui j'ai passé une semaine d'oxygénation scientifique à un moment où j'en avais besoin. Semaine qui s'est poursuivie même si pour l'instant, cela ne nous a pas permis de concrétiser quelque chose...mais je n'oublie pas ! Enfin, Alexandre Robert qui malgré le fait que je vienne le voir tous les six mois, a toujours été d'attaque pour me donner un peu de temps dans l'analyse de mes données de demoiselles, bien qu'annexes à ma thèse, chers à mes yeux.

Et merci à tous mes compagnons du CESCO, ceux qui sont toujours là et qui participeront encore à l'ambiance bien particulière que l'on trouve dans ce laboratoire et merci à ceux que j'y ai croisé, qui sont maintenant parti vers d'autres horizons mais que j'espère bien recroiser de-ci de-là. Je préfère ne citer personne au risque d'oublier et de froisser les susceptibilités. Normalement, le lecteur assidu des remerciements s'y reconnaît alors oui, sache que c'est toi, lecteur, que je remercie avant tout.

Enfin, tout de même, un peu à part du monde scientifique, ma famille. Elle qui m'a toujours soutenu dans mes études, dur de ne pas la remercier. Je sais que ce n'était pas facile de savoir ce que je foutais à Paris mais parfois je ne le savais pas moi non-plus. Et je crois que ça, vous l'aviez un peu compris. C'est le principal.

Alors voilà, merci à tous et bonne lecture !

Resumé

Le constat actuel d'une perte de biodiversité est largement partagé au sein de la communauté scientifique mais également auprès du public et du monde politique. L'attention portée depuis plus d'une décennie aux changements climatiques et à leurs effets sur la biodiversité a parfois conduit à négliger le principal facteur d'érosion de la biodiversité : la destruction des habitats. Même s'il n'est pas oublié, ce facteur reste cependant moins étudié car plus difficile à cerner ou mesurer. En effet, les relations qui lient les espèces à leurs habitats sont complexes et mesurer un changement de température semble plus abordable dans l'absolu qu'analyser un changement dans l'habitat, surtout quand ce dernier n'est pas clairement défini. La question de la définition et de la représentation de l'habitat en écologie est ainsi à la base de ce projet de thèse, qui vise à mieux connaître les relations qui lient espèces et habitats pour mieux comprendre l'érosion de la biodiversité.

Le but de cette thèse est d'étudier les relations entre espèces et habitats avec un focus particulier sur leurs différentes composantes : (i) l'habitat, à travers la question de sa définition en écologie et de son importance en conservation, (ii) les liens entre espèces et habitats, à travers la question des échelles spatiales et (iii) les espèces, à travers la question de leur spécialisation aux habitats. J'ai donc abordé dans une première partie l'histoire et l'évolution du concept d'habitat en écologie et à ses implications en conservation. Je me suis ensuite focalisé sur divers aspects qui régissent les relations écologiques entre espèces et habitats.

En particulier, dans une seconde partie et à travers le prisme de l'écologie du paysage, je me suis intéressé aux problématiques autour des effets d'échelles spatiales via une étude sur la distribution d'espèces d'arthropodes dans les paysages métropolitains mesurés à différentes échelles spatiales. J'ai pu mettre en évidence que les échelles spatiales de réponses des espèces aux mesures du paysage sont très variables et ceci indépendamment de la représentation choisie du paysage. La théorie prédirait pourtant une certaine cohérence en fonction par exemple de certains traits écologiques. Ce cas d'étude démontre plus largement que les relations entre espèces et mesures de l'environnement ne sont pas forcément substituables et que l'échelle spatiale en est l'une des principales raisons.

Dans une troisième partie, je me suis concentré sur la spécialisation des espèces et j'ai tâché de comprendre comment des espèces dites spécialistes pouvaient se répartir le long d'un gradient continu d'habitat. Selon leurs niveaux de spécialisation, j'ai pu montrer que les espèces ne se répartissaient pas de manière similaire le long du gradient. Les espèces spécialistes sont plus particulièrement présentes dans les milieux homogènes du gradient

et semblent s'effacer au profit d'espèces plus généralistes dans les milieux hétérogènes. Il apparaît donc qu'il n'y aurait pas de spécialisations particulières des espèces aux milieux hétérogènes.

La dernière partie aborde l'implication du concept d'habitat dans les politiques publiques de conservation en prenant comme exemple l'une des plus importantes politiques de conservation au niveau mondial, la directive Habitats de l'Union européenne. J'ai pu évaluer la directive Habitats en analysant différents critères, touchant autant à ses aboutissements qu'à sa construction et à sa légitimation en matière de conservation. A travers des exemples concrets et l'analyse du corpus bibliographique, j'ai pu identifier d'importantes lacunes de connaissances au sein de la directive qui entravent ces critères. Ce travail met en évidence un découplage entre les aspects scientifiques et leurs applications dans la directive et questionne l'opportunité d'utiliser le niveau habitat pour répondre à des problématiques de conservation.

Finalement, ce travail de thèse a permis de mettre en évidence certaines complexités qui gouvernent les relations entre espèces et habitats et il offre des pistes pour mieux les appréhender et pousse aussi à penser autrement ces relations pour mieux les comprendre.

Table des matières

1	Introduction	1
1.1	La crise de la biodiversité : différents facteurs et un mauvais focus	1
1.2	Espèces et habitats : des définitions complexes	4
1.2.1	L'espèce	4
1.2.2	L'habitat	5
1.3	Les mesures écologiques des relations entre espèces et habitats	11
1.3.1	Habitats et paysages	11
1.3.2	Spécialisation des espèces	14
1.4	Les relations espèces-habitats dans les sciences de la conservation	17
1.5	Utilisation des données de sciences citoyennes	21
1.5.1	Suivi photographique des insectes pollinisateurs (Spipoll)	21
1.5.2	Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC)	23
1.6	Résumé et buts de la thèse	23
2	Le concept d'habitat	27
2.1	Article : The concept of habitat	28
3	Pollinisateurs et échelle spatiale	41
3.1	Article : Inconstant spatial scale in species-landscape relationships	42
4	Spécialisation, habitats et espèces	81
4.1	Article : Specialization on heterogeneous landscape	82
5	Évaluation de la Directive Habitats	105
5.1	Article : Mismatch between habitat science and habitat directive	106
6	Discussion générale, limites et perspectives	131
6.1	La spécialisation comme mesure des relations espèces-habitats ?	132
6.2	Échelle spatiale et « habitat » en écologie des paysages	133
6.2.1	Quelles solutions faut-il préconiser ?	136

TABLE DES MATIÈRES

6.2.2	Limites de l'analyse multi-échelles sur les paysages	137
6.3	Politique publique et « habitat »	138
6.4	Conclusion et perspectives générales	140
6.4.1	Urgence et précipitation?	140
6.4.2	Un habitat vaut mieux que deux tu l'auras	140
6.4.3	Un langage commun pour les futurs outils de la conservation? . . .	141

Chapitre 1

Introduction ¹

1.1 La crise de la biodiversité : différents facteurs et un mauvais focus

Le constat d'un déclin important de la biodiversité du fait de changement environnementaux d'origine anthropique est aujourd'hui largement partagé dans la communauté scientifique et même dans la société (Collen *et al.*, 2009; Pimm *et al.*, 2014). Derrière le terme « biodiversité », on peut mettre beaucoup de choses mais force est de constater que quel que soit le référentiel de biodiversité considéré, on montre actuellement une baisse, que ce soit en termes de nombres d'espèces au niveau global, en termes d'abondances ou encore de complexité des interactions entre espèces ou même de nos relations, de nos expériences, en tant qu'humain, à cette biodiversité (Soga et Gaston, 2016; Chan *et al.*, 2016). Pourtant, il est aussi largement reconnu que la biodiversité joue un rôle central et important, par exemple en octroyant à l'humanité des services gratuits, dits services écosystémiques (Mace *et al.*, 2012; Bennett *et al.*, 2015; Oliver et Roy, 2015).

Les facteurs anthropiques de cette baisse sont multiples et eux aussi de mieux en mieux reconnus. Les changements d'utilisation des sols, le changement climatique, les pollutions, la surexploitation ou encore les espèces invasives sont parmi les facteurs principaux (Pereira *et al.*, 2012) mais ils sont rarement étudiés de manière conjointe dans les « scénarios de biodiversité » qui visent à comprendre et prédire l'impact de ces facteurs sur la biodiversité (Titeux *et al.*, 2016a). La création du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) en 1988 et les travaux de recherche qui en ont découlé ont joué un rôle majeur dans la prise de conscience de l'importance du changement clima-

1. Ce chapitre introductif reprend certains passages du rapport de synthèse bibliographique sur les relations entre les espèces et leurs habitats publiés pour le compte du « Ministère de l'écologie » (dernière dénomination en date : Ministère de l'environnement, de l'énergie et de la mer) via le Service du Patrimoine Naturel (SPN, Jeanmougin *et al.*, 2014). Ce rapport est consultable depuis le site internet du SPN.

tique, accentuant d'autant plus la recherche en écologie sur ce facteur (i.e. le changement climatique). En effet, le changement climatique est devenu central dans l'étude des scénarios de biodiversité. Dans une récente analyse Titeux *et al.* (2016b) ont montré que 85% des recherches qui s'intéressent à des projections futures de biodiversité ne s'intéressent qu'aux changements dans les conditions climatiques (Figure 4.4).

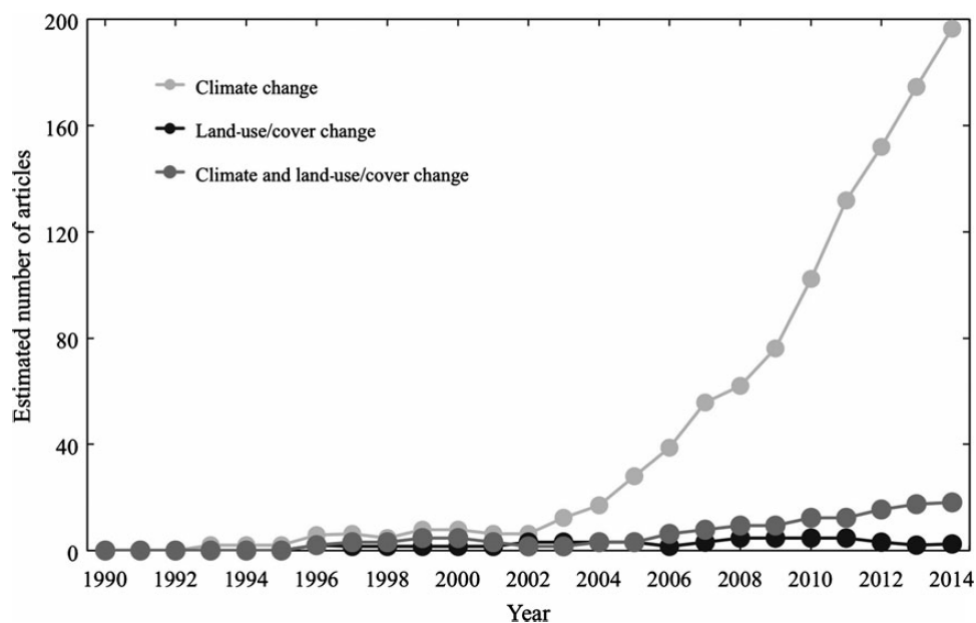


FIGURE 1.1 – Estimation de l'utilisation de données issues des scénarios de changement climatique, de mode d'occupation et d'utilisation des terres et des deux combinés pour expliquer les scénarios de biodiversité. Tiré de Titeux *et al.* (2016b).

Cependant, le changement climatique n'a jamais été caractérisé comme la première cause d'érosion de la biodiversité même si son impact pourrait aller en se renforçant dans les prochaines décennies (Bellard *et al.*, 2012). Les changements de mode d'occupation des sols induits par les activités anthropiques et donc la dégradation et la destruction des habitats sont depuis longtemps considérés comme la première cause du déclin de la biodiversité (Dirzo et Raven, 2003; Newbold *et al.*, 2015). Au niveau global, ces changements sont principalement dus à l'augmentation des terres agricoles et à l'urbanisation. Par exemple, Ellis *et al.* (2010) évalue que la surface des terres utilisées pour l'agriculture et l'environnement urbain est passée de 5% en 1700 à 39% en 2000. La composition des communautés d'espèces semble dépendre fortement des différents modes d'utilisation des sols. Ainsi, les changements dans les usages des sols et leur forte homogénéisation induisent une homogénéisation globale des communautés d'espèces (Newbold *et al.*, 2016). De plus, la destruction directe des habitats d'espèces induite par ces changements d'usages des sols impacte fortement les populations des espèces et cela de manière directe mais aussi

décalée dans le temps (e.g. le principe de la dette d'extinction; Tilman *et al.*, 1994). Ainsi, la fragmentation des habitats est l'un des principaux facteurs qui tend à réduire la persistance des populations.

Les mécanismes expliquant l'impact de la fragmentation sur les espèces ont été largement étudiés et plusieurs théories générales ont émergé pour expliquer ces patrons (Haila, 2002). La théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967) est l'un des cadres théoriques majeurs permettant de prédire les effets de la perte d'habitat et de la fragmentation sur les espèces (Figure 1.2). Cette théorie, d'abord pensée par l'exemple insulaire, s'applique également pour comprendre la persistance des espèces dans un paysage comme une dichotomie entre une matrice, négative ou neutre pour l'espèce et des « îlots » d'habitat dans cette matrice où l'espèce persiste. L'autre grande théorie est la théorie des métapopulations (Hanski, 1998) qui découle de la théorie de la biogéographie insulaire et met en exergue les relations existant entre les populations pour expliquer leurs persistance. Cependant, d'un point de vue empirique, les résultats sur l'impact de la fragmentation montrent certaines contradictions (Betts *et al.*, 2014) et les modèles théoriques, leurs limites.

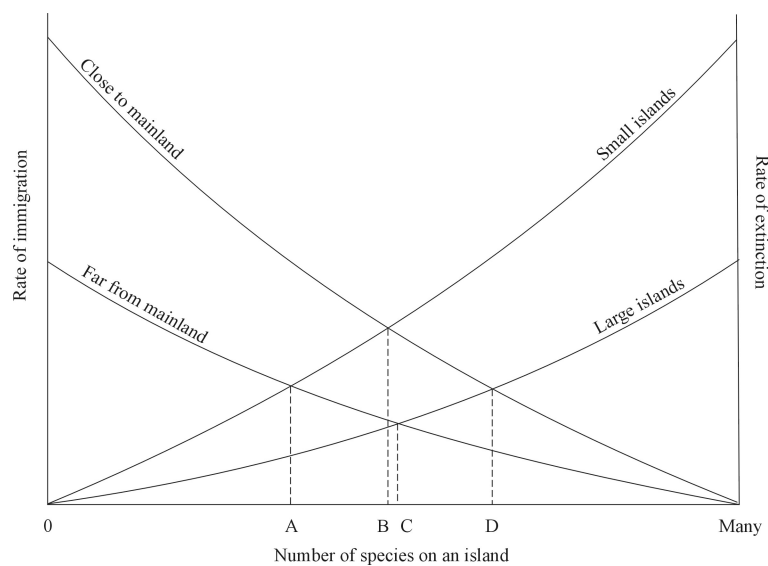


FIGURE 1.2 – Représentation graphique de la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967). Le nombre d'espèces sur une île va dépendre de sa surface (plus l'île est grande, plus elle contiendra d'espèces) et de sa distance au continent (i.e. la source, plus l'île en est proche, plus elle contiendra d'espèces) régit par les mécanismes écologiques de colonisation/extinction. Les points A, B, C et D correspondent à des compromis entre ces deux facteurs. Cette théorie peut être transposée à un paysage théorique composé d'une dichotomie entre matrice et habitat. Plus le patch d'habitat dans la matrice sera grand, plus il contiendra d'espèces (ou d'individus) et plus il sera proche d'un autre patch source, plus le nombre d'espèces ou d'individus sera important.

Même si la destruction des habitats est la première cause du déclin de la biodiversité

peu d'études s'appliquent à intégrer le facteur « habitat » dans l'analyse des scénarios de biodiversité (Figure 4.4). Le GIEC a donné des outils très performants aux écologues pour qu'ils puissent analyser l'impact du changement climatique sur la biodiversité mais il n'existe pas réellement aujourd'hui d'outils similaires pour prédire les changements dans l'utilisation et l'occupation des sols. Il manque l'impulsion d'une plateforme scientifique générale identique au GIEC pour coordonner de telles modélisations. La plateforme intergouvernementale sur la biodiversité et les services écosystémiques (IPBES) devrait jouer ce rôle dans le futur (Titeux *et al.*, 2016b).

Prédire et comprendre l'impact des changements d'usages des sols sur la biodiversité est au cœur des problématiques de l'écologie et relève donc d'une meilleure compréhension des relations qui lient les espèces à leurs habitats. Si les espèces sont l'une des pierres angulaires de la conservation, elles peuvent s'étudier à différents niveaux d'organisation, de l'individu jusqu'à l'espèce comme entité à part entière. On peut ainsi s'intéresser à l'espèce dans son ensemble (e.g. extinction d'une espèce) ou seulement à certaines populations ou à des individus en particulier. L'habitat quant à lui est l'un des paradigmes le plus fondamental en écologie et pourtant l'un des moins questionné (Mitchell, 2005).

1.2 Espèces et habitats : des définitions complexes

« Espèce » et « Habitat » sont deux concepts centraux en écologie. Cette partie aborde ces deux concepts et présente comment ils se définissent dans le cadre de l'étude de leurs relations.

1.2.1 L'espèce

De nombreuses définitions du concept d'espèce ont jalonné l'histoire des sciences (Cracraft, 1989; Jolly, 2014; Mallet, 2008; Queiroz, 2007; Ruse, 1969; Simpson, 1951). La définition de Mayr (1942), basée sur un concept biologique de la notion d'espèce, fait partie des plus connues. Elle statue qu'une espèce est une population ou un ensemble de populations, dont les individus peuvent effectivement ou potentiellement se reproduire entre eux et engendrer une descendance viable et féconde, dans des conditions naturelles. On parle alors d'un critère d'interfertilité. Mais d'autres définitions du concept ont émergé basées sur des approches génotypiques ou encore en lien avec la théorie de la niche écologique (Mayr, 1963).

Un consensus semble aujourd'hui se former autour d'une définition plus évolutive prenant en compte l'histoire évolutive des espèces par l'étude des lignées (Jolly, 2014; Mallet, 1995; Queiroz, 2005, 1998). Une espèce est ainsi définie comme un ensemble d'individus

ou de populations ayant une histoire évolutive indépendante d'autres populations. Cependant, malgré ce consensus, des questions similaires demeurent car lorsqu'il s'agit de ségréger concrètement les unités évolutives indépendantes, on retombe sur les mêmes critères : interfertilité, divergence moléculaire, caractères morphologiques, niche écologique, biogéographie, etc. Le débat est encore aujourd'hui important au sein de la communauté scientifique autour de cette notion d'espèce et surtout autour des critères applicables en pratique (Hey *et al.*, 2003; Queiroz, 2007) pour délimiter ces entités taxonomiques.

Cependant, lorsque l'on aborde la question des relations entre les espèces et leurs habitats, on s'intéresse à différents niveaux d'organisation biologique. Dans cette relation, l'espèce, qui à la base désigne donc une entité taxonomique, est en fait généralement abordée au niveau de la population et de l'individu. Ainsi, dans ce manuscrit, le débat scientifique autour de la notion d'espèce sera laissé de côté car répondant plus à des problématiques taxonomiques. Les travaux effectués n'apportent pas de réponses pour ce qui est de la définition même de l'espèce en général mais nous utilisons le concept pour simplement délimiter les entités taxonomiques. Par contre, pour ce qui est du concept d'habitat, beaucoup plus central dans les questions écologiques abordées dans la thèse, une réflexion plus importante est nécessaire ici.

1.2.2 L'habitat

Le concept d'habitat est, comme celui d'espèce, complexe dans sa définition (Boulet, 2003) mais c'est pourtant un terme extrêmement courant aujourd'hui dans le langage scientifique, technique mais aussi politique. En écologie scientifique, c'est un terme ancien (Carpenter, 1956; Yapp, 1922). Lorsque Ernest Haeckel introduit le terme *écologie* en 1866, celui-ci signifie littéralement « science de l'habitat » (dérivé d'*oikos* signifiant « demeure » en grec). Malgré son importance centrale en écologie, c'est un concept qui n'a reçu que peu d'attention sémantique du fait de sa grande complexité.

Certains auteurs ont tout de même relevé le défi et ils ont tous, au minimum, pointé le flou qui entoure le concept d'habitat et les confusions que cela engendre (e.g. Block et Brennan, 1993; Gaillard *et al.*, 2010; Udvardy, 1959; Mitchell, 2005). Tous ont également plaidé pour qu'une rationalisation des différentes définitions existantes soit entreprise (Davis, 1960; Hall *et al.*, 1997) ou encore appelé à une redéfinition du concept basée sur des approches différentes (Dennis *et al.*, 2014, 2003). Le concept d'habitat reste ainsi l'un des paradigmes de l'écologie scientifique le plus fondamental mais aussi le moins discuté et le moins remis en question. Elton (1966) écrivait d'ailleurs à ce propos « Definitions of habitats, or rather lack of it, is one of the chief blind spots in Zoology ». Conserver une définition imprécise pour un concept aussi fondamental ne peut qu'engendrer des discussions et conclusions ambiguës et des problèmes au sein des pratiques de conservation

(Dennis *et al.*, 2014; Mitchell, 2005). Dès 1991, Peters (1991) soutient qu'il faut rendre opérationnel les concepts en écologie et cela en passant par de meilleures définitions, en particulier celle de l'habitat. Murphy et Noon (1991) montrent par exemple que les termes « habitat » et « critique » n'ont jamais été définis précisément et indépendamment, ce qui a engendré des difficultés dans la détermination de ce qu'était un « habitat critique » pour la réalisation de listes d'espèces protégées (voir aussi Camaclang *et al.*, 2014). Finalement, il est encore aujourd'hui impossible de donner une définition consensuelle de l'habitat même si plusieurs idées maîtresses se sont structurées lors du développement de l'écologie. L'habitat peut ainsi se définir par :

- une association avec les individus et/ou des communautés d'espèces
- un espace géographique, plus ou moins étendu,
- des conditions de vie caractérisées et spécifiques,
- un changement possible au cours du temps.

Ces quatre larges idées ont fait émerger une grande quantité de représentations et de définitions de l'habitat. Nous regrouperons celles-ci dans trois approches principales permettant une caractérisation de l'habitat : l'habitat espèce-centré, l'habitat communauté-centré et l'habitat anthropocentré (ces deux derniers pouvant être qualifiés d'habitats catégoriels).

- Habitat espèce-centré

L'approche « espèce-centrée » s'appuie sur la théorie de la niche pour représenter les habitats des espèces. Le concept de « niche » est apparu pour la première fois dans les travaux de Grinnell (1917b) comme la place occupée par une espèce dans son assemblage (via des interactions biotiques mais aussi des variables abiotiques). Il a ensuite été réutilisé par Elton (1927) dans un sens proche et compatible avec l'approche de Grinnell (Pocheville, 2015; Chase et Leibold, 2003) mais redéfini sous le concept de niche fonctionnelle (Whittaker *et al.*, 1973). Hutchinson (1957) a grandement popularisé et conceptualisé la niche écologique en s'appuyant largement sur l'approche développée par Grinnell. La niche écologique est ainsi définie sous la forme d'un hypervolume défini par les n variables environnementales affectant une espèce. Cette niche fondamentale représente l'entièreté des possibilités de présence d'une espèce définie par les variables environnementales. Cependant, du fait des interactions entre espèces (par exemple la compétition), l'espèce peut être exclue de certaines parties de la niche fondamentale. La niche résultante est alors appelé la niche réalisée (Figure 1.3).

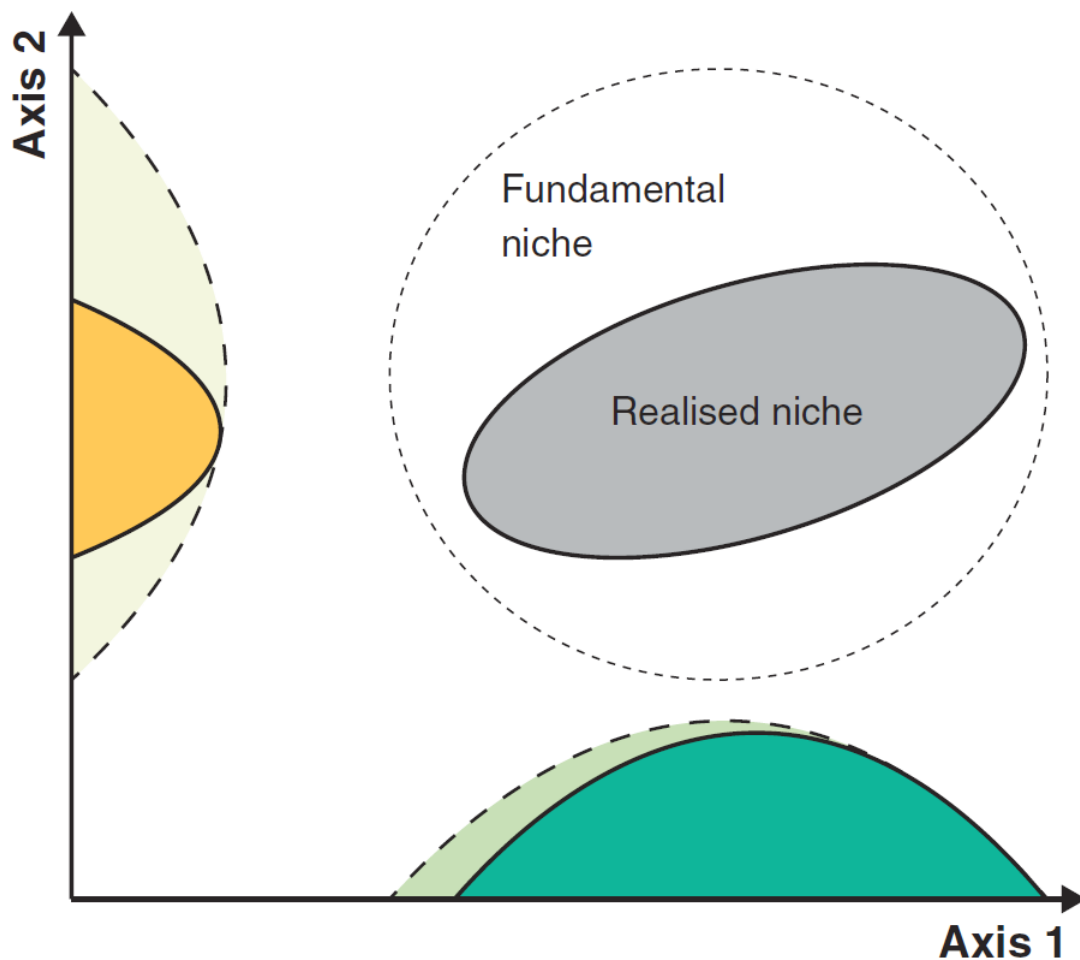


FIGURE 1.3 – Représentation de la niche écologique fondamentale (traits pointillés) et réalisée (traits pleins) le long de deux axes environnementaux hypothétiques. Adapté de Poisot *et al.* (2011).

L'utilisation de cette approche « espèce-centrée » s'explique facilement. D'une part parce que la théorie de la niche écologique a été particulièrement développée pour mieux expliquer les règles d'assemblage et de coexistence des communautés à la suite de son développement par Hutchinson (1957). Ceci correspond à « l'âge d'or » de la théorie de la niche écologique et contribue à sa très large diffusion (Pocheville, 2015). D'autre part, l'accès à des données d'habitats catégoriels n'est pas toujours possible ou peu pertinent dans les études scientifiques selon les questions posées. Ainsi, l'habitat est assez largement décrit comme un ensemble de variables, soit relevées sur le terrain en même temps que les relevés des espèces par l'observateur, soit rassemblées à partir de mesures à large échelle. L'habitat peut ainsi être variablement décrit au niveau local comme une matrice complexe de variables environnementales. Cette matrice est pertinente principalement dans l'étude pour laquelle elle est utilisée et s'apparente plus globalement à une formalisation simple de la niche écologique des espèces (en lien avec la définition de Hutchinson (1957) de la

niche écologique).

– Habitat communauté-centré

En milieu terrestre, l'approche « communauté » trouve ses racines dans les principes de la phytosociologie. La phytosociologie vise à caractériser les assemblages d'espèces homogènes (groupements végétaux, notamment les associations végétales) pour *in fine* décrire les habitats naturels. Cette approche scientifique s'est particulièrement développée en Europe de l'ouest (Chytrý *et al.*, 2011). Les premiers travaux s'intéressant aux associations d'espèces végétales remontent au début du XXème siècle (Braun-Blanquet, 1928; Flahault et Schröter, 1910) jusqu'aux prémices de l'écologie en générale (Guinochet, 1973). La phytosociologie connaît également des développements récents comme les approches dites symphytosociologiques (ou phytosociologie paysagère) qui permettent de décrire le paysage végétal sur une base phytosociologique mais à l'échelle du paysage (Chalumeau et Bioret, 2013).

La gestion des espaces naturels en Europe s'appuie principalement sur les référentiels d'habitats basés sur les résultats d'études phytosociologiques (Blasi *et al.*, 2005; Brendenkamp *et al.*, 1998; Chytrý *et al.*, 2011; Rekdal et Bryn, 2010). La catégorisation des habitats sur une base phytosociologique à l'échelle européenne a commencé avec le référentiel CORINE biotope (Coordination of Information on the Environment; Devillers *et al.*, 1991) pour aujourd'hui s'harmoniser au sein du programme EUNIS (European Union Nature Information System; Davies *et al.*, 2004; Moss, 2005). Les habitats ainsi décrits sont aujourd'hui devenus l'un des piliers des politiques européennes de conservation de la nature (Bunce *et al.*, 2013) en particulier par leur caractère potentiellement intégrateur (voir partie 1.4 sur la « surrogacy »). Ce caractère intégrateur pourrait permettre d'utiliser les habitats de manière pertinente pour surmonter l'obstacle que représente l'étude des espèces seules.

Ainsi, Evans (2006) indique que la majorité des types d'habitats de la Directive « Habitats » européenne sont définis à partir de communautés végétales et il reconnaît d'ailleurs que ces types d'habitats sont plus correctement définissables comme des biotopes ou des complexes de biotopes. En effet, l'approche phytosociologique (et donc communauté-centrée) de la description des habitats est critiquée par certains auteurs à cause du raccourci qu'elle engendre entre « habitat » et « association végétale » ou « type de végétation » (e.g. Hall *et al.*, 1997).

– Habitat anthropocentré

L'approche « anthropocentrée » définit les habitats par l'usage des sols, souvent à l'échelle du paysage. Cependant, dans cette définition, on ne parle pas explicitement d'habitats mais de mode d'occupation du sol ou de mode d'utilisation du sol (« landcover » et « landuse »). La distinction sémantique est ainsi plus marquée. A partir de cartographie de modes d'occupation du sol (MOS ; Zonneveld, 1989), les acteurs de la conservation (scientifiques, gestionnaires, etc.) cherchent à regrouper des zones homogènes (par exemple : forêts, prairies, milieux agricoles, paysage ouvert, etc.). Ces classes de mode d'occupation ou d'usage du sol sont le principal moyen utilisé pour caractériser les unités qui composent les paysages². L'utilisation de ce type de données comme substitut à des données d'habitats se justifie aujourd'hui avec le besoin de données d'habitat à large échelle (nationale, continentale ou mondiale), qui ne sont tout simplement pas disponibles dans les deux autres approches.

Différents outils existent pour cartographier les modes d'occupation du sol (Ichter *et al.*, 2014). Certaines cartographies sont ainsi basées sur des analyses de photo-interprétation à partir d'orthophotographies aériennes. Des études de terrain sont menées conjointement pour valider les photo-interprétations du mode d'occupation du sol. Un autre type d'outil passe par l'analyse de données d'images satellitaires (télédétection) et permet de s'intéresser à des échelles encore plus larges (Blaschke, 2010; Horning, 2010; Kerr et Ostrovsky, 2003; Recio *et al.*, 2013; Pettorelli *et al.*, 2014). A partir de données satellitaires, les analyses permettent de regrouper des zones homogènes selon différentes variables (e.g. la réponse spectrale de la végétation). Cela permet aujourd'hui de caractériser des zones homogènes qui sont regroupées et reliées à des définitions d'habitats, produisant ainsi une nouvelle typologie associée à l'outil et à une cartographie. La combinaison des approches permet d'obtenir des cartographies de MOS ayant un bon compromis entre précision des données et étendue spatiale. Par exemple, à l'échelle européenne, une base de données du MOS existe dans le cadre du programme Corine de l'Agence Européenne de l'Environnement. Il s'agit de la base de données géographique Corine Land Cover (CLC, Figure 1.4).

Les outils de télédétection sont particulièrement mis en avant aujourd'hui pour l'obtention de données d'habitat à large échelle (Pereira *et al.*, 2013; Tuanmu et Jetz, 2014), par exemple dans les projets MODIS Global Land Cover (Friedl *et al.*, 2002), GlobCover (Arino *et al.*, 2008) et DISCover (Loveland et Belward, 1997). Cependant, l'exploitation des données de télédétection reste difficile pour les acteurs de la conservation, surtout d'un point de vue technique, principalement du fait d'un manque de dialogue avec la communauté scientifique de la télédétection, quand bien même ces données pourraient

2. La définition de paysage est elle même un sujet de débat. Elle est variable en fonction des taxons et des études. Généralement, le paysage va être défini en fonction de l'échelle spatiale et selon les organismes considérés. C'est un niveau d'organisation intermédiaire entre l'échelle locale (i.e. environnement direct) et l'échelle régionale (i.e. macro-échelle; Dunning *et al.*, 1992; Turner, 1989). Voir ci-dessous 1.3.1.

1.2 Espèces et habitats : des définitions complexes

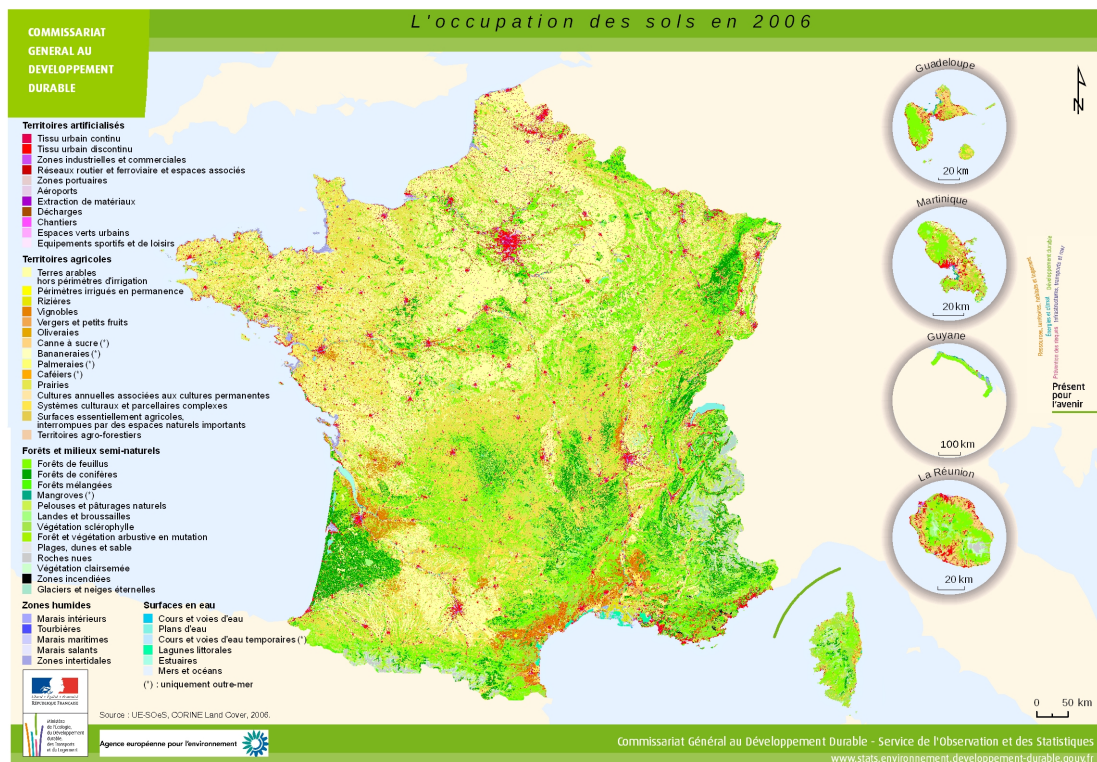


FIGURE 1.4 – Exemple de la cartographie Corine Land Cover (CLC) pour la France. Cette cartographie des modes d'occupations et d'utilisation des sols se décline à l'échelle européenne.

améliorer les suivis de la biodiversité et les cartographies d'habitats (Corbane *et al.*, 2014; Vanden Borre *et al.*, 2011).

En résumé

Le débat autour de l'importance de la définition du concept (ou des concepts) d'habitat reste étonnamment restreint en écologie. Autant le débat sur le concept d'espèce ne semble pas pertinent dans le cadre de cette thèse, autant il a semblé difficile de faire l'impasse sur une réflexion autour du concept d'habitat. Cette introduction présente la multiplicité des définitions et caractérisations de l'habitat et comment chaque communauté d'acteurs de la conservation s'approprie chacune de ces définitions. Ainsi, la variété des objectifs et des contextes de travail qui caractérise la conservation de la biodiversité interagit de façon complexe avec les méthodes de caractérisation de l'habitat et ses définitions. Le deuxième chapitre de cette thèse propose donc une lecture et analyse historique du concept d'habitat et apporte des éclairages supplémentaires sur certains points évoqués dans cette introduction. Il permet également de s'intéresser à quelques concepts clés dérivés de celui d'habitat et de voir comment l'ambiguïté autour du concept d'habitat s'applique à ses concepts connexes.

1.3 Les mesures écologiques des relations entre espèces et habitats

1.3.1 Habitats et paysages

Écologie des paysages Les définitions des relations entre espèces et habitats se réfèrent souvent à une représentation particulière de l’habitat. Selon comment on va définir l’habitat, les relations observées avec les espèces seront différentes. Ceci complexifie grandement les généralisations et peut entraîner des problèmes importants dans les conclusions des études. Il existe une grande variété de représentations des habitats (voir ci-dessus 1.2.2). Dans le cadre de cette thèse, lorsque nous avons abordé les aspects écologiques des relations entre espèces et habitats, nous nous sommes appuyés en particulier sur l’un des domaines de l’écologie qui a le plus conceptualisé les relations entre espèces et habitats dans l’espace : l’écologie des paysages³.

L’écologie des paysages s’est rapidement imposée comme le cadre théorique principal d’analyse des relations spatiales entre les espèces et leurs habitats. Comme mentionné au début de l’introduction, le développement de l’écologie des paysages s’est appuyé la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967) et la théorie des métapopulations (Hanski, 1998), qui ont fortement influencé l’écologie des paysages. Elles ont également conduit à concevoir le paysage sous une forme binaire composé de l’habitat d’une espèce, positif pour celle-ci et d’une matrice, à tendance négative (ou neutre). Cette classification s’opère le plus souvent *a priori* et représente une simplification extrême du paysage. Elle permet d’appliquer facilement les modèles issus des théories évoquées ci-dessus (e.g. réponse des espèces à la fragmentation de leur habitat).

Cependant, le développement de l’écologie du paysage a montré que les espèces pouvaient avoir des relations plus complexes avec les paysages. Au-delà de la simple dichotomie entre un habitat et une matrice, les paysages peuvent aussi être considérés comme un ensemble de patches de différentes natures que l’on peut classifier en fonction de leur homogénéité. Ces unités paysagères et en particulier leur configuration et composition dans les paysages sont aujourd’hui la principale approche utilisée pour étudier les liens entre les espèces et les paysages. L’un des facteurs le plus important est l’hétérogénéité de ces paysages (Fahrig *et al.*, 2011). En effet, le paysage n’étant plus considéré en fonction de l’espèce (i.e. habitat/matrice), une espèce peut être reliée particulièrement à un type de patch ou à plusieurs types de patch en fonction des ressources nécessaires à l’espèce

3. Ou écologie du paysage. Les deux appellations sont possibles en français sans qu’un consensus existe. Sauf erreur d’habitude, je préférerai dans le manuscrit la dénomination « écologie des paysages » plutôt que « écologie du paysage » car cette dernière induit qu’il n’y a qu’un paysage unique, ce qui, à la vue de la diversité des paysages existants, n’est pas fondé.

présentes dans chacun des types de patch.

Le rôle de l'hétérogénéité sur la biodiversité est complexe et va tout autant dépendre du groupe taxonomique considéré que de la manière dont les paysages sont caractérisés (Benton *et al.*, 2003; Stein et Kreft, 2014; Fahrig *et al.*, 2015). Il est difficile de statuer sur un effet consensus positif ou négatif de l'hétérogénéité sur la biodiversité car les mécanismes sous-jacents sont difficiles à détecter. Plusieurs approches théoriques ont été néanmoins proposées dans la littérature. Un effet positif de l'hétérogénéité des paysages sur la biodiversité peut par exemple s'expliquer par le fait que des espèces peuvent avoir besoins de différents types d'unités du paysage simultanément (pour l'accès à des ressources particulières) ou successivement (par exemple, les insectes hémimétaboles ne vivent pas dans les mêmes conditions environnementales entre la phase larvaire et la phase *imago*). Dans ces cas là, on parle de l'hypothèse de « landscape complementation » (Figure 1.5). Cependant, il faut noter que cet effet de complémentarité peut s'observer à deux échelles d'organisation biologique différentes : l'espèce et la communauté. Au niveau de l'espèce, une population pourra montrer une abondance plus importante lorsqu'une combinaison de ressources particulières est présente. Au niveau de la communauté, du fait de la diversité des unités paysagères, un plus grand nombre d'espèces pourra s'observer (cf. Figure 1.5) . La complémentarité s'observe à ces deux échelles d'organisation biologique mais pas forcément aux mêmes échelles spatiales.

Pour s'affranchir de la complexité de mesurer les paysages à l'aide de métriques qui rendent compte de l'hétérogénéité et de la problématique de la caractérisation des unités paysagères, Fischer et Lindenmayer (2006) ont proposé un modèle théorique où il ne s'agit plus de décrire les paysages comme un ensemble d'entités mais plutôt comme un continuum ou un gradient environnemental. Ce modèle semble plus à même d'identifier les processus écologiques régissant les relations entre les espèces et les paysages qu'un modèle basé sur une représentation catégorisée de l'espace. En effet, il permet de relâcher certaines hypothèses inhérentes à une approche catégorisée du paysage, comme celle sur la définition des patchs tout en permettant d'analyser plus directement les relations entre les processus écologiques et les patrons de distribution des espèces (Fischer et Lindenmayer, 2006).

Échelle spatiale Cependant, que les relations entre espèces et habitats soient explicitées dans des paysages catégoriels ou continus, elles n'échappent pas à l'une des problématiques majeures de l'écologie du paysage : l'échelle spatiale. Les écologues ont mis longtemps avant de s'approprier la notion d'échelle dans toute sa complexité. Wiens (1989) mentionne dans son article séminal « Spatial Scaling in Ecology » , le caractère anthropocentrique des échelles alors couramment utilisées, c'est-à-dire une approche relativement intuitive des

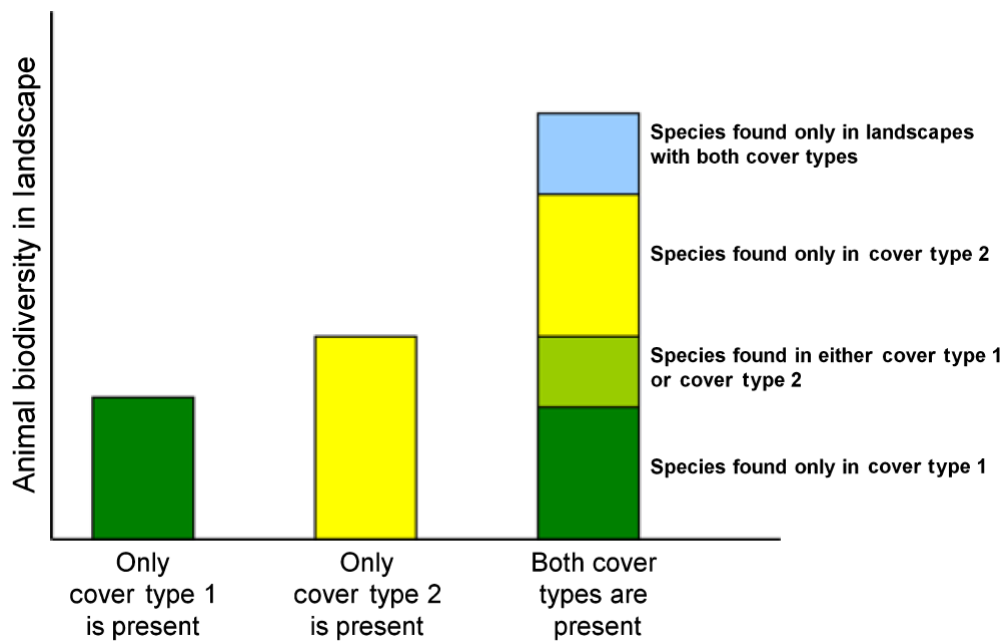


FIGURE 1.5 – L’hypothèse de « landscape complementation » au niveau de la communauté. Dans cet exemple, si un paysage est composé d’une combinaison des unités paysagères 1 et 2, on s’attend à observer plus de biodiversité (i.e. plus d’espèces) car on observera dans ce paysage les espèces spécialistes des deux unités mais aussi les espèces qui tirent partie de la combinaison de ces deux types d’unité paysagère ainsi que les espèces présentes dans l’une ou l’autre des unités paysagères. Tiré de Fahrig *et al.* (2011).

échelles d’analyse, compréhensibles et perceptibles par l’homme. Il précise aussi l’existence d’une certaine redondance des échelles utilisées d’une étude à l’autre, soit par habitude, soit par souci de comparaison. Mais aussi et surtout, il avance l’absence, à cette époque, de moyen technique permettant de multiplier les échelles considérées.

Aujourd’hui, la notion d’échelle spatiale est devenue récurrente dans les études en écologie et la bonne articulation de cette notion avec les phénomènes et processus écologiques étudiés est un enjeu scientifique majeur. Les problématiques autour de l’échelle spatiale vont avoir des impacts à divers niveau. Généralement, la notion d’échelle spatiale se définit par trois composantes : le grain, l’étendue et la résolution. Le grain correspond à l’unité d’observation. Celle-ci peut être de forme standard, comme un pixel, ou de forme variable, telle une entité administrative (commune), un objet physique (cours d’eau, marais, forêt,...) mais aussi un groupe d’entités (communauté de communes). Plus le grain est petit, plus l’information est détaillée et plus le grain est grand, plus l’information est grossière. L’étendue correspond à la surface retenue pour l’analyse, parfois aussi appelée emprise spatiale. La résolution correspond au rapport du grain sur l’étendue. Modifier la résolution spatiale des données en jouant sur le grain ou l’étendue est une opération qui fait l’objet de nombreuses recherches actuellement. La difficulté est bien évidemment

de réaliser ces opérations sans détériorer ou trahir l'information initiale. De nombreuses publications préfèrent d'ailleurs proposer des outils et indicateurs permettant de choisir l'échelle d'analyse la plus pertinente pour une donnée spatialisée (Lechner *et al.*, 2012; Borcard *et al.*, 1992) plutôt que de développer des méthodes pour modifier correctement l'échelle spatiale des données, bien que les avancées dans ces deux champs s'influencent considérablement l'une et l'autre (Wu, 2004). C'est en jouant sur la taille du grain et l'étendue spatiale que les études actuelles cherchent à mieux comprendre les relations existantes entre l'échelle d'analyse et l'observation des phénomènes écologiques. D'un point de vue purement théorique, il s'agit de réduire ou agrandir la taille du grain et celle de l'étendue, soit dans le but d'observer le comportement d'un même phénomène à plusieurs échelles d'analyse, soit dans le but de trouver la meilleure échelle d'analyse pour un phénomène étudié.

De nombreuses études traitent ainsi du comportement des mesures du paysage (i.e. composition, configuration, etc.) à travers les échelles spatiales et ses trois composantes (Cain *et al.*, 1997; Schindler *et al.*, 2013; Lechner et Rhodes, 2016). Par exemple, Buyantuyev et Wu (2006) ont montré que selon la résolution thématique des données, il peut y avoir de grandes différences dans les valeurs des métriques de composition ou de configuration du paysage. Ceci corroborant les résultats aussi observés pour le grain. Cependant, au-delà du comportement des mesures du paysage à travers les échelles spatiales, il convient aussi d'étudier quelle est l'échelle spatiale des relations entre les espèces et les paysages⁴. Cette question est cependant moins étudiée même si les travaux traitant de ces problématiques se sont développés rapidement. C'est sur cet aspect précis que portera le troisième chapitre de cette thèse. Cette échelle spatiale est considérée comme l'échelle de perception du paysage par les espèces (Miguet *et al.*, 2016). Elle est généralement mesurée comme l'échelle spatiale pour laquelle la relation statistique entre les mesures du paysage et la variable écologique considérée de l'espèce (e.g. l'abondance ou la présence-absence) est la plus forte. Nous avons particulièrement étudié comment cette mesure se comporte en fonction de la description du paysage utilisée et des espèces considérées.

1.3.2 Spécialisation des espèces

Si la première cause du déclin de la biodiversité est bien la dégradation et la destruction des habitats, ce facteur n'affecte pas toutes les espèces de la même façon. Par exemple, les espèces dites spécialistes sont plus sensibles à la perte de leurs habitats (par la fragmentation par exemple) que des espèces dites généralistes. De récents travaux

4. Dans la littérature scientifique, les dénominations sont nombreuses pour désigner l'échelle spatiale à laquelle une espèce perçoit le paysage : « scale of effect », « intrinsic scale », « characteristic scale » ou encore « scale of response ». On essayera dans ce manuscrit d'utiliser de manière constante la traduction d'échelle caractéristique

théoriques, corroborés par les études empiriques, ont montré que l'altération des habitats des espèces spécialistes étaient la principale cause de l'homogénéisation des communautés d'espèces au profit des espèces généralistes (Teyssède et Robert, 2014). Cette notion de spécialisation et de généralisme découle de la notion de niche écologique (cf. partie 1.2.2). L'idée est que les espèces spécialistes, ayant de fortes exigences écologiques, vont pouvoir utiliser une partie plus réduite d'un gradient environnemental (Figure 1.6) alors que les espèces dites généralistes ont des exigences écologiques moindres leur permettant de croître et de se reproduire en utilisant une large gamme du gradient environnemental considéré (Futuyma et Moreno, 1988; Devictor *et al.*, 2010).

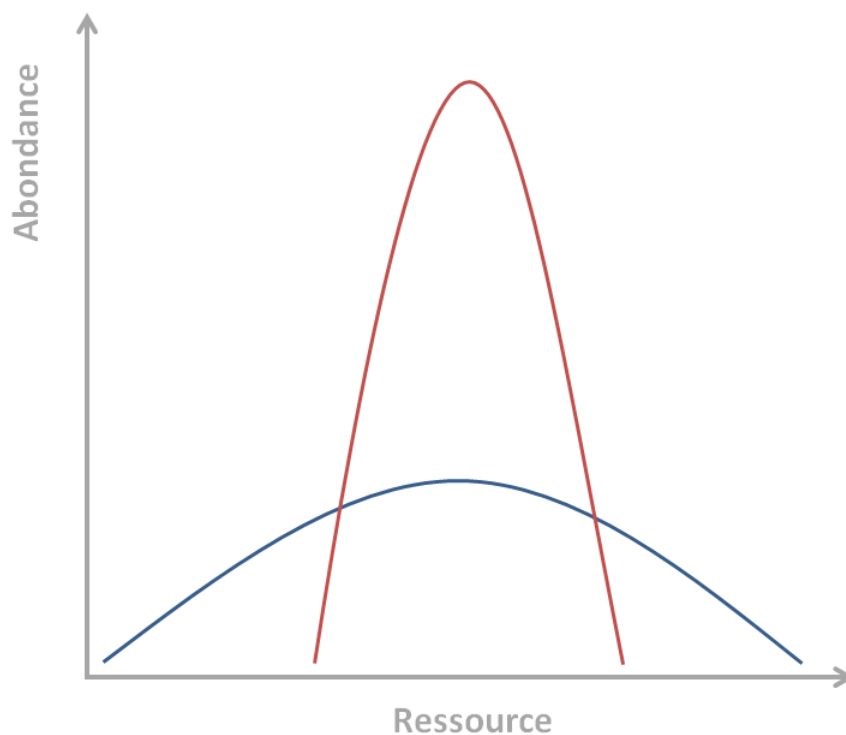


FIGURE 1.6 – Spécialisation des espèces le long d'un gradient de ressource. L'espèce spécialiste (en rouge) a niche plus étroite que l'espèce généraliste (en bleu). Cependant, elle est plus efficace pour utiliser la ressource dans sa niche réduite. Ici la performance de l'espèce est mesurée avec l'abondance mais il peut s'agir d'autres mesures (e.g. fitness).

Pour mesurer la spécialisation des espèces et donc l'amplitude de leur niche, le plus courant est de décrire la distribution des espèces dans différents types d'unités paysagères (i.e. des habitats catégoriels). C'est par exemple le cas de l'indice de spécialisation des espèces (SSI, Julliard *et al.*, 2006). Une espèce est considérée comme spécialiste quand elle est abondante dans un nombre réduit d'habitats tandis que les espèces généralistes peuvent se retrouver dans des habitats variés à des abondances équivalentes. Ici, les types d'habitats sont déterminés *a priori* (au sens des modes d'occupation du sol) et sont sou-

vent fonction des habitats des espèces spécialistes mais l'habitat des espèces généralistes représente alors la somme des types d'habitats des espèces spécialistes, qui leurs sont favorables (Figure 1.7).

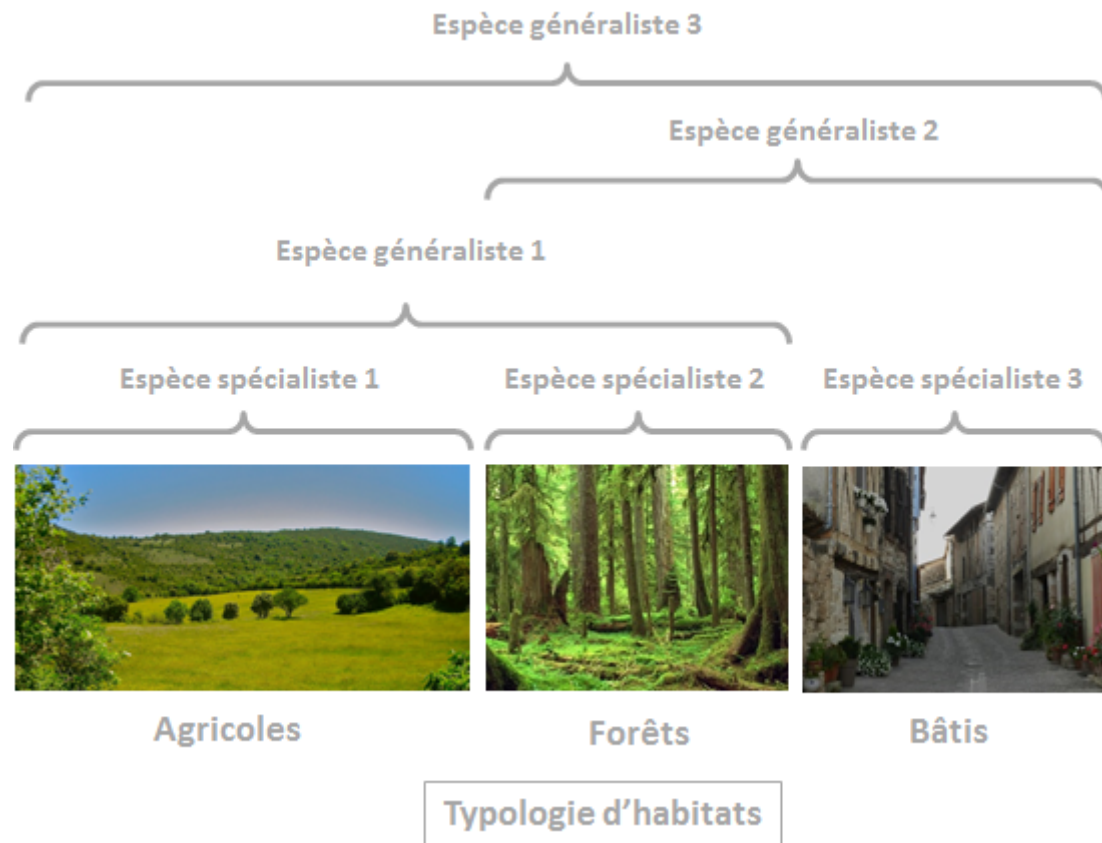


FIGURE 1.7 – Les habitats des espèces généralistes englobent différents types d'habitats d'espèces spécialistes. Dans cet exemple l'habitat écologique (niche) est défini vis-à-vis de grandes catégories d'habitats de type occupation du sol, liant ainsi deux niveaux du concept d'habitat.

Lorsque l'on décrit les habitats sous cette représentation catégorielle, la spécialisation des espèces à un type d'habitat peut s'expliquer par la nécessité de trouver une ressource particulière dans l'habitat visé. Cependant, comme on l'a vu précédemment, on peut imaginer qu'une espèce puisse avoir besoin de deux types d'habitats pour survivre car elle a besoin de deux types de ressources (hypothèse de « landscape complementation »). Si l'effet de l'hétérogénéité des paysages sur la biodiversité semble donc théoriquement avoir effet global positif, une fragmentation trop importante du paysage en patches de petite taille peut pour certains groupes taxonomiques être délétère. Dans des patches de taille trop réduite, les populations en faibles effectifs seraient sujettes à des effets stochastiques importants menant plus facilement à leur extinction. Allouche *et al.* (2012) propose ainsi de définir une sorte d'optimum de biodiversité pour des valeurs intermédiaires le long d'un

gradient d'hétérogénéité. Les relations entre populations et hétérogénéité peuvent s'expliquer par différents processus écologiques (Henckel, 2015). Les principales hypothèses sont résumés dans la figure 1.8. Théoriquement, ces processus écologiques en relation avec un gradient d'hétérogénéité devrait amener à ce que l'on retrouve tant des espèces spécialistes des extremums de ce gradient, mais aussi des espèces qui vont persister dans les milieux hétérogènes et même en être spécialiste, principalement via l'hypothèse de complémentarité. Cette hypothèse a déjà été observée plusieurs fois dans la littérature mais principalement pour des études à l'échelle du paysage. A l'échelle macro-écologique, la relation de complémentarité a été observée pour le niveau d'organisation des communautés d'espèce mais n'a été que peu exploré pour les espèces prises indépendamment (Clavero et Brotons, 2010). Dans le quatrième chapitre, nous utilisons un gradient du paysage pour étudier cette hypothèse de complémentarité à l'échelle macro-écologique en lien avec la spécialisation des espèces (Figure 1.8).

1.4 Les relations espèces-habitats dans les sciences de la conservation

Au-delà des questions théoriques et écologiques abordées dans les parties précédentes qui entourent les relations entre les espèces et leurs habitats, la question cruciale pour la conservation qui se pose aujourd'hui est donc de savoir si le niveau d'organisation du vivant « habitat » peut-être utilisé comme un outil performant pour la conservation. D'un point de vue appliqué, l'habitat se pose comme un proxy à conserver pour permettre la conservation de la biodiversité (en particulier, des espèces). C'est une vision englobante ou parapluie de l'habitat qui est généralement mise en avant dans ce contexte et traduite sous le terme de « surrogate »⁵ dans la littérature scientifique.

Ce concept de « surrogacy » reste très divers (Caro, 2010; Lawler et White, 2008; Noon *et al.*, 2008; Hunter Jr. *et al.*, 2016) incluant par exemple les concepts d'espèces clés de voûte dans les réseaux trophiques (Sergio *et al.*, 2008), celui des espèces parapluies, dont la protection permet d'englober des habitats à forte biodiversité ou encore les espèces ingénieurs en lien avec les fonctions écologiques de l'habitat. Cependant, cette approche de la définition de la « surrogacy » n'est pas la seule. Récemment, Hunter Jr. *et al.* (2016) ont clarifié le concept de « surrogate » en proposant une définition dichotomique. D'une part, le « surrogate » pourrait être défini comme un simple indicateur, c'est-à-dire un type

5. « Surrogate » ou « surrogacy » est difficilement traduisible. Il pourrait se traduire directement par *substitution* ou *substitut* mais ce terme semble peu utilisé dans la littérature scientifique et technique française. Ainsi, même si nous ne sommes pas pour l'utilisation des anglicismes à outrance, nous préférons garder dans ce manuscrit la terminologie anglo-saxonne, i.e. « surrogate » ou « surrogacy » issue de la littérature scientifique.

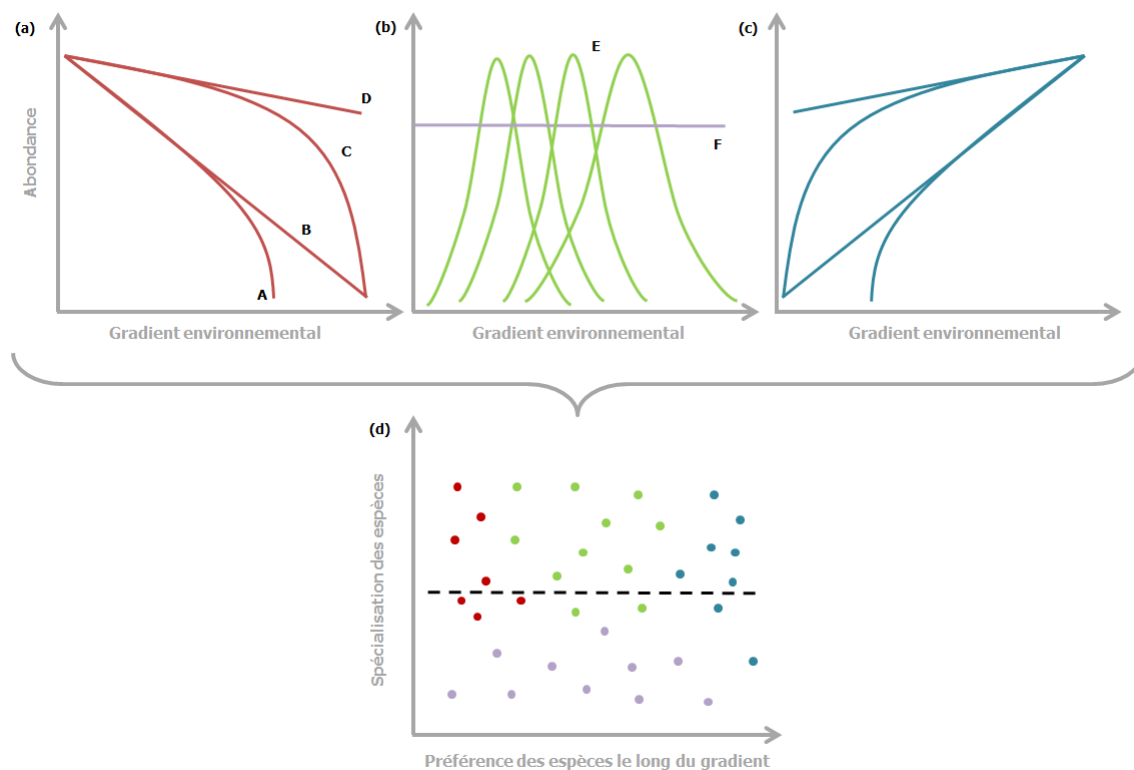


FIGURE 1.8 – Hypothèses de réponse de différentes espèces à un gradient environnemental : (a) espèce avec une forte affinité pour l’extremum gauche du gradient et ses réponses selon les processus suivant : A : Effet de la fragmentation après une perte d’habitat continu le long du gradient environnemental, B : Perte d’habitat continu le long du gradient environnemental, C : Hypothèse de supplémentation, i.e. l’espèce peut substituer son habitat primaire dans d’autres portions du gradient environnemental jusqu’à ce qu’il devienne trop rare entraînant un effondrement de la population, D : Compensation possible de l’habitat préféré au détriment de l’abondance de l’espèce du fait de la qualité moindre de l’habitat de compensation, (b) espèce avec une affinité intermédiaire ou sans affinité particulière avec le gradient et ses réponses selon les processus : E : Hypothèse de complémentation, i.e. l’espèce a besoin d’une complémentarité des ressources offerte par le gradient environnementale et F : Compensation totale sur tout le long du gradient environnemental. L’espèce va piocher indépendamment ses ressources tout le long du gradient. C’est en particulier le cas pour les espèces généralistes, (c) espèce avec une forte affinité pour l’extremum droit du gradient. Les processus impliqués sont les mêmes que pour (a). (d) Implication théorique de ces mécanismes sur la relation entre la spécialisation des espèces et leurs préférences le long du gradient environnemental. Les couleurs des courbes correspondent aux couleurs des points attendus théoriquement dans cette relation. Adapté de Henckel (2015).

de « surrogate » qui permet d’obtenir des informations sur un autre aspect d’un système écologique (e.g. mesurer la densité d’une population d’une espèce car cette densité nous informe sur l’état d’un écosystème particulier). D’autre part, le « surrogate » est aussi vu comme un outil de gestion des milieux naturels. C’est cette deuxième définition de «

management surrogate » que nous utilisons lorsque l'on parle d'espèces clés de voûtes ou de l'habitat comme outil de gestion de la biodiversité.

L'impact de ces mesures de « surrogacy » reste cependant mal étudié de manière empirique dans la littérature (Cushman *et al.*, 2010). La récente étude de Norvell *et al.* (2014) sur les mesures de gestion en lien avec la « surrogacy » d'une espèce, ne montre aucun effet des mesures de gestions sur neuf autres espèces non directement ciblées. Les auteurs concluent que l'absence d'effet des mesures de gestion pour l'espèce cible de la « surrogacy » pourrait vouloir dire qu'elles ne sont pas compatibles avec toutes les espèces de la zone affectée.

L'utilisation de niveau d'organisation biologique supérieur à une approche uniquement espèce-centrée est largement reconnue depuis de nombreuses années (Noss, 1996). C'est dans ce contexte que la liste rouge IUCN des écosystèmes a par exemple vu le jour (Keith *et al.*, 2013). Ces approches permettent de ne pas seulement se restreindre à une approche espèce-centrée, d'ailleurs souvent décriée pour ne cibler que les espèces remarquables, mais prennent également en compte les processus de maintien de la biodiversité (connectivité, interactions, etc.) qui, au-delà d'une biodiversité remarquable, sont soutenues par une biodiversité dite « ordinaire », à même de pérenniser les services écosystémiques, importants pour l'homme (Kremen, 2005). De plus, au-delà de la valeur instrumentale de la biodiversité, s'affranchir de l'approche espèce-centrée de la conservation et donc du choix des espèces et des déséquilibres que celui-ci impose (Cardoso, 2012) pourrait permettre de conserver le vivant pour sa seule valeur intrinsèque (Chan *et al.*, 2016; Sarrazin et Lecomte, 2016).

Ainsi l'habitat est considéré comme un niveau d'organisation intéressant car situé entre des approches espèces-centrées et des approches à l'échelle plus globale, écosystémiques. Pourtant, les études traitant de l'habitat comme « surrogate » sont encore assez rares et donnent des résultats parfois contradictoires selon les groupes taxonomiques étudiés (Barton *et al.*, 2014; Fleishman et Murphy, 2009; Gollan *et al.*, 2009; Myšák et Horsák, 2014; Lindenmayer *et al.*, 2014) et ce résultat s'observe également plus généralement dans les études s'intéressant aux relations de congruence entre les espèces (voir la récente synthèse bibliographique de Westgate *et al.* (2014), avec un fort effet du grain de l'étude (Eglington *et al.*, 2012). L'étude de Barton *et al.* (2014) présente bien le problème. En s'intéressant aux attributs de la végétation définis comme des « surrogates » d'habitats (i.e. diversité spécifique, pourcentage de couverture, stratification), ils démontrent que le potentiel pouvoir de « surrogacy » semble fonctionner pour les oiseaux mais reste peu concluant pour les mammifères et les reptiles. Dans leur évaluation d'une approche habitat et espèce de la « surrogacy », Lindenmayer *et al.* (2014) concluent que leur approche de l'habitat basée sur la disponibilité en ressources semble plus adéquate et 10 fois moins coûteuse en

temps (et donc en financement) qu'une approche espèce-centrée. Cependant, ils restent très prudents sur la généralité de leurs résultats autant d'un point de vue taxonomique, que spatial et temporel. Sur ce dernier point, ils observent par exemple que la force de la relation de « surrogacy » entre les habitats et certaines espèces n'est pas stable au cours des 30 ans de leur étude. Dans leur revue systématique, Rodrigues et Brooks (2007) concluent que les sites importants pour la conservation d'un taxon sont mieux prédits par un autre groupe taxonomique (dont la végétation) que par des variables abiotiques de l'habitat. D'autres, à l'inverse, trouvent qu'une stratégie fondée sur la recherche des conditions abiotiques les plus complémentaires permet de représenter plus efficacement la biodiversité d'un ensemble de taxons et de milieux (Juutinen *et al.*, 2008). A noter que dans cette étude, les auteurs utilisent la végétation comme indicateur des différences de conditions environnementales, via les différences de composition spécifique. Mais selon l'étude de Gollan *et al.* (2009), l'utilisation de variables environnementales comme « surrogate » de l'abondance et de la diversité des invertébrés ne semble pas pertinente, les relations étant faibles et peu constantes entre les différents groupes taxonomiques étudiés. Pour finir, dans une récente étude, prenant en compte notamment les types de végétation issus de relevés phytosociologiques (Chytrý, 2008), Di Minin et Moilanen (2014) montrent que la sélection d'aires protégées est nettement améliorée pour les invertébrés et la flore.

Même si les preuves scientifiques à l'égard d'un aspect « surrogate » de l'habitat sont confuses, l'habitat reste un niveau d'organisation de la biodiversité séduisant pour développer des politiques de conservation. C'est dans cette optique qu'une partie de la « Directive Habitats » européenne s'est développée. En effet, même si cette politique de conservation reste axée sur une sauvegarde de la biodiversité remarquable en ciblant des zones car certaines espèces considérées comme remarquables y sont présentes (volet « Espèces » de la directive ciblant les espèces dites d'intérêts communautaires ou « Species of Community Interest (SCI) »), elle intègre aussi une approche centrée sur les habitats (« Habitat of Community Interest (HCI) »). Cette approche habitat est originale dans le champ des politiques de conservation, surtout à un niveau géographique (i.e. Europe) aussi grand. Cependant, même si des évaluations de la politique existent au niveau de son volet « Espèces », démontrant une relative réussite de la politique en matière de conservation de ces espèces cibles, il n'existe pas actuellement d'évaluation sur le volet « Habitats ». L'aspect de « surrogate » de l'habitat mis en avant dans cette politique pourrait pourtant permettre une conservation de la biodiversité plus globale que les approches espèce-centrées. Cependant, comme nous l'avons vu précédemment (et voir partie 1) le concept d'habitat relève d'une complexité particulière qui nécessite de faire des choix sur sa définition, en particulier dans le cas de son application à des politiques de conservation. Ainsi, en ayant analysé dans le second chapitre le concept d'habitat, nous essayerons dans

un quatrième chapitre d'évaluer son application dans une politique de conservation de la biodiversité.

1.5 Utilisation des données de sciences citoyennes

Pour répondre aux questions soulevées dans cette thèse, nous nous appuyons principalement sur des données de sciences citoyennes ou sciences participatives. Cette partie de l'introduction vise à introduire les deux jeux de données qui ont été en particulier mobilisés dans le cadre de ce travail. L'utilisation de données de sciences participatives est aujourd'hui largement mise en avant dans les études en écologie et en conservation (Thornhill *et al.*, 2016). En effet, ces programmes permettent d'avoir accès à des données à large échelle, de manière standardisée et qui sont donc optimales pour répondre à des questions relatives aux grands patrons qui structurent la biodiversité.

1.5.1 Suivi photographique des insectes pollinisateurs (Spipoll)

La deuxième partie s'appuie sur les données du Suivi Photographique des Insectes POLLinisateurs (Spipoll). Le Spipoll est un programme de sciences citoyennes intégré à Vigie-Nature⁶. Il a pour but d'obtenir des données quantitatives sur les arthropodes pollinisateurs et/ou floricoles en France (i.e. principalement des insectes, d'où le nom du programme). Il s'appuie sur un protocole relativement simple et est donc ouvert à tous. Sur une espèce de fleur définie et en au moins 20 minutes, le participant doit observer et photographier un maximum d'espèces différentes (Figure 1.9).

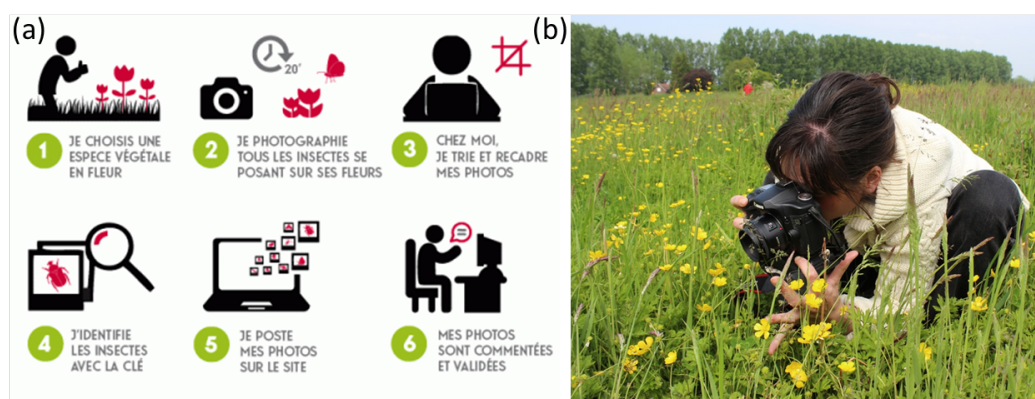


FIGURE 1.9 – (a) Schéma présentant les étapes de participation au Suivi photographique des insectes pollinisateurs (Spipoll) (b) Participant du Spipoll sur le terrain.

6. Vigie-Nature est dispositif coordonné au niveau national, en particulier par le Muséum National d'Histoire Naturelle, et déployé au niveau régional pour permettre le suivi de l'état de santé de la nature dite « ordinaire » à travers des groupes indicateurs (oiseaux, papillons, chauve-souris, plantes et amphibiens) et s'appuyant sur les réseaux naturalistes volontaires ou de simples citoyens prêts à s'engager.

L'objectif pour le participant est d'obtenir une photo par espèce, de qualité suffisante pour différencier une espèce des autres espèces photographiées. L'ensemble de ces photos constitue une « collection ». Cependant, le participant ne s'arrête pas à collecter simplement les données car il doit ensuite déposer ses photos sur le site internet (website Spipoll) ou il identifie aussi précisément que possible chaque espèce à l'aide d'une clé d'identification en ligne. La détermination se fait aussi précisément que possible, c'est-à-dire que l'observateur, s'il en a les moyens techniques (e.g. une photographie de bonne qualité présentant bien les critères distinctifs) peut aller jusqu'à déterminer l'individu au niveau taxonomique de l'espèce. En effet, la clé conçue dans le cadre de ce programme permet des identifications sur photos d'une centaine d'espèces (Figure 1.10).

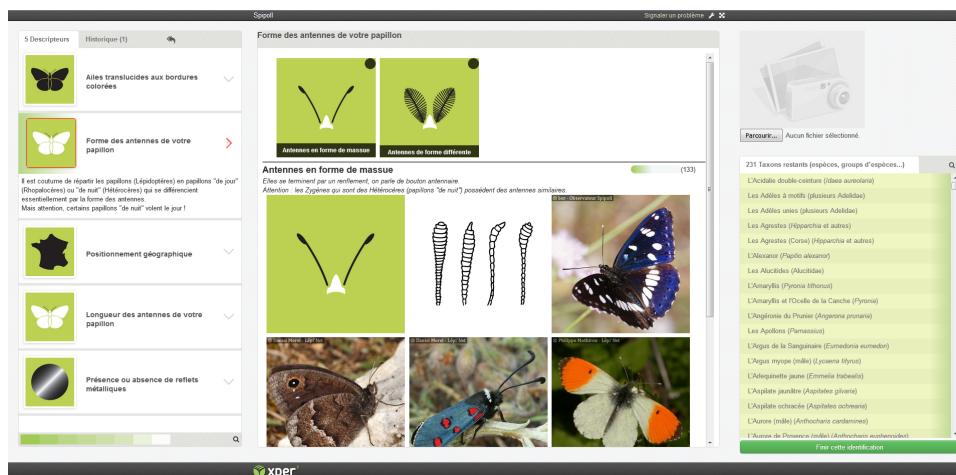


FIGURE 1.10 – Exemple de la clé d'identification du Spipoll. Il s'agit d'une clé à entrées multiples qui permet d'améliorer la pertinence des identifications par les observateurs eux-mêmes.

C'est sur ces données espèces que nous avons basé les analyses. De plus, le Spipoll est un programme qui s'est construit en collaboration avec l'Office pour les Insectes et leur Environnement (Opie) qui joue toujours aujourd'hui un rôle central dans la réussite de ce programme. Aussi, l'Opie assure un rôle de validation des identifications d'insectes de la base de données du Spipoll assurant donc une bonne homogénéité et qualité à celle-ci. Depuis son lancement en 2010, le Spipoll connaît un succès important auprès du public avec des utilisateurs fidèles. En moyenne, plus de 3000 collections de 10 photographies sont mises en ligne chaque année par les observateurs et offrent une vision originale et quantifiée des pollinisateurs au niveau national. Il est évident que ce travail ne serait pas possible sans la participation de ces observateurs-citoyens et il est primordial de les remercier pour leur implication !



1.5.2 Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC)

La troisième partie s'appuie sur les données du Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC). Ce programme a démarré en 1989 sous l'impulsion du Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO) au sein du MNHN. Contrairement au Spipoll, ce programme n'est pas dirigé vers le grand public mais il s'adresse plus particulièrement au réseau ornithologiste bénévole français. En effet, ce programme requiert des compétences naturalistes importantes (e.g. identifier les oiseaux par leurs chants). Le STOC combine deux protocoles : un par point d'écoute et un par capture (dans le but de baguer les oiseaux).

Dans ce travail, nous ne nous sommes appuyés que sur le programme STOC-EPS (point d'écoute). Depuis 2001, le protocole consiste plus exactement à la réalisation en une matinée de 10 points d'écoute localisés dans un carré de 2x2 km. Chaque carré est tiré au sort dans un rayon de 10 km autour d'un lieu proposé par un observateur. Sur chaque point, l'observateur note pendant 5 min tous les oiseaux identifiés que ce soit par contacts sonores ou visuels. Ce relevé est réalisé deux fois par an en période de reproduction. Cette méthodologie est simple et peu contraignante et a remporté l'adhésion d'un grand nombre d'observateurs (Figure 1.11).

Ici aussi, ce travail n'aurait pas pu être réalisé sans l'implication forte des volontaires naturalistes qui chaque année vont suivre leur carré STOC. Qu'ils en soient également remerciés !

1.6 Résumé et buts de la thèse

Les relations entre espèces et habitats sont au cœur de l'écologie et des sciences de la conservation, tant au niveau des aspects théoriques, que ceux plus appliqués. La dégradation et la destruction des habitats sont considérés comme la première cause du déclin de la biodiversité, quand bien même ce facteur semble négligé. Le manque de données sur les changements dans le mode d'occupation et d'utilisation des sols ainsi que la complexité du concept d'habitat sont deux raisons qui entravent la nécessaire prise en compte du facteur habitat dans l'étude du déclin de la biodiversité.

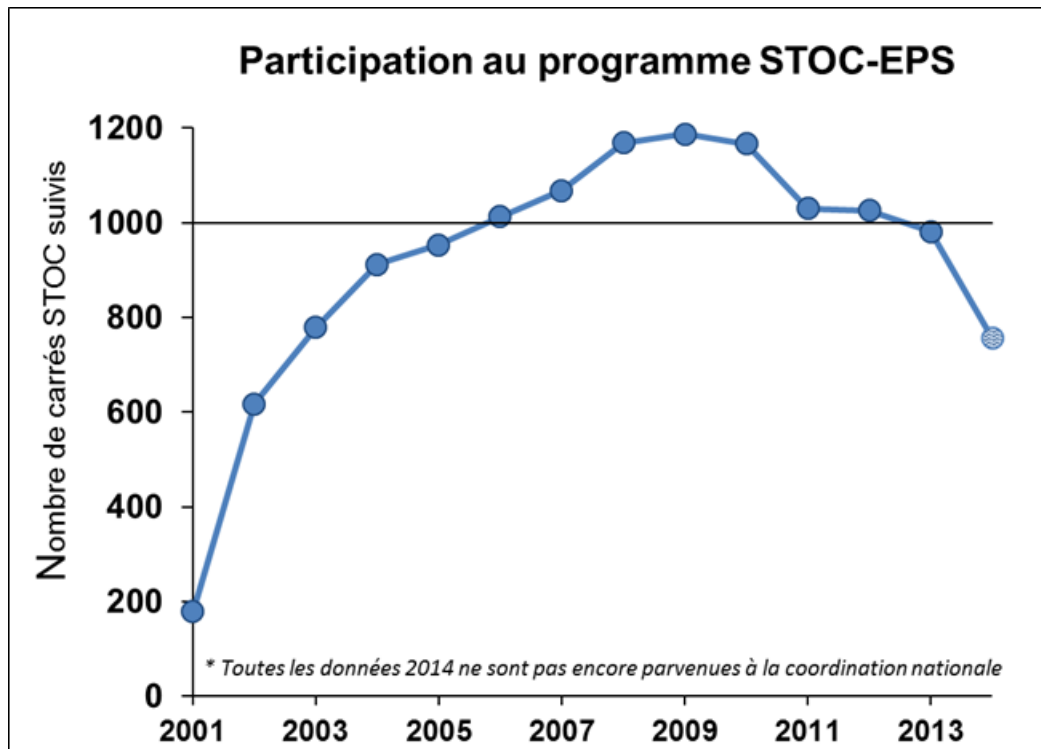


FIGURE 1.11 – Nombre de carrés STOC-EPS suivis au cours du temps. Un observateur pouvant suivre plusieurs carrés la même année, le nombre de participants au programme STOC-EPS est généralement inférieur au nombre de carrés suivis (580 observateurs). Source : site internet Vigie-Nature.

Après ce premier chapitre introductif, il a semblé important dans le cadre du second chapitre de prendre du recul sur l'objet écologique « habitat » en revenant sur l'historique et le développement du concept puis en s'attachant à décrire ses déclinaisons actuelles pour finalement, non pas proposer une n -ième définition du concept mais plutôt pour s'intéresser à ses limites et à son usage en écologie et dans les sciences de la conservation.

Ensuite, la problématique de l'échelle spatiale est notamment mise en avant, en particulier dans les définitions de l'habitat qui relèvent d'une conception centrée sur l'écologie des paysages. Dans un troisième chapitre, une analyse plus centrée sur les problématiques écologiques qui régissent les relations en espèces et habitats est menée. L'opportunité d'utiliser des bases de données issues des sciences citoyennes a été mise à profit. Ainsi, le Suivi Photographique des Insectes Pollinisateurs (Spipoll) a été utilisé pour évaluer systématiquement les échelles spatiales de réponse des espèces en fonction du paysage (i.e. de ses mesures et définitions). La question étant de savoir si les échelles spatiales des relations attendues entre espèces et cette représentation des habitats pouvaient se vérifier sur un jeu de données à large échelle.

Mesurer et caractériser le lien qui relie les espèces à leurs habitats est une tâche complexe. L'une de ces mesures est celle de la spécialisation. Pour mesurer la spécialisation, il faut faire des choix sur la définition des habitats entre par exemple, une représentation catégorielle des habitats ou une approche continue des paysage à travers des gradients environnementaux. C'est cette dernière approche qui a retenu notre attention. Ainsi, à travers la mobilisation du jeu de données du Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC) et des analyses espèce-centrées, nous avons exploré la relation entre la spécialisation des espèces à l'habitat et leurs préférences le long d'un gradient environnemental entre les milieux ouverts (e.g. prairies) et les milieux fermés (e.g. forêts). La réponse théorique des espèces via le processus de complémentarité le long du gradient a été l'un des focus de cette étude pour essayer de comprendre si une réelle complémentarité de l'habitat étaient observables à travers un gradient continu du paysage.

Finalelement, le concept d'habitat, devenu si générique, s'est installé comme un concept phare des politiques de conservations, en partie du fait de son potentiel intégrateur (i.e. comme « surrogate »), synonyme de réduction des problématiques liées à une conservation uniquement espèce-centrée. Dans le quatrième chapitre, une évaluation du volet « Habitats » de la Directive Habitats de l'Union Européenne a été entreprise. Cette directive s'appuie sur une définition que l'on caractérisera d'opérationnelle du concept d'habitat et l'évaluation permet donc de tester si cette approche est fonctionnelle pour répondre aux attentes de la politique et identifier les lacunes de connaissances qui peuvent entraver son fonctionnement. Une fois identifiées, ces lacunes peuvent être analysées au regard des connaissances plus générales que l'on a sur le concept d'habitat.

De manière générale, l'objectif de cette thèse est de réfléchir à l'impact de l'objet de recherche (i.e. l'habitat et ses diverses représentations) sur la compréhension des relations entre espèces et habitats et ceci à deux principaux niveaux de la conservation : scientifique et politique. Dans une certaine démarche introspective du monde de la conservation, ce travail prend le temps, malgré l'urgence, de poser des questions sur les méthodes et les concepts de la conservation dans le but de les améliorer. Les résultats théoriques et empiriques fournissent ainsi des pistes d'améliorations ou de réflexions sur les approches abordées. Finalelement, la perspective est que ce travail apporte une pierre à l'élaboration des futurs outils indispensables à la réussite des objectifs de conservation (e.g. la liste rouge IUCN des écosystèmes) pour qu'ils puissent être mis en place de manière efficace et pertinente pour tous les acteurs de la conservation.

Chapitre 2

Clarifier le concept d'habitat et définir sa qualité : Une nécessité pour réconcilier scientifiques, acteurs et politiques de la conservation

2.1 Article : A century of defining the concept of habitat : towards new perspectives on modeling species-habitat relationships for conservation

Martin Jeanmougin^{1,2,*}

¹ Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO - UMR7204), Sorbonne Universités-MNHN-CNRS-UPMC, Muséum national d'Histoire naturelle, CP135, 43 rue Buffon, 75005, Paris, France

² Service du patrimoine naturel, Muséum national d'Histoire naturelle, CP 41, 36 rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75231, Paris cedex 05, France

* Corresponding author :

Martin Jeanmougin

e-mail : martin.jeanmougin@mnhn.fr

phone : +33 1 71 21 46 75

Abstract

Since the beginning of ecology as a science, numerous definitions of the habitat concept were proposed by different authors. Definitions range from a resource-based concept of the habitat, to ecological niche or vegetation association. The need for a clear definition was stressed by several authors, mainly because habitats are now central in conservation planning. In Europe for example, habitats are key conservation units and are enshrined in environmental legislations since the adoption of the Habitats directive in 1992. Quoting Elton (1966), this concept was and still is “one of the chief blind spots of ecology”. Through a review of the history of the concept, we analyze the polysemic nature of this term, its evolution and the consequences of the polysemy for the important issue of habitat quality in biodiversity conservation. First, we advocate that “habitat” should be used carefully and parsimoniously in the scientific and legislative literature in order to avoid confusions. Through various examples of terminology, we show how the term “habitat” can lead to misinterpretations that impede the purpose of conservation. Second, we focus on habitat quality assessment and argue that “habitat” should remain a species-centered term, describing the location and environmental conditions favoring the growth and reproduction of a given species, thereby being intrinsically favorable to this species. New perspectives should come through the modeling of species-habitat relationships, combining species distribution modeling and demographic databases. We highlight the importance of this approach to resolve the schism between scientists and conservation stakeholders on habitat quality assessment.

Introduction

The concept of habitat emerged with the beginnings of ecology as a science. To illustrate how this concept is deeply entrenched in the history of ecology, picture two naturalists walking into the wild, one of them being an expert of a taxonomic group and the other a beginner. If the beginner sees a species they do not know, one of their first questions to the specialist would be : “In which habitats can this species be found ? Only in this one ?” And while saying this, they would point at their surrounding area. This is how “habitat” was defined in the oldest times of ecology and naturalist sciences. This is often still the case for naturalists in the field and this is not an issue per se. In this sense, habitat is perceived more as an atmosphere than as a state ; it can be considered a “mood of nature” described by a human being. This mood of nature cannot be defined scientifically because it is primarily subjective, a projection of people emotions that are not easily converted into a scientific concept. The long history and the profound entrenchment of the concept of habitat in ecology is one particular proof of the difficulty to find a consensual definition for a subjective concept.

One may ask why it would be important to question concepts in ecology. Actually, many ecologists overlook or take for granted the importance of concepts for their practices. Recently, Reiners *et al.* (2016) stressed that knowing our scientific discipline is essential because it allows “evaluating and understanding our collective priorities given limited resources ; shaping sociopolitical strategies for making a more effective science, and designing a more applicable science for satisfying societal and environmental wants and needs”. They defined a scientific concept as a mental representation of an entity, process or relationship with distinctive application to ecology that allows prediction, control or explanation (Reiners *et al.*, 2016). This definition thus perfectly matches with the view of habitat as a concept.

If concepts are considered important, why should we particularly focus on the concept of habitat ? First, the results of Reiners *et al.* (2016) on a large survey of ecologists showed that the concept of habitat is the third most useful concept. In a paradoxical way, it is one of the rare concepts that was never classified as “unfamiliar” by the survey respondents although this concept is largely acknowledged as imprecise or ambiguous (Tellería, 2016).

Second, beyond the clarification of the philosophical basis of ecology, the concept of habitat also has great implications for wildlife management and conservation. Although ecology literally means “the science of habitat” and can be defined as the study of relationships between organisms and their environments, the concept of habitat remains poorly defined (Tellería, 2016). On the one hand, habitat studies vary considerably in concepts and methodologies, which may hamper the understanding of species-habitat relationships, especially when comparisons are attempted among studies (Krausman et Morrison, 2016).

This creates difficulties to link theoretical work with applied approaches in the design of management plans (Cook *et al.*, 2010). On the other hand, habitat destruction and degradation is considered the main driver of biodiversity loss (Barnosky *et al.*, 2012).

The concept of habitat has thus important implications for conservation of biodiversity, with relevance not only for researchers but also for managers, stakeholders and politicians. Habitat has become a concept with a huge importance in the scientific literature but also in the grey literature and conservation policies, due to its potential as a powerful surrogate for conservation purposes (Bunce *et al.*, 2013). It is now a key conservation unit enshrined in environmental legislations. For example, the European Habitats Directive, which is considered the main network of protected areas in the world, has an important focus on habitats (Lockwood, 2006). The difficulty to link theoretical work with applied approaches in habitat-related studies and the ambition to effectively apply habitat-focused conservation approaches seem therefore conflicting.

The aim of this work is to evaluate how the concept of habitat, due to its ambiguity, may have impeded conservation advances by confusing the different communities of people involved in its development. First, we provide a historical evaluation of the concept of habitat through a literature review of past and current seminal papers on the subject. Second, we work through some examples to show how the ambiguity of this concept in ecology, with no proper definition, can be misleading for the understanding of some habitat-related terms and even impede conservation purposes. Finally, we provide new perspectives for the concept with a particular focus on “habitat quality”, which should be better understood and assessed to reach conservation goals.

A historical look back on the concept of habitat

The concept of habitat was discussed numerous times by different authors throughout the 20th century. In European scientific ecology, the importance of phytosociology to describe landscape and vegetation associations has fed most of the controversy on the definition of habitat. For example, in one of the first papers dealing with the definition of the concept of habitat, Yapp (1922) presented the concept of habitat as “one of the oldest and most fundamental concepts” in plant ecology. Yet, he acknowledged that this concept was less rigorously examined than others and that the ecological literature contained a lot of definitions without any consensus or critical assessment. The aim of his work was an “attempt” to examine critically and analytically the concept of habitat. He conceded that if he succeeded only in focusing attention on the subject, it would be a good first step. His rapid review of the concept showed that “the concept of habitat has been largely subjective” and he cited among others Clements (1916), who referred to the application of the term habitat as “completely a matter of individual opinion”. Nevertheless, Yapp

(1922) retained four main statements from his literature analysis that could help to frame the concept : (i) the area idea of habitat, (ii) change and development in the habitat, (iii) uniformity of life-conditions in habitat, and (iv) the habitat of individuals.

The area idea of habitat The first idea relied on the fact that a habitat occupies an area that is geographically defined (i.e. a locality). This idea seemed to be largely accepted among the main authors of the beginning of the 20th century (e.g. Clements, 1905; Nichols, 1917). Finally, this idea of habitat as a place or a location where an organism lives is considered to be the simplest one, i.e. the basic idea of the definition of habitat (Haskell, 1940; Kearney, 2006; Mitchell, 2005; Odum, 1971). Davis (1960) exploring formal distinctions between concepts of habitat and environment also concluded that the former emphasized the location in addition to conditions (see Mason et Langenheim, 1957). He also incorporated the notion of resources, which seemed central to him but often neglected or omitted, into the concept of habitat. He defined resources as “various forms of energy and matter that are potentially or actively useful to the organisms”. This definition was broad but Davis pointed out that the main aspect of resources is that they must be available for the organism above its minimum requirements. However, this minimum requirement also seems difficult to define. This work of Davis (1960) is a turning point in the history of the habitat concept. It’s the first time that resources are highlighted in the definition of habitat and that this definition is accompanied by a particular typology.

Change and development in the habitat The second idea referred to the idea of plant succession that emerged clearly at this time and is a convenient means to include time and space into the concept of habitat. This idea is similar to the symphytosociological view of landscape developed later in the history of botany (Anseau et Grandtner, 1990). However, few authors have combined time and space in their theoretical work on habitat. Davis (1960) discriminated habitats according to the mechanisms of temporal change : abiotic factors (tidal habitats for example), biotic factors (such as succession of biotic communities) or no temporal change. Hence, he came up with a definition dividing the concept of habitat into what he called “inconstant” vs. “constant” (or monotonous) habitats. He was the first to accompany his definition with a specific typology.

Uniformity of life-conditions in habitat The third idea dealt with the physical counterpart of an association of species (e.g. the plant association of phytosociology). The definition of this physical counterpart can be strict among several authors (“uniform habitat-conditions”) or more related with a diversity of conditions under which communities may exist (“ecological amplitude” or “range of conditions”).

Habitat of individuals or communities ? Finally, whereas these three previous ideas developed by Yapp (1922) are related to the “habitat” of a community, linked with plant associations, the fourth one raised the question of a habitat defined from a species-centered point of view. Yapp (1922) therefore confronted two conceptions of ecology, synecology and autecology, through the prism of the definition of habitat. Yet at this time, there was evidence for an “investigation of the habitat of a single plant rather than that of the whole plant association” even for synecologists ; however, according to them, this had been investigated under another semantic scheme (see for example the “Standort” term proposed by Gams (1918) to define the habitat of a plant association).

This dichotomy between a species-centered and a community-centered definition of habitat is central in the development of the concept of habitat (Mitchell, 2005; Tellería, 2016). Following the seminal paper of Hutchinson (1957) on the ecological niche, Udvardy (1959) wrote about definitions in ecology, particularly the concepts of habitat, biotope and ecological niche that according to him were basic but inadequately defined. A major issue was that biotope and niche were often used as two synonyms of habitat. From his references, he described the biotope as the habitat of biotic communities, and emphasized that biotope is not used consistently in different countries, being sometimes used as a species-centered term. The term “Standort” defined by Gams (1918) is here a clear synonym of biotope and belongs to the realm of synecology as already concluded by Yapp (1922).

Udvardy (1959) reaffirmed this definition and proposed that misuses of biotope (as a species-centered term) should be eliminated. Davis (1960) also discarded the use of vegetation types and plant communities to describe the habitat of animals because the biotope definition is too vague and belongs to the realm of synecology. In the same idea, Elton (1966) wrote that ecologists in general acknowledged that botanists have done part of the job by describing habitats via plant associations. He refuted this statement because plant associations cannot describe all animal habitats (e.g. parasites).

Regarding the ecological niche, Udvardy (1959) started from Grinnell (1917b)’s definition. He demonstrated its compatibility with the definition of Elton (1927), as also more recently acknowledged (Chase et Leibold, 2003; Pocheville, 2015) : the ecological niche is thus a functional entity merging the definitions of these two authors and is the product of a synecological thinking. In other words, although habitat and ecological niche are related, the former came from autecological thinking, such that habitat should be species-centered. In contrast, the concept of ecological niche was born under community-level thinking : although it can also be viewed as species-centered, it was built to understand co-existence patterns in ecological communities (see the Volterra-Gause principle and details in Hutchinson, 1957). So these two related concepts do not tackle the same levels of biological

organization and thus have different aims.

Whittaker *et al.* (1973) mainly focused on the niche concept, compared with the concept of habitat, to really highlight for the first time the consequences of a confusion of concepts (Pocheville, 2015). In summary, Whittaker *et al.* (1973) offered to resolve the confusion around “niche”, and related terms such as habitat, using a parallel with levels of biological organization. The authors related both the niche and habitat terms to the population level. For example, they define a “habitat hyperspace” describing the complete set of physical and chemical variables in the environment that form spatial gradients (at the scale of the landscape but also in an “area”). From a species point of view, the part of this hyperspace that is occupied by the species (i.e. by all populations of the species) is defined as the habitat hypervolume and finally, a particular species population response to variables in this hypervolume describe the habitat. They also, as Udvardy (1959), define a biotope as the environment of a particular community in the landscape.

The same framework was used to define a niche : the “niche hyperspace” represented axes of all variables by which species in a community are adaptively related. This definition clearly focused on the functional definition of niche. Whittaker *et al.* (1973) ended their recommendations by clarifying level-dependent uses of terms : in ecology, “niche” should describe the role of species within the community and “habitat” their distributional response to inter-community environmental factors. There was symmetry in definitions of Whittaker *et al.* (1973) for niche and habitat, since they were truncated in a hyperspace, a hypervolume and finally to the word itself at the population level, showing a willingness to simplify these concepts. However, the definitions remained highly theoretical and there was a lack of examples that in fine left these concepts non-operational.

Linking habitat with population dynamics Southwood, in his 1977 presidential address to the British Ecological Society (Southwood, 1977), chose to talk about habitat and asked whether it was a template for ecological strategies. The article did not refer directly to the definition of habitat but it addressed new questions about the concept. Southwood’s paper examined time and space issues in the habitat concept, particularly with regards to the favorableness of habitat and its relations with population demography. The level of favorableness is directly related to the reproductive rate of an organism. It can vary depending on time (period of reproduction for example) and space (site of reproduction). The idea of linking habitat with demographic parameters is one of the major current trends in ecology (Tellería, 2016), particularly through the question of habitat selection by individuals (Matthiopoulos *et al.*, 2015).

Synthesis The concept of habitat was thus defined repeatedly by several authors who all pointed to the same issues. Nevertheless, the call for focusing attention on this subject

by most of the authors was not answered by the community of ecologists. It can be useful to wonder why. The easiest explanation is that the subject is neither interesting nor crucial for the purpose and advance of ecology and ecologists may have viewed a semantic analysis as a waste of time. We can cite Southwood who explained this idea in his seminal paper (Southwood, 1977) : “As always with classification of nature [classification of habitats are clearly part of it even if Southwood did not refer to habitats here], it is easy to find exceptions ; the real challenge, the constructive work, is not to find the exception, but to use this to improve, modify or even change the general pattern.” However, as Murphy et Noon (1991) emphasized, the main issue is that, over the long term, this strategy can lead to misuse and a lack of operationnality of concepts. Moreover, all arguments and issues raised by the authors that tried to define concept of habitat seem relevant and important for the development of ecology.

Finally, over its long history, the concept of habitat was always defined using either a species-centered definition or a community-centered definition, depending on the author and context (Tellería, 2016). The current schism between the habitat as appreciated by stakeholders and politics and the habitat that is manipulated by scientists induces a polarization of the concept between an “ecological habitat” and an “operational habitat” respectively. Operational habitat is the current interpretation of the former synecological view of habitat (i.e. habitat of a community) whereas the ecological habitat is more related to the development of the ecological niche and thus to the former autecological view of habitat (see above on Yapp, 1922).

A mismatch of a same concept, due to multiple uses in different contexts, is also observed for other key concepts of conservation. Recently, Hunter Jr. *et al.* (2016) argued that the concept of ecological surrogacy should be split into two different approaches : indicator surrogate and management surrogate. This dichotomy is mainly due to different goals of users who do not share a same foundational understanding of ecological surrogacy. Different goals may also drive the observed dichotomy in the concept of habitat. However, this dichotomy impedes shared efforts to reach conservation goals. Despite a century of ambiguity and conceptualization, the concept of habitat is still consistently used vaguely in the literature, with no reference to a particular definition. The concept of habitat should remain a subject of stimulating debates, in line with the many related concepts generated by its age and importance in ecology.

Habitat related terms : impacts of ambiguity for conservation

Beyond the semantic analysis of a word, its ambiguity can lead to misleading concepts. Misleading concepts imply wasting time and funding that are crucial in the conservation of biodiversity today (Krausman et Morrison, 2016; Murphy et Noon, 1991). Here, we take

four examples of phrases related to the concept of habitat that have impeded and still affect conservation actions : “critical habitat”, “habitat fragmentation”, “habitat suitability” and “habitat quality”.

One of the most important policies for conservation in the USA is considered to be the Endangered Species Act of 1973 (ESA). However, studies that evaluate this policy have shown that its applications rely on an ambiguous scientific basis (Murphy et Weiland, 2016; Wilhere, 2016). Murphy et Noon (1991) were the first to address the impact of vague and ambiguous terminology in ecology on policy and decision-making process. To illustrate their point, they used an example from the ESA where the designation of “critical habitat” was not defined, partly because the words “critical” and “habitat” did not have clear definition themselves. They did not contribute directly to the debate about the concept of habitat but they identified the definitions best suited with respect to the ESA (i.e. with an autecological restriction). They concluded that a context-dependent definition of habitat is required for the effective application of conservation science. More generally, they argued that the lack of precision and clarity in legal-scientific terminology causes short-term problems in decision-making but the real harm is done over the long term. For example, Camaclang *et al.* (2014) reviewed the last ten years practices in the identification of critical habitat for threatened species. They highlighted a mismatch between (1) the intent of critical habitat identification, which should rely on information on population viability and (2) its practice, where this information was used to identify critical habitat for only 1% of the species they reviewed. This mismatch may be partly due to conceptual ambiguity of the term. However, using context dependent definition for a concept as proposed by Murphy et Noon (1991) can lead to the multiplicity of operational objects (e.g. typologies) and finally add to the confusion of terms.

A term used in such a variety of ways as to become meaningless is called a “panchreston”. This definition was applied to the concept of “habitat fragmentation” (Bunnell, 1999). In an attempt to tackle this panchreston, Lindenmayer et Fischer (2007) pointed to the ambiguous nature of the concept of habitat as one of the main issues for the definition of habitat fragmentation. They considered that the failure to specify a focus on a particular definition of habitat has created significant problems. For instance, if patches of the so-called “habitat” are loosely defined, it may prevent the observation of expected patterns such as the decrease of species abundance or species richness¹. Hence, they stressed the importance to stay with a species-centered definition of habitat after Hall *et al.* (1997) and to discard the use of vegetation cover approaches to define habitat. This distinction is crucial because for example some species can survive in modified landscapes even if there

1. Even if at intermediate levels, fragmentation can lead to increased species richness up to a point, see Duelli (1997); Fahrig *et al.* (2011).

is a loss of native vegetation cover. These species are able to shift their requirements on resources located outside of their original occurrence area. In this case, restricting the “habitat” to native vegetation cover may thus lead to improper conclusions in case of a fragmentation analysis.

Finally, in species distribution and abundance modelling, there is also growing confusion about terminology, especially with concepts such as “habitat suitability” and “habitat quality”. For Hall *et al.* (1997), the term “habitat suitability” should not be used because habitat is by definition suitable for a species (see above). Hence, an “unsuitable habitat” does not exist because it is the quality of the habitat that changes, not its suitability *per se*. However, “habitat suitability” is still largely used in the species distribution modelling literature mainly because habitat itself is poorly defined. For example, Hirzel et Le Lay (2008) wrote about an “obvious relationship between niche theory and habitat suitability models”. As they proposed an “operational” definition for the ecological niche that was the exact definition of habitat proposed by Hall *et al.* (1997), they did not explain why they used “habitat suitability” to refer to species distribution modeling approaches.

These three examples of habitat-related terms consistently remain ambiguous. For each of them, one reason for this ambiguity was the poor definition of “habitat”. The aim of this article is not to provide a definitive definition of the habitat concept, which was attempted numerous times without success. Instead of trying to tackle the whole concept of habitat, it may be easier to start by redefining related terms using the most recent scientific advances. It is the perspective chosen here, starting with the “habitat quality” concept.

Habitat quality, which perspectives for a key conservation concept ?

Habitat quality is still a concept that is plagued by the complex semantic of habitat. For example, recent work on a “Habitat Quality Index” at the European level (Vallecillo *et al.*, 2016) relied on a synecological definition of habitat maintaining the ambiguity of the concept when this index is aimed at becoming a key operational tool for European conservation policies.

As proposed by Southwood (1977), the easiest way to link habitat quality (the fact that habitat is intrinsically good for a species) with measurable parameters in a population of a species is to base measures on demography and population dynamics. However, choosing which measures of a population are relevant and useful to determine the quality of habitat is not easy (Horne, 1983).

Matthiopoulos *et al.* (2015) presented a conceptual framework with more realistic connections between a population’s use of space and its subsequent dynamics (and hence a contribution to the ongoing efforts to estimate a species’ critical habitat and fundamental

niche).

The recent study of Bean *et al.* (2014) is focused on the relationship between “habitat quality” and “habitat suitability” in the sense of species distribution modeling. As mentioned above, the use of “habitat suitability” was questioned by Hall *et al.* (1997), so that I prefer to use “environmental suitability” to describe the likelihood to observe a species in a site on the basis of environmental variables. Linking environmental suitability to demographic parameters is of key importance to improve our definition of habitat quality.

Habitat quality can only be defined on the basis of demographic parameters of individuals or populations. As presented by Bean *et al.* (2014), two majors problems hide the potential interest of environmental suitability to determine habitat quality : good datasets and scale issues. Monnet *et al.* (2014) attempted also to link demographic parameters to environmental suitability obtained from species distribution modeling but the study is based on an outstanding dataset that allows filling this gap. Nevertheless, more and more studies are trying to uncover processes that link environmental suitability with demographic parameters (e.g. Pellissier *et al.*, 2013; Tôrres *et al.*, 2012; Unglaub *et al.*, 2015). This approach is of particular interest for the continuous model of landscape developed by Fischer et Lindenmayer (2006).

These studies are the first that really make an urgent and important move, which is key for conservation scientists to use species distribution modelling as proxy for habitat quality : link them with population dynamics (Guisan *et al.*, 2013; Wisz *et al.*, 2013). Habitat quality is still of major importance in conservation actions and conservation scientists should focus on a quality that is based on demographic parameters even if it demands a more powerful dataset than a quality assessed solely with species occurrence, abundance or density data. Environmental suitability can be a helpful tool for stakeholders to make choices, for example in sampling areas for inventories that are potentially suitable according to a species distribution modelling framework, but not known as a occurrence sites. If environmental suitability can go beyond and be more easily linked with demographic parameters, it will be a very powerful tool for conservation. To achieve this aim, population biologists and conservation scientists have to work together.

Final words

More broadly, the future of conservation science is challenging, torn between the ascertainment of biodiversity loss that urges conservation actors to actions and a certain blindness on the understanding of some of its scientific bases. The risk is that conservation becomes a giant with feet of clay, a science with a huge strike force but weak scientific bases, potentially leading to counter-productive effects such as a loss of credibility towards the main involved force in conservation : people.

Acknowledgements

I would like to thank Emmanuelle Porcher for constructive comments and criticisms on earlier drafts of this manuscript.

References

See the general list of references at the end of the manuscript.

Chapitre 3

Pollinisateurs et échelle spatiale :
impact de la définition de l'habitat et
de sa mesure

3.1 Article : Inconstant characteristic spatial scale in species-landscape relationships : a case study with flower-visitors

Martin Jeanmougin^{1,2,*}, Romain Julliard¹, Emmanuelle Porcher¹

¹ Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO - UMR7204), Sorbonne Universités-MNHN-CNRS-UPMC, Muséum national d'Histoire naturelle, CP135, 43 rue Buffon, 75005, Paris, France

² Service du patrimoine naturel, Muséum national d'Histoire naturelle, CP 41, 36 rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75231, Paris cedex 05, France

* Corresponding author :

Martin Jeanmougin

e-mail : martin.jeanmougin@mnhn.fr

phone : +33 1 71 21 46 75



Abstract

The effects of landscape on species or communities depend greatly on spatial scale. Many studies have sought to assess the ‘characteristic scale of effect’, the most appropriate spatial scale to study the relationship between landscape and ecological variables. Because the true scale of interaction between species and landscape is never known, the reliability of estimation methods has to be evaluated indirectly, for example by comparing theoretical predictions related to expected characteristic scale patterns among species, landscape metrics or thematic resolutions with empirical observations, which is rarely done. Here, we applied the widely-used focal site multiscale study design to identify the characteristic scale of effect of landscape structures on species presence, using an original, nationwide dataset of flower-visitor arthropods in France. This method infers the spatial scale (buffer size) at which the relationship between probability of species presence and landscape structure is the strongest. Characteristic scales of effect thus identified were compared across 42 arthropod species, four landscape typologies of land cover and a large set of landscape metrics, to analyze their consistencies. The method identified characteristic scales of effect for a large proportion of species and landscape metrics. Significant differences in characteristic scale were detected among species, landscape metrics and thematic resolutions used. However, overall the characteristic scale of landscape effects was highly unstable, both within and among species and landscape metrics. This result was true regardless of the thematic resolution of the typology. Our results suggest that the outcome of the focal site multiscale study framework cannot be easily interpreted and that the method validates little of the expected theoretical patterns. This questions the relevance of the method to identify the spatial scale of species-landscape relationships as well as our ability to use correlative approaches to evaluate the spatial scale of perception and interaction of species with the landscape.

Introduction

A large part of ecological research aims at understanding the determinants of species distribution. The succession of environmental filters and particularly those related to landscape (i.e. how a species can move through the landscape to reach suitable habitat patches) are believed to be a major proximal mechanism (Kraft *et al.*, 2015). Because no experimental manipulation is possible at large scale, environmental filters are often explored through correlative approaches on the basis of observational data. Hence numerous studies focus on the neighboring landscape to demonstrate its importance as a predictor of species presence and abundance at a particular site (Mazerolle et Villard, 1999). In these studies, it has been repeatedly found that the relationship between an ecological variable (e.g. species abundance or abundance) and landscape metrics, i.e. quantitative descriptors of landscape composition (e.g. proportion, richness or diversity) and configuration (e.g. patch shape, edge length or isolation ; Gustafson, 1998), depends greatly on the spatial scale at which these metrics are measured (Wiens, 1989; Turner *et al.*, 1989; Miguet *et al.*, 2016).

Multiscale analyses have developed rapidly over the last decades to address such spatial scale issues in ecology, including the effect of grain, extent or resolution on landscape metrics (Wiens, 1989; Wu, 2004; Lechner et Rhodes, 2016). With respect to spatial extent, the focal site multiscale study design (Brennan *et al.*, 2002) is a widespread method to identify the so-called characteristic scale of effect of landscape metrics on an ecological variable (Jackson et Fahrig, 2012). Landscape metrics are measured within a buffer around observation sites and spatial scale is defined as the radius of such buffer. The aim of this method is to infer the spatial scale at which the relationship between an ecological variable of a focal site and a landscape metric (e.g. percentage of forest area) is the strongest. This ‘characteristic’ scale is often interpreted as the scale at which a given species perceives and interacts with the landscape (Miguet *et al.*, 2016). The identity of the landscape metric correlating with species distribution is thought to be informative on which landscape features are the most important drivers. However, landscape and species distribution can be so complex that any correlation between a given pair of landscape metric and species distribution can always receive an *ad hoc* explanation, while our ability to make *a priori* prediction is low. There is thus a strong need for *a posteriori* validation of correlative methods such as the focal site multiscale study design.

Because the “true” characteristic scale of interaction between species and landscape is never known, the reliability of the focal site multiscale study design method has to be assessed indirectly. For example, Jackson et Fahrig (2015) analyzed, in a literature review, the distribution of characteristic scales of effect obtained using the focal site multiscale study design method and showed that the largest and smallest scales evaluated in studies

are more often the best predictors of the inferred characteristic scale than expected by chance. They concluded that many ecologists therefore seem to not conduct their study at the optimal characteristic scale. Alternatively, Miguet *et al.* (2016) outlined several methodological issues that can, in principle, influence estimates of the scale of effect, such as resolution of landscape data or correlation of landscape metrics among spatial scales.

The choice of a landscape thematic resolution is one such major methodological issue with the focal site multiscale study design, which may affect the strength of the observed correlation between landscape metrics and ecological variables, but this source of variability is rarely assessed (Bailey *et al.*, 2006; Lechner et Rhodes, 2016). Although landscape units should be defined on the basis of their potential usage by the species or ecological community under study, data availability is often the main driver of choice for landscape ecologists. Land use maps are among the most used because remote sensing and machine learning methods make them widely available (Verburg *et al.*, 2011). In addition, a common practice in ecology is to redefine the thematic resolution of land use to improve its ecological meaning with respect to the study species or community (e.g. merging all forest types into a single type named “forest”). When working at a large scale, most scientists match the thematic resolution with the spatial resolution, decreasing the available thematic resolution to assess correlation between landscape metrics and their ecological system. In this way, they also reduce the number of landscape units facilitating subsequent statistical analyses. Consequently, a same raw thematic resolution can be used to describe a same landscape but with different landscape units depending for example on the spatial resolution (e.g. minimum patch size). Miguet *et al.* (2016) predict that a coarse thematic resolution should lead to relatively less accurate landscape metrics at small vs. large scales, leading to an overestimation of the characteristic scale, but there is no proper empirical assessment of this potential bias so far.

A complementary approach to assess the consistency of estimates of the characteristic scale is to infer the characteristic scale over a large number of species or landscape metrics and to compare the patterns observed with theoretical expectations. Miguet *et al.* (2016) compiled such predictions put forward in studies using the focal site multiscale study design. They concluded that species traits and landscape metrics were among the most important ecological factors likely to control the scale of effect. Regarding species traits, several predictions can be made on purely theoretical grounds. In particular, Miguet *et al.* (2016) expect broader scales of effects with larger species mobility. The latter can be assessed using body size or dispersal distance. Despite an important corpus of studies about ecological traits relationships with scale of effect, there is still weak empirical support for these predictions and contradictory results across studies (Jackson et Fahrig, 2015), especially for species-centered approaches.

In contrast to species traits, there is little theory regarding the influence of landscape metrics on the scale of effect, such that most predictions are purely empirical. A number of empirical studies showed that the characteristic scale of effect may depend on which landscape metrics is used and cannot be readily transferred to other metrics or other thematic resolutions. For example, Schindler *et al.* (2013), comparing 52 metrics and their relation with species richness of different taxonomic groups, found that no landscape variable was consistently significant across all spatial scales. A question that deserves attention is whether some patterns can be found despite the strong variability in characteristic scale across metrics. Landscape metrics can be classified as composition vs. configuration variables, but also as structural (without explicit reference to ecological processes) vs. functional (e.g. connectivity) metrics (McGarigal *et al.*, 2012). If species interact with the landscape at a given (characteristic) scale, it seems reasonable to expect that this scale is more consistent among metrics with a type (e.g. composition) than between types (e.g. composition and configuration). For instance, Duren *et al.* (2011) showed that northern bobwhite (*Colinus virginianus*) presence was affected by composition metrics within a 1km radius, whereas configuration metrics affected the species at larger scale. However, to our knowledge, there is no proper meta-analysis of the literature that compiled the consistency of spatial scale of species-landscape relationships among landscape metrics types.

Here, we estimate and analyze the consistency of characteristic spatial scales of the relationship between landscape metrics and the probability of presence of numerous species of flower-dwelling arthropods, in an attempt to assess the validity of the focal site multiscale study design to inform on true characteristic scales. We specifically address the following questions : (1) does characteristic scale depend on species identity and landscape variable in a way consistent with predictions by Miguet *et al.* (2016) ? (2) Does the choice of a thematic resolution influence the inferred characteristic scale ? We focused on pollinators because they differ greatly in their ecological traits, particularly dispersal ability, such that we may expect a broad range of characteristic scales of effect, yet with similarities for ecologically close species as observations are due to similar ecological interactions with their environment (e.g. species are observed on flowers because they usually feed on flowers). Also, characteristic scales of effect of landscape metrics are poorly studied for this group, although landscape context is known to be an important driver of insect distribution (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Patrício-Roberto et Campos, 2014; Senapathi *et al.*, 2015). For example, Rossi et van Halder (2010) focused the relationship between butterfly species richness and a variety of metrics reflecting both landscape configuration and composition. In this community approach, they found that the correlation between landscape metrics and species richness varied greatly with buffer size, which was attributed to the

diversity of processes shaping species-landscape relationships.

We used the focal site multiscale study design to assess the characteristic scale of landscape effect on predicting species presence/absence, across multiple species, landscape thematic resolutions and metrics. We then compared the patterns in inferred characteristic scale with the following predictions : (i) the characteristic scale varies systematically across species, such that species identity explains an appreciable part of the observed variation in characteristic scale. In addition, this variability is shaped by ecological characteristics of species. In particular, species from the same taxonomic group are expected to share common biological traits and should have systematic similar pattern of spatial scale response across different metrics of the landscape ; (ii) the characteristic scale also varies consistently across landscape metrics. In particular, we expect to find systematic differences in characteristic scale for composition vs. configuration metrics ; (iii) a coarse thematic resolution yields a systematic overestimation of the characteristic scale of effect (Miguet *et al.*, 2016).

Methods

Sampling protocol and data All biological records come from the French citizen science program Spipoll, a nationwide survey of flower-visitors using a standardized observation protocol. This database is unique in providing assemblages of a wide range of species sampled with the same standardized protocol over thousands of geo-localized sampling points, thereby offering an ideal dataset for our purpose. The protocol consists in compiling a photographic collection of flower-visiting invertebrates interacting with a plant species at a given place and for a given duration (see Deguines *et al.* (2012) for details). The dataset covers five years (2010-2014) and represents a total of 12,272 picture collections, i.e. 12,272 sites distributed across France (appendix 1). Observation duration is variable among samples, due to the existence of two protocols : observers take pictures of all flower-visitors feeding or landing on the flowers either during 20-minutes (8,603 sites) or over a longer but recorded duration (3,669 sites). Many taxa observed in Spipoll cannot be identified to species level on the basis of pictures and are described as morphospecies. Hence, we selected a subset of 42 taxa (appendix 2) that were both identified to species level and frequent enough (at least 100 observations). They include *Lepidoptera* (14), *Hymenoptera* (9), *Diptera* (9), *Coleoptera* (7), *Hemiptera* (2) and *Araneidae* (1). The first four taxonomic orders are representative of the diversity of pollinators in Europe (Orford *et al.*, 2015; Rader *et al.*, 2016). Presence-absence data for these 42 species over 12,272 sites were used in subsequent analyses. All species identifications were validated by expert entomologists.

Landscape analysis The CORINE Land Cover dataset (Bossard *et al.*, 2006) was used as a representation of landscape. Four different thematic resolutions were used, from the highly detailed 3rd level of CLC (44 classes) to a simple description of landscape with three classes only (urban, agricultural and natural patches), as often used in the ecological literature to facilitate interpretation of processes under study (Suárez-Seoane et Baudry, 2002). See appendix 3 for more details on these thematic resolutions.

Circular buffers were created around each site with a broad range of 13 radii : 150, 250, 500, 750, 1000 m and every 500 m between 1,000 and 5,000 m. The smallest radius (150 m) was chosen to be relevant to define a landscape considering the spatial resolution of CLC (i.e. 25 m for a pixel, the minimum identifiable unit of measurement). The largest radius (5000 m) was based on known movement ability of some species in our dataset (e.g. foraging range of honey bees can reach these distance, Hagler *et al.*, 2011). Each buffer was intersected with the four different thematic resolutions of CLC at each site, thereby generating a total of ca. 60,000 landscapes. Each of these landscapes was analyzed using Fragstats v4 (McGarigal *et al.*, 2012), which calculates a large set of landscape statistics. Metrics were calculated either at class level (each thematic resolution defining its own classes, metrics were therefore different for each thematic resolution) or for landscape as a whole using the eight cells neighborhood rule for patch delineation. At the landscape level, configuration (e.g. patch density, diversity or shape) and functional (e.g. connectivity and isolation) metrics were calculated. The same metrics were also used to describe each class (e.g. number of patch of forest class) in addition to composition metrics (i.e. percentage of cover of each class in the buffer area). All metrics were chosen on the basis of their demonstrated or purported effect on flower-visitors reported in the literature (Carré *et al.*, 2009; Kennedy *et al.*, 2013; Moreira *et al.*, 2015). For example, percentage of agricultural area around observation sites is known to affect negatively pollinators abundance at local scale (Benjamin *et al.*, 2014). Only metrics with low correlation among them (< 0.6) were retained for subsequent analyses resulting in 17 different metrics for the coarsest thematic resolution used (Table 3.1, appendix 3 for other thematic resolutions). All these metrics are fully described in McGarigal *et al.* (2012). All other landscape analyses were performed using R (v3.1.2, R Development Core Team, 2014) and the PostGIS extension of PostgreSQL object-relational database system.

Statistical analysis For each species, generalized linear models (GLM) with a binomial error and a logit-link function were used to analyze the relationship between presence-absence of species and landscape explanatory variables. First, a model was built using the following independent variables : (1) latitude to account for a possible northing effect on species distribution, (2) total precipitation and (3) minimum temperature on the day of

TABLE 3.1 – Metrics used to describe the landscape around each Spipoll study site for the finest thematic resolution ($n = 17$). Acronyms, complete names and codes correspond to the terminology of McGarigal *et al.* (2012). The complete description of each metric is available in McGarigal *et al.* (2012). Types of metrics are derived from these descriptions.

	Acronym	Complete name	Code	Metric type
Landscape	Class			
	ENN_CV	Euclidean nearest-neighbor distance (coefficient of variation)	P1	Functional
	ENN_CV.nat	ENN_CV of natural land cover class	P1	Functional
	ENN_CV.urban	ENN_CV of urban land cover class	P1	Functional
	ED	Edge density	L4	Configuration
	ED.nat	Edge density of natural land cover class	C5	Configuration
	ED.urban	Edge density of urban land cover class	C5	Configuration
	CONNECT	Connectance index	L30	Functional
	CONNECT.nat	Connectance index of natural land cover class	C31	Functional
	CONNECT.urban	Connectance index of urban land cover class	C31	Functional
	SHAPE_CV	Shape index (coefficient of variation)	P2	Configuration
	AREA_CV	Patch area (in hectares, coefficient of variation)	P1	Configuration
	SHDI	Shannon's diversity index	L4	Configuration
	PRD	Patch richness density	L2	Configuration
	PLAND.nat	Proportion (%) of natural land cover class	C2	Composition
	PLAND.urban	Proportion (%) of urban land cover class	C2	Composition
	NP.nat	Number of natural patches	C8	Composition
	NP.urban	Number of urban patches	C8	Composition

data collection as proxy for weather condition which may affect flower visitors' activity, (4) observation date (day of the year), (5) quadratic observation date to account for flower visitors phenology, and (6) duration of data collection to take account of sampling effort. Climate data were obtained from the ECA&D project (www.ecad.eu, Haylock *et al.*, 2008) where daily minimum temperature and precipitation data are available throughout the sampling period at a resolution of 0.25 degree on a regular grid.

Then, a landscape metric was added to the model and the Akaike Information Criterion (AIC) was calculated, and this was repeated for each landscape thematic resolution (i.e. four different resolutions), each landscape metric (17 metrics, or more depending on the thematic resolution considered) and each buffer size (13 radii from 150 to 5000 m).

For a given metric and thematic resolution, the 13 model AICs (one for each buffer size) were compared. To assess whether the relationship between presence/absence and a given landscape variable depended on spatial scale, we examined the relationship between AIC values and buffer size (Figure 3.1). If all AIC values were similar ($\Delta\text{AIC} < 5$, Figure 3.1a), models were considered similar regardless of the buffer size used to calculate the landscape index. In this case, we concluded that this species did not have a characteristic scale of effect for this landscape metric. If AIC values differed by more than 5, the observed characteristic scale of response to landscape was inferred from the model with the minimum value of AIC (Figure 3.1b). When the minimum AIC value was observed at 150 m, the species was concluded to be influenced by landscape at a local scale (< 150 m). In contrast, when the observed characteristic scale was 5,000 m, the true characteristic scale of effect is less easily defined, because it could be much broader than 5,000 m (Jackson et al. 2015). To deal with this issue, results were analyzed with and without observed characteristic scales of 5,000 m.

Explanatory power of models at the observed characteristic scale of effect were evaluated using McFadden's pseudo- R^2 : $1 - (\text{ResidualDeviance}/\text{NullDeviance})$; (Faraway, 2005). To test the reliability of observed patterns, we selected among the models with a characteristic scale of effects, the 50% models with highest pseudo- R^2 for the landscape metric. Results obtained with this subset of models were compared to results from the entire dataset. We also compared the characteristic scales of effect with those obtained when species were randomly distributed across sites, while maintaining their number of occurrences constant. Finally, we verified the absence of spatial autocorrelation on the residuals of these models using Moran's I index and correlograms.

We finally analyzed the dataset consisting of all characteristic scales observed across all 42 species and all 17 landscape metrics (or more depending on the thematic resolution considered), for each of the four thematic resolutions of land cover. To assess the consistency of species-landscape relationships, an analysis of variance (ANOVA) was performed on characteristic scale, with species and landscape metrics as factorial explanatory variables. Post-hoc Tukey Honest Significant Differences (HSD) test was used to explore the true difference between species and between landscape metrics. ANOVA and post-hoc Tukey HSD tests were used to assess systematic differences of observed characteristic scales among the four most represented taxonomic groups (i.e. *Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Diptera* and *Coleoptera*) and a miscellaneous group combining the two last taxonomic groups with few species each (*Hemiptera* and *Araneidae*). Under the assumption of niche conservatism stating that species within a taxonomic group are more likely to share similar ecological traits (Webb *et al.*, 2002), we expected significant differences in characteristic scale among taxonomic groups. The same analysis was performed to test differences in

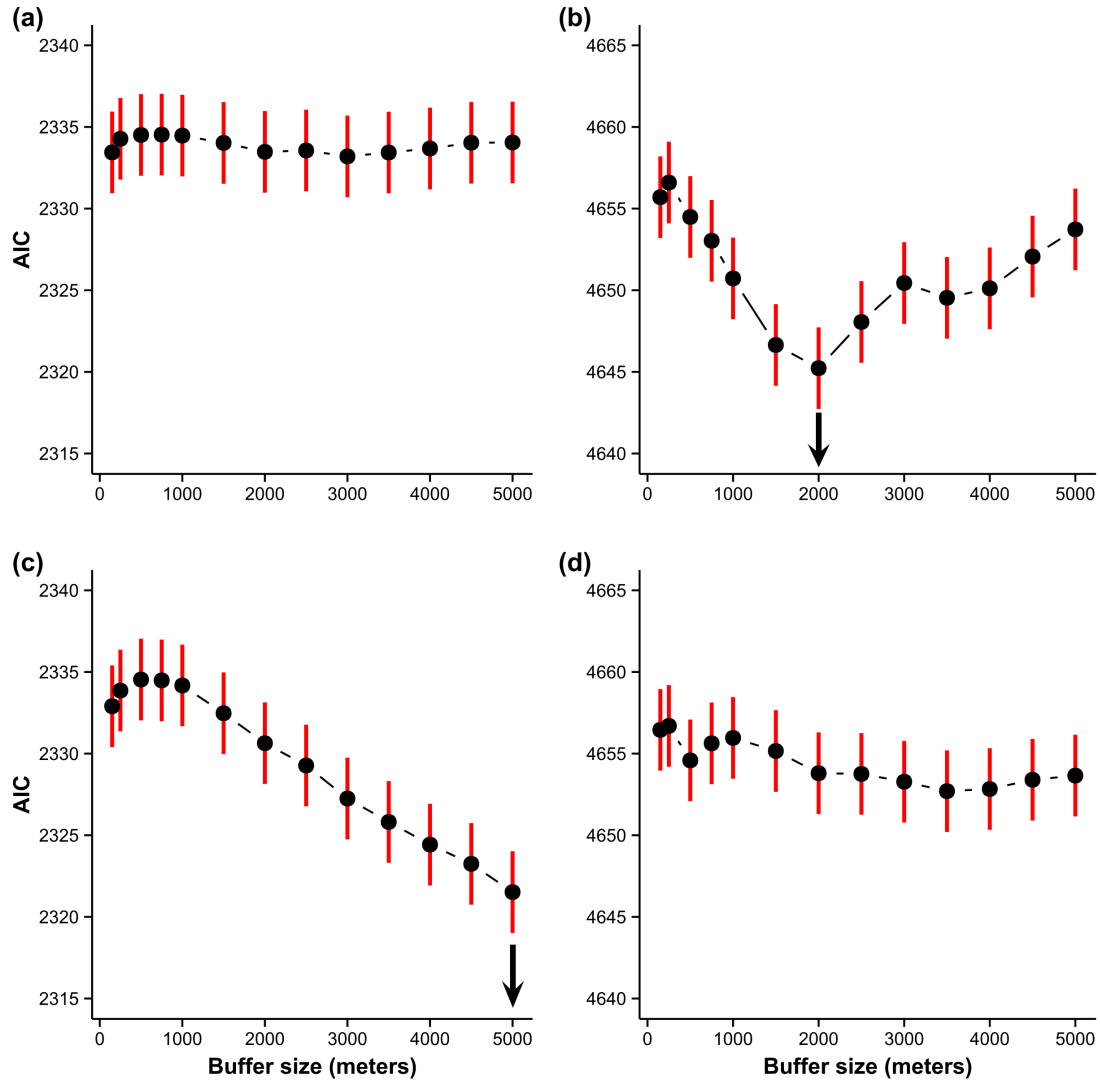


FIGURE 3.1 – Example plots of AIC values of GLM models at 13 spatial scales for two species : *Paracorymbia fulva* (a-c) and *Xylocopa violacea* (b-d) and two landscape metrics : edge density (ED, a-b) and Shannon diversity (SHDI, c-d). In (b) and (c), the species-landscape relationship is considered to be structured spatially : characteristic scales (black arrows) are defined at the minimum AIC value, i.e. 2,000 m and 5,000 m respectively. In (a) and (d), AIC values are not considered statistically different across models ($\Delta AIC < 5$) : there are no characteristic scale of effect. Error bars correspond to ± 2.5 AIC.

characteristic scale among types of metrics (i.e. functional, composition or configuration). The main results are presented only for the lowest thematic resolution with three land cover classes : urban, natural and agricultural land cover and the corresponding 17 landscape metrics. Complete results on finer thematic resolutions CLC than the previous are qualitatively similar and are generally not shown (but see appendix 4 and 5). To assess the effect of thematic resolutions on characteristic landscape scale, we performed an ANOVA on characteristic scale, pooling all 42 species and the 7 metrics that were defined across

all thematic resolutions (Table 3.1). We also illustrated how landscape thematic resolution influenced the characteristic scale of effect by examining the distribution of absolute values of the difference in characteristic scales between pairs of thematic resolution.

Results

Across all species and landscape metrics, 714 models were fitted on all spatial scales studied. Three quarters showed a characteristic scale of effect (e.g. 3.1b and c), i.e. there was enough variation in AIC values to identify the minimum across scales. McFadden's pseudo- R^2 of full models at the observed characteristic scale ranged from 1.36 % for *Apis mellifera* and the connectance index (CONNECT) to 31.04% for *Colletes hederiae* and the connectance index of natural landscape class (CONNECT.nat). In comparison, only 17% of models using a random distribution of species showed a characteristic scale of effect and pseudo- R^2 of those models ranged between 0.01 and 1.46%. Also, results obtained from the 50% subset of species with models exhibiting the highest pseudo- R^2 were consistent with the entire dataset (see appendix 4). Therefore, subsequent results are presented for the entire dataset.

Across species, the number of landscape metrics with an observed characteristic scales ranged from 4 (26 %) for *Vanessa atalanta* to 17 (100 %) for *Sphaerophoria scripta* (Figure 3.2 and see appendix 5 for raw data). Significant differences in characteristic scale were detected among species (ANOVA, p.value < 0.001). For example, *Anthophora plumipes* and *Pyrrocoris campestris* appeared to respond mainly to local scales (median = 250 m) while *Aglais io* mainly responded to large scales (median = 5,000 m), but this was the only significant difference between species as identified by a post-hoc Tukey HSD test. Overall, the observed characteristic scale was highly variable within species, most of which exhibited a large range of variation of the characteristic scale across landscape metrics from local (< 150 m) to the maximum scale evaluated in our framework (i.e. 5,000 m, Figure 3.2). Even *Vanessa atalanta*, with only four observed characteristic scales, responded from local to large scales ; the same was true for *Sphaerophoria scripta* with observed characteristic scales for all metrics. Consistent with this large within-species variation, no effect of taxonomic group on observed characteristic scale was found (ANOVA, p.value > 0.1).

Similarly, across landscape metrics (Figure 3.3 and appendix 5 for raw data), the number of species with an observed characteristic scale ranged from 20 (48 %) for CONNECT to 39 (93 %) for the number of patches of natural landscape class (NP.nat). The observed characteristic scale also varied significantly across landscape metrics (ANOVA, p.value < 0.01). The number of patches of urban landscape class (NP.urban) metric affected species mainly at local scale (median = 750 m) while the coefficient of variation of the Euclidean

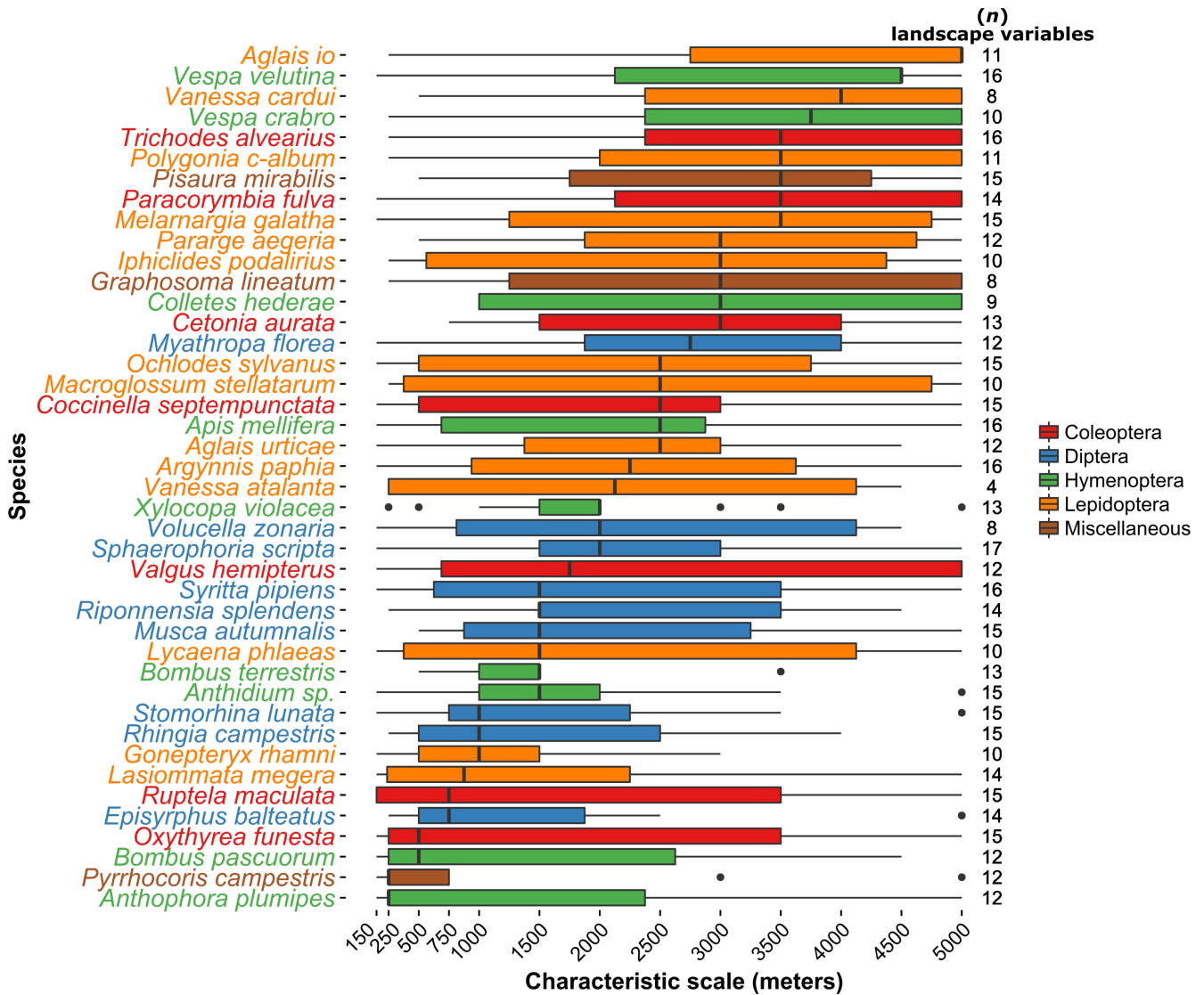


FIGURE 3.2 – Box plot of the range of observed characteristic scales across landscape metrics (maximum $n = 17$) for each species. The thick black vertical lines represent the median characteristic scale; boxes represent the interquartile range; the whiskers represent values that are 1.5 times the interquartile range from boxes. Black dots represent outlier characteristic scales for some landscape metrics.

nearest-neighbor distance metric of urban landscape class (ENN_CV.urban) affected species at larger scale (median = 3,500 m). However, here again this example was the only significant difference between metrics (post-hoc Tukey HSD test). Most landscape metrics exhibited a large range of variation of the characteristic scale across species with observed characteristic scales for each metric that ranged from 150 m to 5,000 m (Figure 3.3). However, significant differences in characteristic scale were found between the three metrics types (ANOVA, p .value < 0.001, see appendix 6 for detailed statistics). A post-hoc Tukey HSD test revealed that the average characteristic scale was significantly lower for

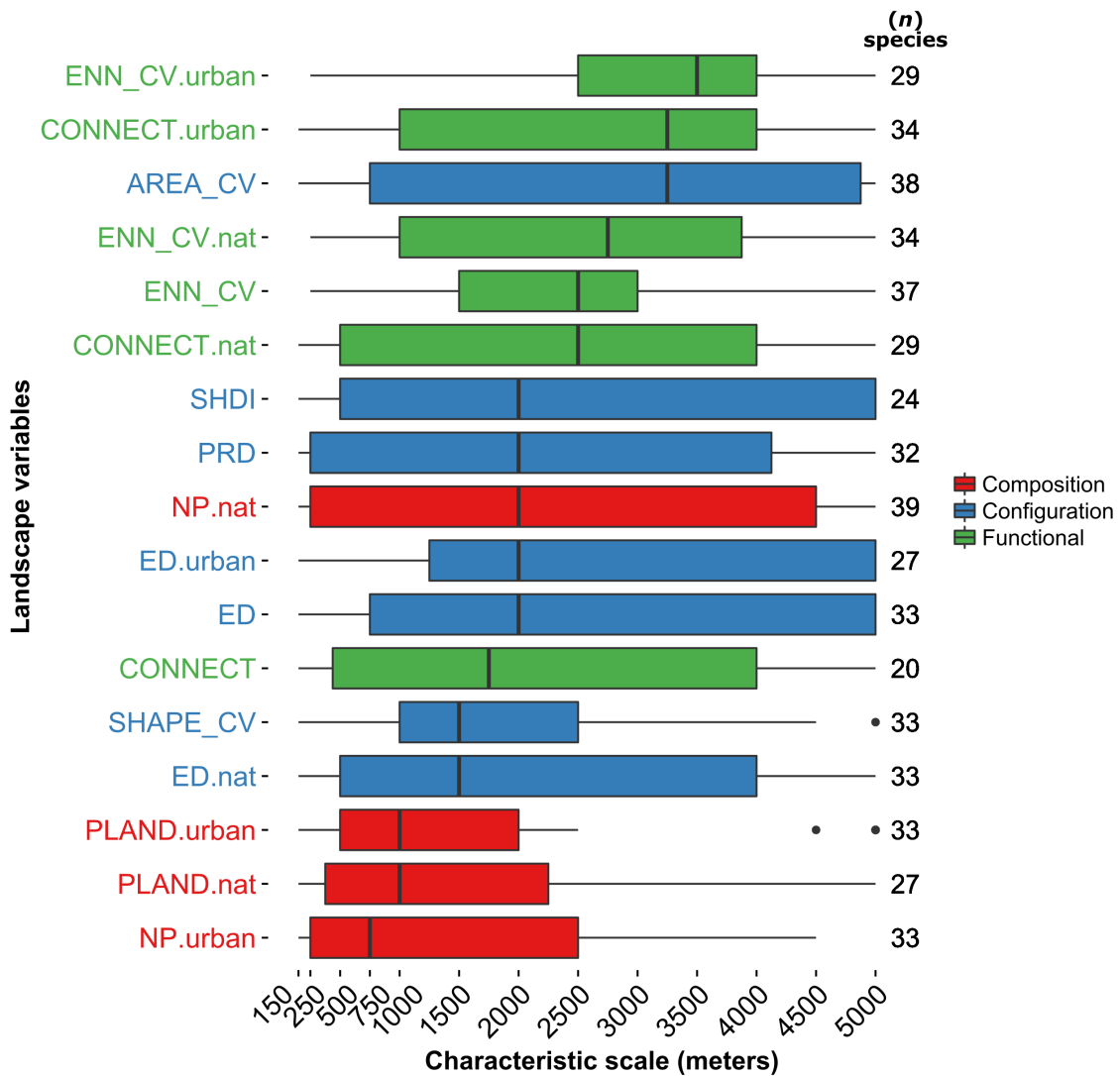


FIGURE 3.3 – Box plot of the range of observed characteristic scale across species (maximum $n = 42$) for each landscape metrics. The thick black vertical lines represent the median characteristic scale; boxes represent the interquartile range; the whiskers represent values that are 1.5 times the interquartile range from boxes. Black dots represent outlier characteristic scales for some landscape metrics. See Table 3.1 for definitions of metric codes.

composition metrics (mean = 1852 m, SD = 1761 m) vs. configuration (mean = 2430 m, SD = 1828 m) or functional metrics (mean = 2584 m, SD = 1568 m).

Some inferred characteristic scales laid at one of the boundaries of the range of buffer sizes, with 6% of observed characteristic scales at 150 m and 12% at 5,000 m (to be compared to an average of $6 \pm 2\%$ across all buffer sizes). Despite the higher frequency of observed characteristic scales at the upper boundary, removing the observed scales of 5,000 m did not influence the main patterns of results. In particular there was still a significant effect of species and landscape variables on the observed characteristic scale

(ANOVA test, p .value < 0.001). Post-hoc Tukey HSD tests did show significant differences between more pairs of species ($n = 3$) and landscape metrics ($n = 7$) than when the 5,000 m characteristic scale was included. However, the large variation in characteristic scale both within species and within metrics was still present.

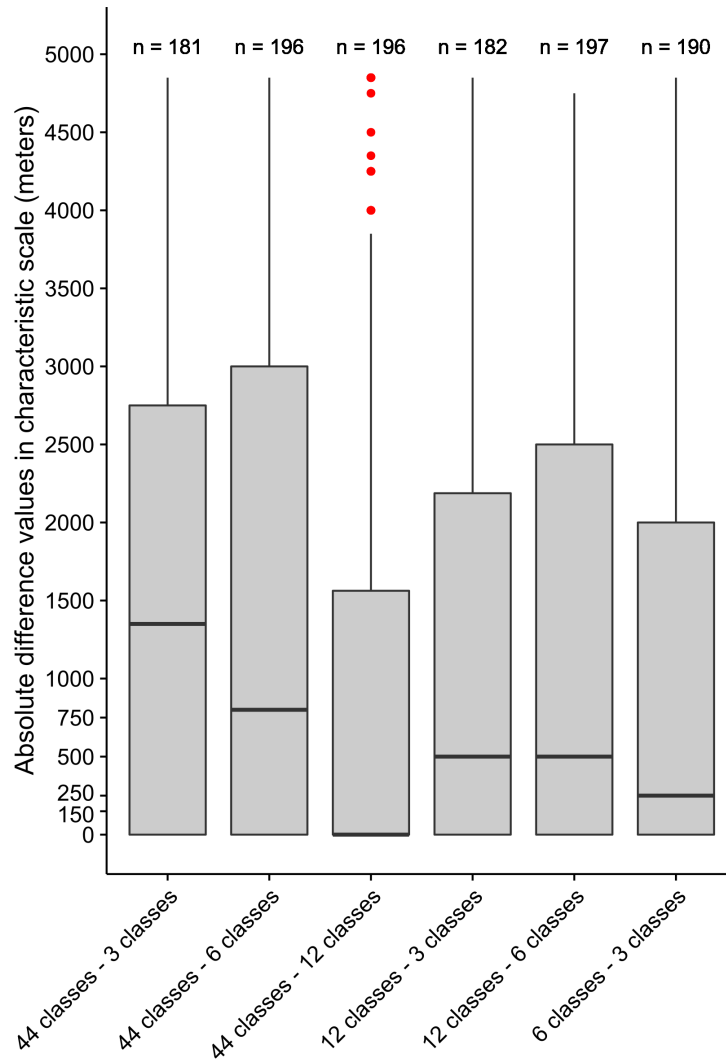


FIGURE 3.4 – Box plot of absolute difference values of the observed characteristic scales of effect between the different thematic resolutions (44 classes, 12 classes, 6 classes and 3 classes). Observed characteristic scale of effect are obtained from the combination of species ($n = 42$) and landscape level metrics ($n = 7$).

Finally, for the seven landscape level metrics defined in all thematic resolutions of CLC, observed characteristic scale varied significantly across thematic resolutions (ANOVA, p .value < 0.05), but in a non-consistent manner, such that there was no monotonous relationship between characteristic scale and the grain thematic resolution (means = 2419 ; 2119 ; 2324 ; 2161 m and SD = 1758 ; 1750 ; 1854 ; 1930 m respectively for thematic

resolution of 3, 6, 12 and 44 classes). As a result, a post-hoc Tukey HSD test did not reveal any pairwise significant difference. Besides, there was little variation in characteristic scale across thematic resolutions, with 32 to 53% (depending on the compared thematic resolutions) of differences in characteristic scale 150 m, i.e. the smallest scale analyzed in our study (Figure 3.4).

Discussion

Using the standard focal site multiscale study framework to identify the spatial scale of species-landscape relationships, we show on a non-simulated dataset that patterns of characteristic scales of landscape effect do not follow any of the expected consistent patterns theoretically predicted, such as similar characteristic scales in closely ecological related species. Instead, the characteristic scale of landscape effect was highly variable, both within and among species and landscape metrics. This result is true regardless of the thematic resolution. We argue that two main hypotheses may explain such inconsistency : (i) the focal site multiscale study framework fails to characterize the spatial scale of species-landscape relationships or (ii) species-landscape relationships are too complex and context-dependent to be amenable to generalizations. Either way, our results suggest that the interpretation of results obtained with the focal site multiscale study framework is highly problematic. Below we discuss all the expected patterns rejected by our results and the possible sources of such variability in characteristic scales, starting with the species level and its consequences for landscape ecology studies. Then, we focus on the impact of landscape metrics and thematic resolution on the observed characteristic spatial scale. Predictions about what determines the spatial extent of landscape effect on species are numerous but there is little evidence to support them (Miguet *et al.*, 2016). For example, Jackson et Fahrig (2015) expected that characteristic scale of effect should vary among taxonomic groups. Our observation of a significant, but small, species effect on observed characteristic scale partly supports this prediction : some species appeared to respond to landscape metrics at a finer scale than others and the number of landscape metrics with a characteristic scale varied greatly across species. These differences among species could be explained in part by species ecology and traits influencing their relationship to landscape metrics. Some lines of theoretical evidence suggest that the scale of effect is principally a function of species traits such as mobility (Jackson et Fahrig, 2012). Holland *et al.* (2005) found that the scale of beetle species response to landscape was positively related with body size. In a community approach, Schindler *et al.* (2013) showed that the species richness of different taxonomic groups responded at different scales across a large pool of landscape metrics. They concluded that the main reasons for the poor performance of landscape metrics as indicators for small terrestrial birds across all spatial scales can be

their high mobility. Here, we used taxonomic order as a proxy for ecological similarity, with the assumption of niche conservatism which states that closely related species tend to be ecologically similar in many respects (Wiens *et al.*, 2010; Peterson, 2011). Our analyses revealed no significant difference between taxonomic orders, suggesting either that species ecology is a poor indicator of characteristic scale of response to landscape metrics or that our assumption of niche conservatism is unwarranted. The latter can unfortunately not be verified for insect pollinators, for which information on dispersal abilities or other traits involved in species-landscape relationship are scarce. Regardless, species with similar, large body size such as *Vespa sp.*, *Xylocopa violaceae* and *Bombus pascuorum* all belonging to *Hymenoptera* responded on average at large, medium and fine scales, respectively. Similarly, *Lepidoptera* species, the most represented taxonomic order analyzed in our study, all share common ecological traits but are clearly spread from fine to large scales in their responses to landscape. Besides, we cannot lean on other empirical studies testing the relation between traits and spatial scales of effect on arthropods, which are rare as shown by the brief review of Jackson et Fahrig (2015) uncovering a single study that was not focused on birds or mammals.

The large variation in characteristic scales of effect across landscape metrics within a species may be due to several caveats of our approach. First, regional context can be an important factor driving spatial scale of species-landscape relationships (Miguet *et al.*, 2016). Our data encompass many different regional contexts thanks to the citizen science program used, which provides a unique opportunity to analyze species-landscape relationship at a national level. Species traits and landscape context can vary among regions, contributing to the observed variation in our characteristic scale of response (Miguet *et al.*, 2016). It is also possible that our study framework does not encircle the relevant scale, as shown by Jackson et Fahrig (2015) in other studies. However, the range of spatial scales was chosen to cover arthropod relationships with landscape on the basis of the limited existing ecological knowledge, especially for small species (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002). The smallest and largest scale evaluated here represent a low proportion of all observed spatial scales and are thus unlikely to bias strongly the identification of characteristic scales of effect as highlighted by Jackson et Fahrig (2015). Finally, one can argue that, due to our data sampling, the distribution modelling fails to infer the true distribution of species and only examines species detectability, with a possible influence on estimation of characteristic scales. Here, we expect a monotonous relationship between the probability of species detection and species abundance, the latter being variable across different landscapes. However this issue is only problematic when species are absent from a large part of the considered distribution due to different biogeographical constraints for instance. In our case, all 42 taxa are common across France and widely distributed

across landscapes. Therefore, this bias can be considered negligible and not related to the assessment of the characteristic scale of specie-landscape relationships. Regardless of the underlying mechanisms, the general inconsistency in the scale of species response to landscape has important implications because it can also lead to conduct research at the wrong spatial scale. This is particularly true with community-based analyses, which often use a single characteristic scale of effect to investigate communities composed of multiple different species (Rossi et van Halder, 2010; Schindler *et al.*, 2013), although each is likely to respond at a different spatial scale.

Beyond the large variation in characteristic scale of effect across species, significant differences are also observed among landscape metrics and types of landscape metrics, which can have major consequences for the choice of relevant metrics. Previous studies exploring spatial scale association between landscape metrics and species mainly described the landscape with a single metric (e.g. habitat amount). We perform our analysis using numerous landscape metrics, grouped into three main types (composition, configuration and functional metrics) because the complexity of species relations with landscape can generally not be encapsulated in a single metric. Targeting different landscape metrics underlies different questions related to different species traits, with potentially different scales of response, such that the spatial scale at which a species perceive landscape composition or spatial configuration can be different (Duren *et al.*, 2011). For example, species of butterflies with high sensitivity to urbanization exhibit a fine-scale of response to proportion of urban land cover (Bergerot *et al.*, 2010) while having high dispersal abilities and therefore responding at larger scales for functional metrics such as connectivity than for composition metrics related to urban cover. Our observation of significant lower characteristic scales for composition metrics than for configuration or functional metrics partly supports this hypothesis. However, the effect remains small due to the large variability observed in spatial scale among landscape metrics. Therefore, the expected pattern that should display a reasonable consistency in spatial scale among types of landscape metrics cannot be verified. These results highlight that even if you are looking to similar based landscape metrics, they could respond to highly variable spatial scale. Also, our results show that different metrics should not be used together in a modelling approach with a single specific spatial scale. This is consistent with previous results, for example by Ordóñez-Gómez *et al.* (2015), who used four different metrics in relation to diet and behavior of spider monkeys. They concluded that the scale of effect cannot be generalized to all ecological variables and to all predictors. Similarly, Schindler *et al.* (2013) also found that that no landscape variable was constantly significant across all landscape scales. Finally, Rossi et van Halder (2010) used multiple landscape metrics and showed that the level of metrics correlation with butterfly diversity varied greatly across spatial scales.

Finally, the inferred characteristic scale of effect was slightly affected on average by the different landscape thematic resolutions used with higher spatial scales on average for the coarse thematic resolution, but no systematic change in spatial scale at finer resolutions. In addition, the effect of thematic resolution is small implying that a coarse thematic resolution does not necessarily lead to a systematic overestimation of the characteristic scale of effect, rejecting the prediction of Miguet *et al.* (2016). Increasing the thematic resolution modifies landscape metrics (e.g. increasing Shannon diversity), which should improve the description of species-landscape relationships for species with specific habitat requirements that can be masked with a coarse thematic resolution. For example, Holland *et al.* (2005) noted that if the definition of landscape units (“habitat”) in a thematic resolution is not sufficiently meaningful for the species under consideration, the relationship between the species and the landscape metric can be weak. However, our results suggest that using a complex thematic resolution of a land cover dataset is not a way to overcome this situation. This is consistent with the study of Bailey *et al.* (2006), who found that an intermediate thematic resolution appeared the most promising for biodiversity monitoring and that using detailed thematic resolutions did not improve the correlation between biodiversity data and landscape metrics. Therefore, instead of trying to decrease or increase a thematic resolution, it would be better to look into different sources of data (e.g. raw remote sensing dataset and their associated texture measures, (St-Louis *et al.*, 2014) to test the impact of landscape description in scale-dependent species-landscape relationships more in depth. In our study, even if CLC is one of the best trade-offs between data availability and resolution in Europe, this land cover dataset shows some limitations in representing accurately the mosaic of species habitat units.

Species-landscape relationships are complex. This statement is not new and can be viewed as an advantage, in the sense that any scale-dependent species-landscape relationship can receive an *ad-hoc* explanation. However, such complexity and variability should also be considered a major difficulty that impedes our understanding of the importance of spatial scale. When analyzing the spatial scale of species-landscape relationships, we often have no other way but to trust the results produced by whichever method was used to identify the relevant spatial scale. Our results suggest using caution when interpreting the results of the focal site multiscale study framework, which may be misleading in evaluating the scale of such relationships. To overcome this situation, one advice would be to assess independently the spatial scale of effect of all landscape metrics used in the modelling of a particular ecological variable (e.g. species abundance or presence-absence). It also seems important to partition communities into species to ensure that the scales of species response to landscape are consistent across species of the community and therefore that the scale of landscape effect at the whole community level is not driven by

one or few species. However, the large variability in characteristic scales observed in the present study questions our aptitude to evaluate the spatial scale of species-landscape relationships and especially, the relevance of the focal site multiscale method. Each species appears to have its own spatial scale of perception of the description of landscape that we use as scientists (i.e. through metrics and thematic resolutions) and it seems that we do not have an accurate way to assess it yet. Undoubtedly, identifying the characteristic spatial scale of effect remains a central issue in landscape ecology and we need to challenge the way we think about species-landscape relationships.

Acknowledgments

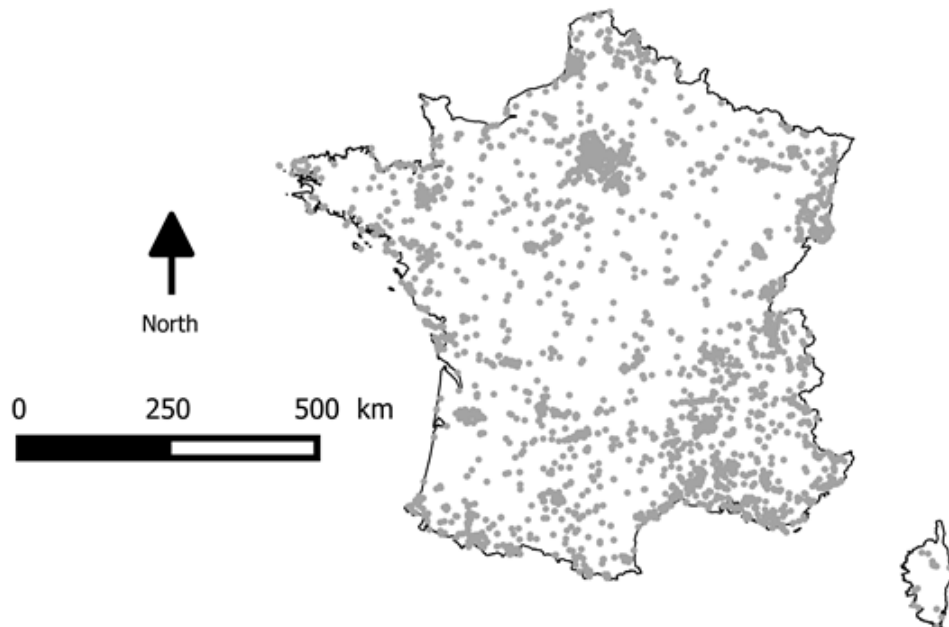
We wish to thank the hundreds of participants of the Spipoll, the OPIE team (Office Pour les Insectes et leur Environnement) who validated insect identifications, Mathieu de Flores and Colin Fontaine for their insights on a previous version of the manuscript, and Reto Schmucki for his help with spatial analysis. M. Jeanmougin was funded by the French Ministère de l'écologie, du développement durable et de l'énergie (DIT/MEDDE), convention n°2101137682 and the Université Pierre et Marie Curie (UPMC), convention n°611-13.

References

See the general list of references at the end of the manuscript.

Appendix 1

Spatial distribution of the 12,272 sites (in grey) where pictures of flower-dwellers insects and other arthropods were collected for the Spipoll citizen science program between 2010 and 2014.



Appendix 2

List of species ($n = 42$) used in the study.

Order	Family	Species name	Number of observation
<i>Hymenoptera</i>	<i>Apidae</i>	<i>Apis mellifera</i>	4635
<i>Hymenoptera</i>	<i>Apidae</i>	<i>Bombus pascuorum</i>	2130
<i>Diptera</i>	<i>Syrphidae</i>	<i>Sphaerophoria scripta</i>	2007
<i>Diptera</i>	<i>Syrphidae</i>	<i>Episyrphus balteatus</i>	1545
<i>Diptera</i>	<i>Syrphidae</i>	<i>Syritta pipiens</i>	933
<i>Coleoptera</i>	<i>Coccinellidae</i>	<i>Coccinella septempunctata</i>	809
<i>Coleoptera</i>	<i>Cetoniidae</i>	<i>Oxythyrea funesta</i>	764
<i>Hymenoptera</i>	<i>Apidae</i>	<i>Xylocopa violacea</i>	623
<i>Diptera</i>	<i>Syrphidae</i>	<i>Myathropa florea</i>	560
<i>Diptera</i>	<i>Calliphoridae</i>	<i>Stomorphina lunata</i>	559
<i>Coleoptera</i>	<i>Cetoniidae</i>	<i>Cetonia aurata</i>	523
<i>Hymenoptera</i>	<i>Megachilidae</i>	<i>Anthidium sp.*</i>	409
<i>Lepidoptera</i>	<i>Sphingidae</i>	<i>Macroglossum stellatarum</i>	406
<i>Lepidoptera</i>	<i>Hesperiidae</i>	<i>Ochlodes sylvanus</i>	371
<i>Hemiptera</i>	<i>Pentatomidae</i>	<i>Graphosoma lineatum</i>	366
<i>Lepidoptera</i>	<i>Nymphalidae</i>	<i>Aglais io</i>	345
<i>Diptera</i>	<i>Muscidae</i>	<i>Musca autumnalis</i>	333
<i>Coleoptera</i>	<i>Cerambycidae</i>	<i>Paracorymbia fulva</i>	291
<i>Lepidoptera</i>	<i>Nymphalidae</i>	<i>Vanessa atalanta</i>	288
<i>Lepidoptera</i>	<i>Lycaenidae</i>	<i>Lycaena phlaeas</i>	262
<i>Coleoptera</i>	<i>Cleridae</i>	<i>Trichodes alvearius</i>	252
<i>Hemiptera</i>	<i>Pyrrhocoridae</i>	<i>Pyrrhocoris campestris</i>	229
<i>Diptera</i>	<i>Syrphidae</i>	<i>Rhingia campestris</i>	227
<i>Coleoptera</i>	<i>Cerambycidae</i>	<i>Ruptela maculata</i>	216
<i>Lepidoptera</i>	<i>Nymphalidae</i>	<i>Melarnargia galatha</i>	204
<i>Diptera</i>	<i>Syrphidae</i>	<i>Volucella zonaria</i>	194
<i>Lepidoptera</i>	<i>Papilionidae</i>	<i>Iphiclides podalirius</i>	192
<i>Lepidoptera</i>	<i>Nymphalidae</i>	<i>Pararge aegeria</i>	191
<i>Lepidoptera</i>	<i>Pieridae</i>	<i>Gonepteryx rhamni</i>	188
<i>Lepidoptera</i>	<i>Nymphalidae</i>	<i>Polygonia c-album</i>	172
<i>Lepidoptera</i>	<i>Nymphalidae</i>	<i>Argynnis paphia</i>	169
<i>Coleoptera</i>	<i>Cetoniidae</i>	<i>Valgus hemipterus</i>	166
<i>Lepidoptera</i>	<i>Nymphalidae</i>	<i>Vanessa cardui</i>	160

Continued on next page

Order	Family	Species name	Number of observation
<i>Lepidoptera</i>	<i>Nymphalidae</i>	<i>Aglais urticae</i>	156
<i>Lepidoptera</i>	<i>Nymphalidae</i>	<i>Lasiommata megera</i>	152
<i>Hymenoptera</i>	<i>Colletidae</i>	<i>Colletes hederæ</i>	151
<i>Hymenoptera</i>	<i>Apidae</i>	<i>Bombus terrestris</i>	150
<i>Hymenoptera</i>	<i>Vespidae</i>	<i>Vespa crabro</i>	145
<i>Diptera</i>	<i>Syrphidae</i>	<i>Riponnensia splendens</i>	126
<i>Araneae</i>	<i>Pisauridae</i>	<i>Pisaura mirabilis</i>	125
<i>Hymenoptera</i>	<i>Apidae</i>	<i>Anthophora plumipes</i>	120
<i>Hymenoptera</i>	<i>Vespidae</i>	<i>Vespa velutina</i>	111

For *Anthidium sp.*, species are assumed to have similar ecological requirements.

Appendix 3

Description of other typologies and their corresponding landscape metrics used in the study. See next page.

TABLE 3.3 – Details of other typologies (i.e. thematic resolutions) of Corine Land Cover (CLC) used in the study and their relationships (hierarchical classification). For the typology with 3 classes, water bodies are not taken into account in the calculation of landscape metrics. “CLC Code” referred to the level 3 of the official code denomination of CLC.

CLC Code	Typology 44 classes	Typology 12 classes	Typology 6 classes	Typology 3 classes
111	Continuous urban fabric	Urban areas	Urban areas	Urban areas
112	Discontinuous urban fabric	Suburban areas	Urban areas	Urban areas
121	Industrial or commercial units	Urban areas	Urban areas	Urban areas
122	Road and rail networks and associated land	Urban areas	Urban areas	Urban areas
123	Port areas	Urban areas	Urban areas	Urban areas
124	Airports	Urban areas	Urban areas	Urban areas
131	Mineral extraction sites	Urban areas	Urban areas	Urban areas
132	Dump sites	Urban areas	Urban areas	Urban areas
133	Construction sites	Urban areas	Urban areas	Urban areas
141	Green urban areas	Green Urban areas	Urban areas	Urban areas
142	Sport and leisure facilities	Urban areas	Urban areas	Urban areas
211	Non-irrigated arable land	Arable land	Arable land	Agricultural areas
212	Permanently irrigated land	Arable land	Arable land	Agricultural areas
213	Rice fields	Arable land	Arable land	Agricultural areas
221	Vineyards	Permanent crops	Other agricultural areas	Agricultural areas
222	Fruit trees and berry plantations	Permanent crops	Other agricultural areas	Agricultural areas
223	Olive groves	Permanent crops	Other agricultural areas	Agricultural areas
231	Pastures	Pastures	Other agricultural areas	Agricultural areas
241	Annual crops associated with permanent crops	Heterogeneous agricultural areas	Other agricultural areas	Agricultural areas
242	Complex cultivation patterns	Heterogeneous agricultural areas	Other agricultural areas	Agricultural areas

Continued on next page

CLC Code	Typology 44 classes	Typology 12 classes	Typology 6 classes	Typology 3 classes
243	Land principally occupied by agriculture, with significant areas of natural vegetation	Heterogeneous agricultural areas	Other agricultural areas	Agricultural areas
244	Agro-forestry areas	Heterogeneous agricultural areas	Other agricultural areas	Agricultural areas
311	Broad-leaved forest	Forest	Forest	Natural areas
312	Coniferous forest	Forest	Forest	Natural areas
313	Mixed forest	Forest	Forest	Natural areas
321	Natural grasslands	Scrub and/or herbaceous vegetation associations	Other natural areas	Natural areas
322	Moors and heathland	Scrub and/or herbaceous vegetation associations	Other natural areas	Natural areas
323	Sclerophyllous vegetation	Scrub and/or herbaceous vegetation associations	Other natural areas	Natural areas
324	Transitional woodland-shrub	Scrub and/or herbaceous vegetation associations	Other natural areas	Natural areas
331	Beaches, dunes, sands	Open spaces with little or no vegetation	Other natural areas	Natural areas
332	Bare rocks	Open spaces with little or no vegetation	Other natural areas	Natural areas
333	Sparsely vegetated areas	Open spaces with little or no vegetation	Other natural areas	Natural areas
334	Burnt areas	Open spaces with little or no vegetation	Other natural areas	Natural areas
335	Glaciers and perpetual snow	Open spaces with little or no vegetation	Other natural areas	Natural areas
411	Inland marshes	Wetlands	Other natural areas	Natural areas
412	Peat bogs	Wetlands	Other natural areas	Natural areas
421	Salt marshes	Wetlands	Other natural areas	Natural areas

Continued on next page

CLC Code	Typology 44 classes	Typology 12 classes	Typology 6 classes	Typology 3 classes
422	Salines	Wetlands	Other natural areas	Natural areas
423	Intertidal flats	Wetlands	Other natural areas	Natural areas
511	Water courses	Water bodies	Water bodies	-
512	Water bodies	Water bodies	Water bodies	-
521	Coastal lagoons	Water bodies	Water bodies	-
522	Estuaries	Water bodies	Water bodies	-
523	Sea and ocean	Water bodies	Water bodies	-

TABLE 3.4 – List of landscape metrics ($n = 27$) used in analysis for the typology of 44 classes. Acronyms, complete names and codes correspond to the terminology of McGarigal *et al.* (2012). The complete description of each metric is available in McGarigal *et al.* (2012).

Acronym	Complete name	Code	Metric type
Landscape	Class		
ENN_CV		Euclidean nearest-neighbor distance (coefficient of variation)	P1 Functional
	ENN_CV.discontinuous.urban.fabric	ENN_CV of discontinuous urban fabric land cover class	P1 Functional
	ENN_CV.broad-leaved.forest	ENN_CV of broad-leaved forest land cover class	P1 Functional
	ENN_CV.natural.grasslands	ENN_CV of natural grasslands land cover class	P1 Functional
	ENN_CV.transitional.woodland-shrub	ENN_CV of transitional woodland-shrub land cover class	P1 Functional
ED		Edge density	L4 Configuration
	ED.discontinuous.urban.fabric	Edge density of discontinuous urban fabric land cover class	C5 Configuration
	ED.broad-leaved.forest	Edge density of broad-leaved forest land cover class	C5 Configuration
	ED.natural.grasslands	Edge density of natural grasslands land cover class	C5 Configuration
	ED.transitional.woodland-shrub	Edge density of transitional woodland-shrub land cover class	C5 Configuration
CONNECT		Connectance index	L30 Functional
	CONNECT.discontinuous.urban.fabric	Connectance index of discontinuous urban fabric land cover class	C31 Functional
	CONNECT.broad-leaved.forest	Connectance index of broad-leaved forest land cover class	C31 Functional
	CONNECT.natural.grasslands	Connectance index of natural grasslands land cover class	C31 Functional
	CONNECT.transitional.woodland-shrub	Connectance index of transitional woodland-shrub land cover class	C31 Functional
SHAPE_CV		Shape index (coefficient of variation)	P2 Configuration
AREA_CV		Area (in hectares, coefficient of variation)	P1 Configuration
SHDI		Shannon's diversity index	L4 Configuration
PRD		Patch richness density	L2 Configuration
	PLAND.discontinuous.urban.fabric	Proportion (%) of discontinuous urban fabric land cover class	C2 Composition
	PLAND.broad-leaved.forest	Proportion (%) of broad-leaved forest land cover class	C2 Composition
	PLAND.natural.grasslands	Proportion (%) of natural grasslands land cover class	C2 Composition
	PLAND.transitional.woodland-shrub	Proportion (%) of transitional woodland-shrub land cover class	C2 Composition
	NP.discontinuous.urban.fabric	Number of discontinuous urban fabric land cover class	C8 Composition
	NP.broad-leaved.forest	Number of broad-leaved forest land cover class	C8 Composition

NP.natural.grasslands

Number of natural grasslands land cover class

C8 Composition

NP.transitional.woodland-shrub

Number of transitional woodland-shrub land cover class

C8 Composition

TABLE 3.5 – List of landscape metrics ($n = 27$) used in analysis for the typology of 12 classes. Acronyms, complete names and codes correspond to the terminology of McGarigal *et al.* (2012). The complete description of each metric is available in McGarigal *et al.* (2012).

Acronym		Complete name	Code	Metric type
Landscape	Class			
ENN_CV		Euclidean nearest-neighbor distance (coefficient of variation)	P1	Functional
	ENN_CV.urban	ENN_CV of urban areas land cover class	P1	Functional
	ENN_CV.forest	ENN_CV of forest land cover class	P1	Functional
	ENN_CV.scrub.herbaceous.veg.associations	ENN_CV of scrub and/or herbaceous vegetation associations land cover class	P1	Functional
	ENN_CV.heterogeneous.agricultural.areas	ENN_CV of heterogeneous agricultural areas land cover class	P1	Functional
ED		Edge density	L4	Configuration
	ED.urban	Edge density of urban areas land cover class	C5	Configuration
	ED.forest	Edge density of forest land cover class	C5	Configuration
	ED.scrub.herbaceous.veg.associations	Edge density of scrub and/or herbaceous vegetation associations land cover class	C5	Configuration
	ED.heterogeneous.agricultural.areas	Edge density of heterogeneous agricultural areas land cover class	C5	Configuration
CONNECT		Connectance index	L30	Functional
	CONNECT.urban	Connectance index of urban areas land cover class	C31	Functional
	CONNECT.forest	Connectance index of forest land cover class	C31	Functional

	CONNECT.scrub.herbaceous.veg.associations	Connectance index of scrub and/or herbaceous vegetation associations land cover class	C31	Functional
	CONNECT.heterogeneous.agricultural.areas	Connectance index of heterogeneous agricultural areas land cover class	C31	Functional
SHAPE_CV		Shape index (coefficient of variation)	P2	Configuration
AREA_CV		Area (in hectares, coefficient of variation)	P1	Configuration
SHDI		Shannon's diversity index	L4	Configuration
PRD		Patch richness density	L2	Configuration
	PLAND.urban	Proportion (%) of urban areas land cover class	C2	Composition
	PLAND.forest	Proportion (%) of forest land cover class	C2	Composition
	PLAND.scrub.herbaceous.veg.associations	Proportion (%) of scrub and/or herbaceous vegetation associations land cover class	C2	Composition
	PLAND.heterogeneous.agricultural.areas	Proportion (%) of heterogeneous agricultural areas land cover class	C2	Composition
	NP.urban	Number of urban areas land cover class	C8	Composition
	NP.forest	Number of forest land cover class	C8	Composition
	NP.scrub.herbaceous.veg.associations	Number of scrub and/or herbaceous vegetation associations land cover class	C8	Composition
	NP.heterogeneous.agricultural.areas	Number of heterogeneous agricultural areas land cover class	C8	Composition

TABLE 3.6 – List of landscape metrics ($n = 22$) used in analysis for the typology of 6 classes. Acronyms, complete names and codes correspond to the terminology of McGarigal *et al.* (2012). The complete description of each metric is available in McGarigal *et al.* (2012).

Acronym		Complete name	Code	Metric type
Landscape	Class			
ENN_CV		Euclidean nearest-neighbor distance (coefficient of variation)	P1	Functional
	ENN_CV.urban	ENN_CV of urban areas land cover class	P1	Functional
	ENN_CV.forest	ENN_CV of forest land cover class	P1	Functional
	ENN_CV.othernat	ENN_CV of other natural areas land cover class	P1	Functional
ED		Edge density	L4	Configuration
	ED.urban	Edge density of urban areas land cover class	C5	Configuration
	ED.forest	Edge density of forest land cover class	C5	Configuration
	ED.othernat	Edge density of other natural areas land cover class	C5	Configuration
CONNECT		Connectance index	L30	Functional
	CONNECT.urban	Connectance index of urban areas land cover class	C31	Functional
	CONNECT.forest	Connectance index of forest land cover class	C31	Functional
	CONNECT.othernat	Connectance index of other natural areas land cover class	C31	Functional
SHAPE_CV		Shape index (coefficient of variation)	P2	Configuration
AREA_CV		Area (in hectares, coefficient of variation)	P1	Configuration
SHDI		Shannon's diversity index	L4	Configuration
PRD		Patch richness density	L2	Configuration
	PLAND.urban	Proportion (%) of urban areas land cover class	C2	Composition
	PLAND.forest	Proportion (%) of forest land cover class	C2	Composition
	PLAND.othernat	Proportion (%) of other natural areas land cover class	C2	Composition
	NP.urban	Number of urban areas land cover class	C8	Composition
	NP.forest	Number of forest land cover class	C8	Composition
	NP.othernat	Number of other natural areas land cover class	C8	Composition

Appendix 4

Results and figures (i.e. box plot) summarizing raw results for the other thematic resolutions that are not showed directly in the manuscript (i.e. typology of 44, 12 and 6 classes, see Appendix 3 for more details about these thematic resolutions).

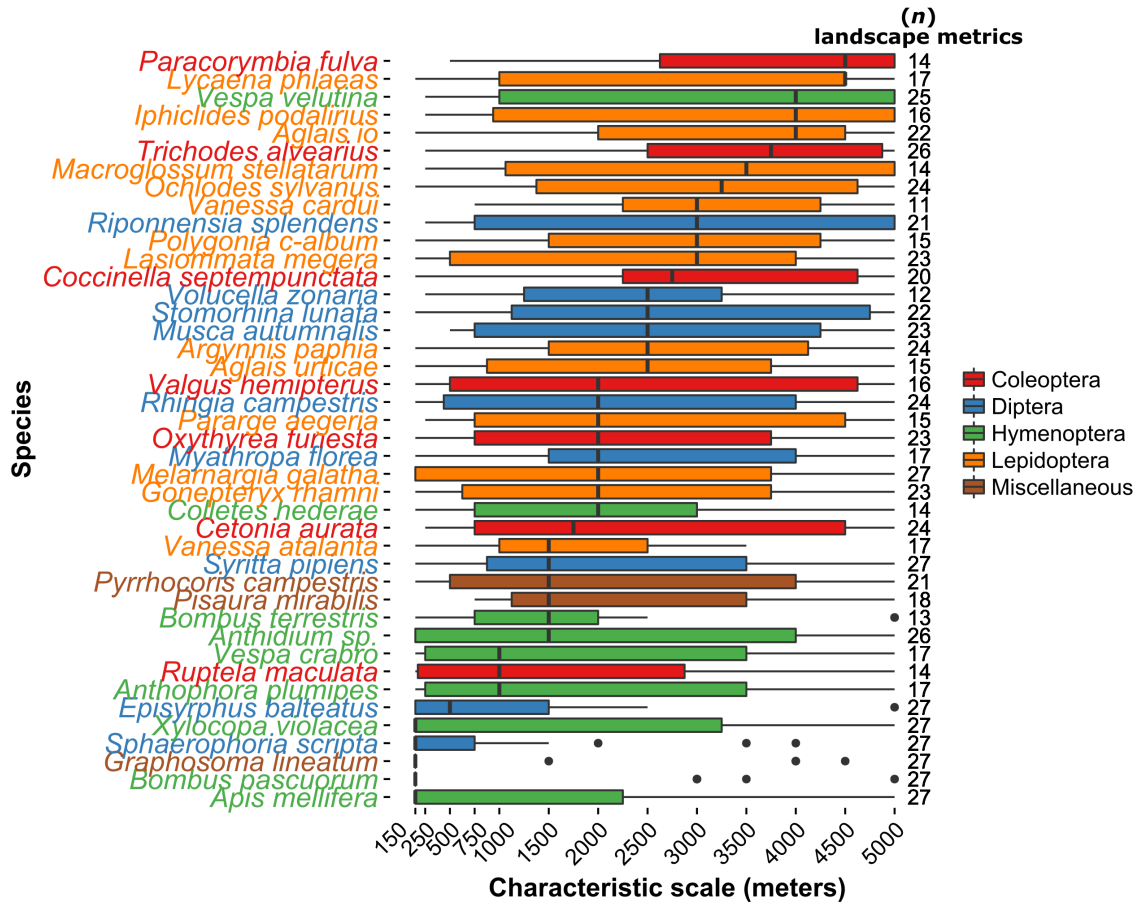


FIGURE 3.5 – Box plot of the range of observed characteristic scales across landscape metrics (calculated on the typology with 44 classes, maximum $n = 27$) for each species. The thick black vertical lines represent the median characteristic scale; boxes represent the interquartile range; the whiskers represent values that are 1.5 times the interquartile range from boxes. Black dots represent outlier characteristic scales for some landscape metrics. Significant differences in characteristic scale were detected between species and between taxonomic orders (ANOVA, p .value < 0.001).

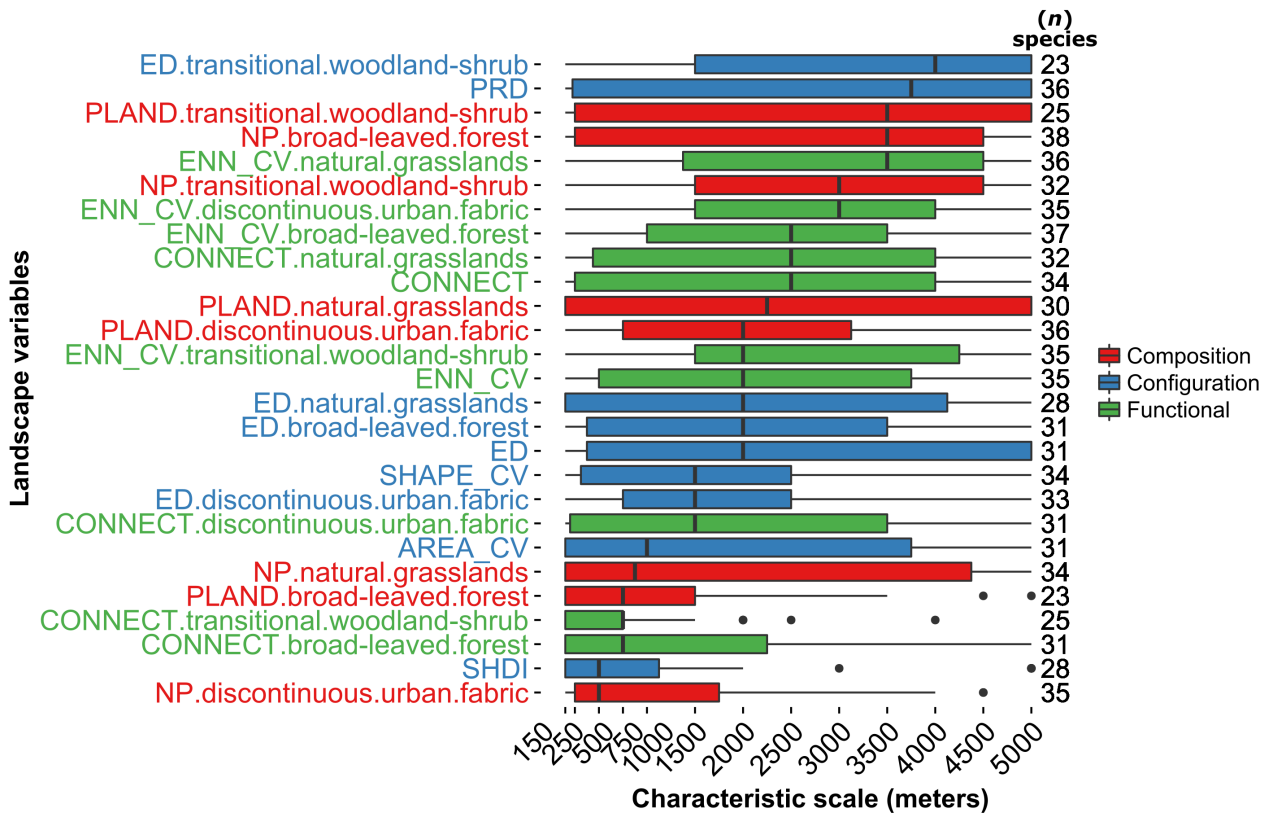


FIGURE 3.6 – Box plot of the range of observed characteristic scale across species (maximum $n = 42$) for each landscape metrics (calculated on the typology with 44 classes). The thick black vertical lines represent the median characteristic scale ; boxes represent the interquartile range ; the whiskers represent values that are 1.5 times the interquartile range from boxes. Black dots represent outlier characteristic scales for some landscape metrics. Metrics are described in Appendix 3. Significant differences in characteristic scale were detected between landscape metrics (ANOVA, $p.value < 0.001$) but not between landscape metrics type (i.e. composition, configuration and functional, ANOVA, $p.value > 0.05$).

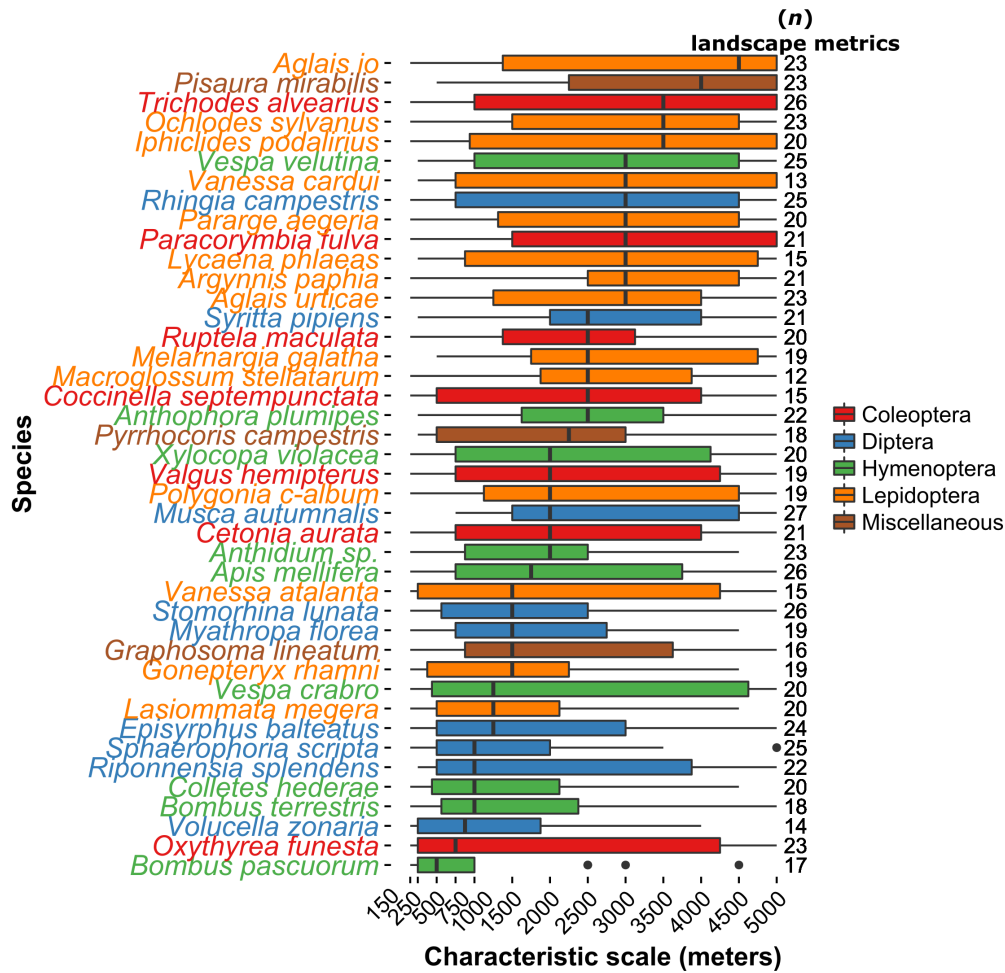


FIGURE 3.7 – Box plot of the range of observed characteristic scales across landscape metrics (calculated on the typology with 12 classes, maximum $n = 27$) for each species. The thick black vertical lines represent the median characteristic scale ; boxes represent the interquartile range ; the whiskers represent values that are 1.5 times the interquartile range from boxes. Black dots represent outlier characteristic scales for some landscape metrics. Significant differences in characteristic scale were detected between species and between taxonomic orders (ANOVA, p.value < 0.001).

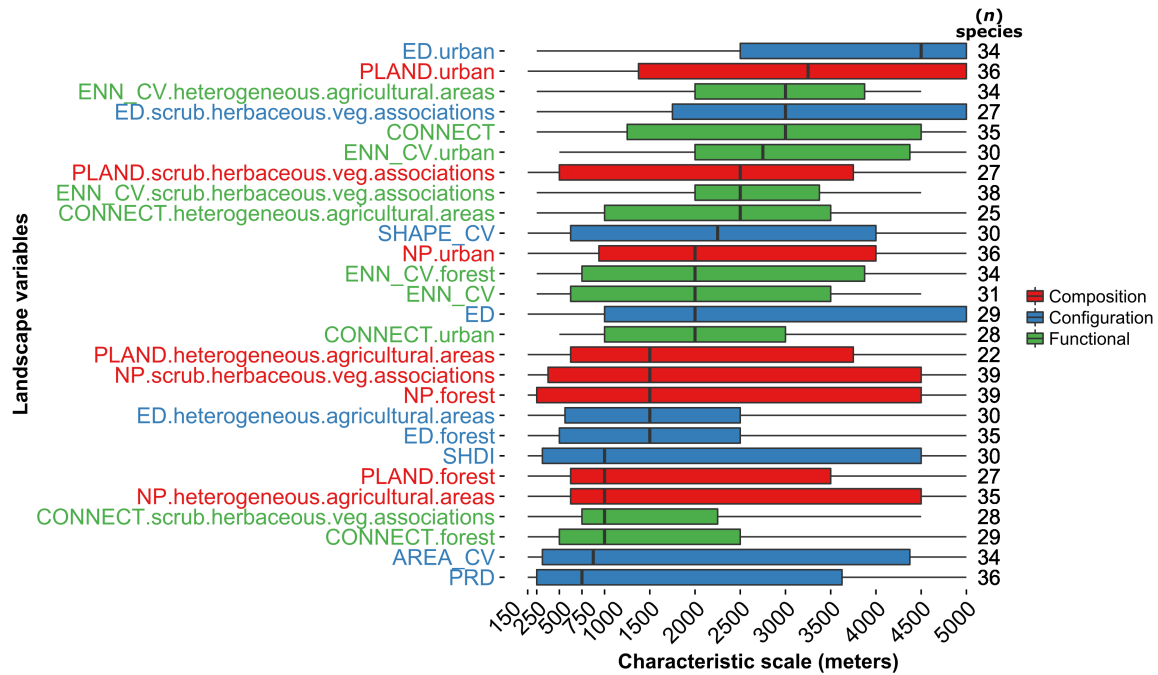


FIGURE 3.8 – Box plot of the range of observed characteristic scale across species (maximum $n = 42$) for each landscape metrics (calculated on the typology with 12 classes). The thick black vertical lines represent the median characteristic scale ; boxes represent the interquartile range ; the whiskers represent values that are 1.5 times the interquartile range from boxes. Black dots represent outlier characteristic scales for some landscape metrics. Metrics are described in Appendix 3. Significant differences in characteristic scale were detected among landscape metrics (ANOVA, $p.value < 0.001$) but not between landscape metrics type (ANOVA, $p.value > 0.05$)

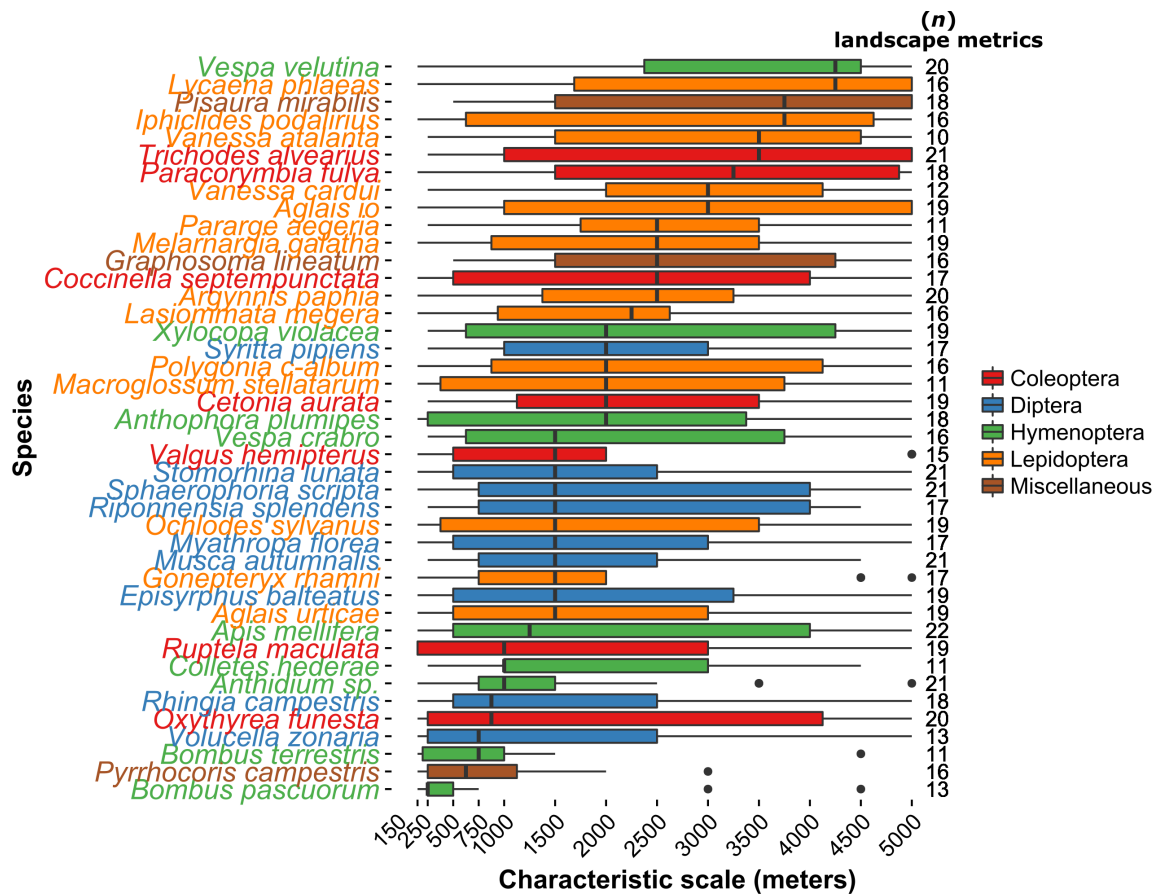


FIGURE 3.9 – Box plot of the range of observed characteristic scales across landscape metrics (calculated on the typology with 6 classes, maximum $n = 22$) for each species. The thick black vertical lines represent the median characteristic scale ; boxes represent the interquartile range ; the whiskers represent values that are 1.5 times the interquartile range from boxes. Black dots represent outlier characteristic scales for some landscape metrics. Significant differences in characteristic scale were detected between species (ANOVA, p .value < 0.001) and also between taxonomic orders (ANOVA, p .value < 0.05).

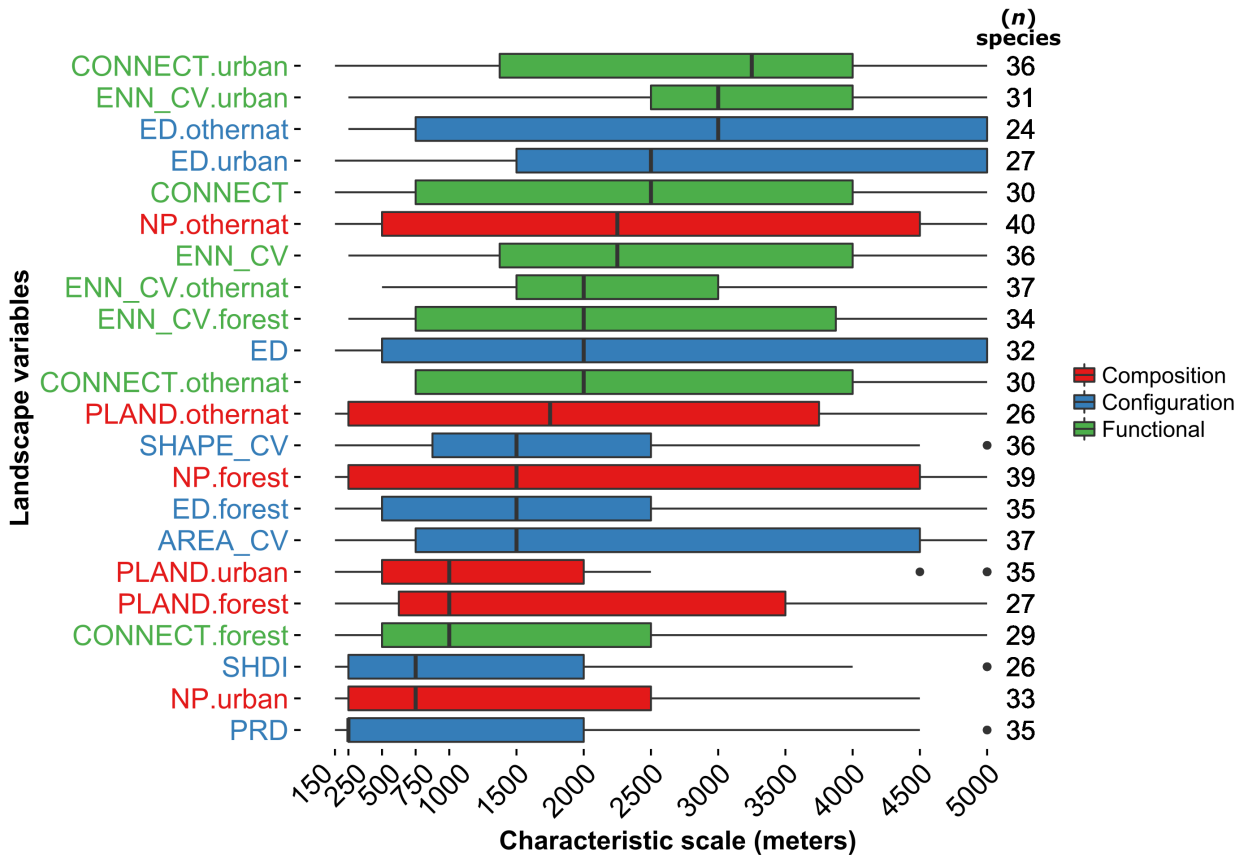


FIGURE 3.10 – Box plot of the range of observed characteristic scale across species (maximum $n = 42$) for each landscape metrics (calculated on the typology with 6 classes). The thick black vertical lines represent the median characteristic scale; boxes represent the interquartile range; the whiskers represent values that are 1.5 times the interquartile range from boxes. Black dots represent outlier characteristic scales for some landscape metrics. Metrics are described in Appendix 3. Significant differences in characteristic scale were detected between landscape metrics (ANOVA, $p.value < 0.001$) and also between landscape metrics type (ANOVA, $p.value < 0.01$).

Appendix 5

This appendix is not presented in this manuscript, as it is oversized. However, an URL for downloading this the appendix is provided :

- Appendix 5 (direct downloading url)

This appendix contains in different tables the raw results of the observed characteristic scale between species and landscape metrics for each typology used in the study (Tables 1-4) and values of Mcfadden pseudo- R^2 for each model (Tables 5-8).

Description of each tables :

Table 1 : Raw results of observed characteristic scale between species and landscape metrics for the typology of 44 classes.

Table 2 : Raw results of observed characteristic scale between species and landscape metrics for the typology of 12 classes.

Table 3 : Raw results of observed characteristic scale between species and landscape metrics for the typology of 6 classes.

Table 4 : Raw results of observed characteristic scale between species and landscape metrics for the typology of 3 classes.

Table 5 : Mcfadden pseudo- R^2 for models of the observed characteristic scale between species and landscape metrics for the typology of 44 classes.

Table 6 : Mcfadden pseudo- R^2 for models of the observed characteristic scale between species and landscape metrics for the typology of 12 classes.

Table 7 : Mcfadden pseudo- R^2 for models of the observed characteristic scale between species and landscape metrics for the typology of 6 classes.

Table 8 : Mcfadden pseudo- R^2 for models of the observed characteristic scale between species and landscape metrics for the typology of 3 classes.

Appendix 6

Detailed statistics of ANOVAs for main results presented in the manuscript.

(i) Characteristic scales species + landscape metrics

Response : Charactristic scales				
	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
Species	256526163	41	2.3576	1.004e-05
Landscape metrics	101641976	16	2.3937	0.001856
Residuals	1265883663	477		

(ii) Characteristic scales taxonomic orders + types of landscape metrics (i.e. composition, configuration and functional)

Response : Charactristic scales				
	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
Taxonomic orders	25536471	4	2.1598	0.0723434
Types of landscape metrics	45931474	2	7.7693	0.0004726
Residuals	1560738748	528		

(iii) Characteristic scales thematic resolutions (i.e. 3, 6, 12 or 44 classes) + landscape metrics

Response : Charactristic scales				
	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
Thematic resolutions	30130038	3	3.1202	0.0253686
Landscape metrics	176760074	24	2.2881	0.0004361
Residuals	2816444865	875		

Chapitre 4

Spécialisation des espèces à un gradient d'habitat continu

4.1 Article : Specialization along a continuous landscape gradient : Can species be specialists of heterogeneous environment ?

Martin Jeanmougin^{1,2,*}, Romain Julliard¹, Emmanuelle Porcher¹

¹ Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO - UMR7204), Sorbonne Universités-MNHN-CNRS-UPMC, Muséum national d'Histoire naturelle, CP135, 43 rue Buffon, 75005, Paris, France

² Service du patrimoine naturel, Muséum national d'Histoire naturelle, CP 41, 36 rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75231, Paris cedex 05, France

* Corresponding author :

Martin Jeanmougin

e-mail : martin.jeanmougin@mnhn.fr

phone : +33 1 71 21 46 75

Abstract

Heterogeneous landscapes have been present for a long time on Earth and have shaped the evolution of species specialization. In particular, landscape heterogeneity may favor species requiring a number of complementary resources from different landscape units, a phenomenon referred to as “landscape complementation”. Such “complementing” species combine a high level of specialization with a niche position in a heterogeneous part of a landscape gradient. They are likely to become more frequent with the effects of human activities increasing landscape heterogeneity, but their occurrence is little studied. This study aimed to analyze the relationship between bird specialization and niche preference along a continuous environmental gradient, in order to detect landscape complementation and improve our understanding of the rules controlling species assemblages at large spatial scale. We used a nationwide breeding bird dataset and remote sensing vegetation cover as a proxy for a continuous environmental gradient from forests to open natural or semi-natural landscape units, to calculate species specialization indices and species preferences along the gradient. Most species did show preferences for intermediate (heterogeneous) parts of the landscape gradient. However, we did not detect any specialization on heterogeneous parts of the gradient : all species with high specialization indices preferred homogeneous landscapes, either forests or open and agricultural areas. This work sheds a new light on specialization of species along environmental gradient at large scale and brings further support to the hypothesis of a human-driven homogenization of natural communities.

Keywords : landscape gradient ; specialization ; landscape complementation ; landscape heterogeneity ; continuous habitat ; citizen science

Introduction

Heterogeneous landscapes have been present for a long time on Earth. Landscape heterogeneity has shaped the evolution of species specialization (Débarre et Gandon, 2010; Holt et Gomulkiewicz, 2004; Ravigné *et al.*, 2009), defined as the (restricted) ecological niche breadth of a species (Futuyma et Moreno, 1988; Devictor *et al.*, 2010). Generalist species, which have broader niches than specialist species, are considered to be more adapted than specialist species to persist in heterogeneous landscapes (Teyssède et Robert, 2014; Devictor *et al.*, 2010).

In addition to the classical specialist/generalist dichotomy, several species may also have evolved to specialize on heterogeneous environmental conditions when heterogeneity does not involve too many different resources (Fahrig *et al.*, 2011). This type of specialization is illustrated for example by the “landscape complementation hypothesis” (Brotons *et al.*, 2005), which states that a species may require a number of complementary resources located in different landscape units. Therefore the combined presence of these landscape units is mandatory for the species to persist (Dunning *et al.*, 1992). Such “complementing” species, because they are specialized on particular resources, should outcompete generalist species with broader niches (Büchi et Vuilleumier, 2014). As a result, generalist species should display lower abundances in heterogeneous landscapes and “complementing” species can be considered specialists of heterogeneous landscapes. This specialization may be due to complex life cycles, with different niche requirements for different life stages such as hemimetabolous insects or amphibians (Pope *et al.*, 2000), but can also result from an adaptation to rapid current anthropogenic landscape changes (Barnagaud *et al.*, 2011).

Anthropogenic landscape alteration is the main factor of biodiversity loss, particularly via the destruction and fragmentation of natural habitats (Newbold *et al.*, 2015). As a consequence, species are more and more likely to encounter heterogeneous landscapes. This increased landscape heterogeneity is associated with profound changes in the structure of ecological communities (Fahrig *et al.*, 2011). A large corpus of studies particularly demonstrates that biodiversity is facing widespread functional homogenization with more abundant generalist species and a general loss of specialist species (Clavel *et al.*, 2011; Kerbiriou *et al.*, 2009). Although landscape heterogeneity tends to modify species communities, its recent expansion may also offer new opportunities for species. Species previously adapted to heterogeneous conditions such as “complementing” species may benefit from increased landscape heterogeneity and expand their range or abundances (Fahrig *et al.*, 2011). Alternatively, they may evolve *de novo* from generalist species or species specialized on homogeneous landscapes. However, the presence and distribution of “complementing” species in heterogeneous landscapes has received little attention so far (but see e.g. (Dulaurent *et al.*, 2011; Mueller *et al.*, 2009; Quin *et al.*, 2004).

Species can be classified continuously as more or less generalist (i.e. niche width) on the basis of the coefficient of variation of species densities among categorical landscape units (Julliard *et al.*, 2006). Additional information is needed to characterize their preferences along an environmental gradient (i.e. niche position), which requires a continuous representation of landscapes (Clavero et Brotons, 2010). For example, niche position can be assessed by examining the relationship between species abundances and the environmental gradient, as the part of the gradient where abundance is maximal. Finally, the relationship between specialization level and niche position provides information on specialization types : (i) species with high values of specialization and niche position on either side of the gradient are considered specialists of homogeneous landscapes (ii) species with high values of specialization and niche position at intermediate part of the landscape gradient are considered “complementing” species ; and (iii) species with low values of specialization are considered generalists regardless of their niche position. To our knowledge, this relationship between preference of species and their effective levels of specialization is rarely assessed at large scale in the literature.

The aim of the study is to analyze the relationship between bird specialization and their niche preference along a continuous heterogeneous environmental gradient. On a nationwide breeding bird dataset and using remote sensing vegetation cover as a proxy for continuous environmental gradient, we calculate species specialization index and species preferences along the gradient (i.e. their niche positions). We test the following expectations : (i) species with a monotonous relationship between abundance and environmental gradient should exhibit high levels of specialization ; (ii) according to the landscape complementation hypothesis, some species displaying an intermediate niche position in the environmental gradient may exhibit high levels of specialization ; (iii) the resulting relationship between specialization level and niche position should thus be flat, with generalist and specialist species spread along the environmental gradient.

Methods

Bird data We used data from the French Breeding Bird Survey (BBS), a standardized monitoring scheme in which skilled volunteer ornithologists identify breeding birds by song or visual contact (Julliard et Jiguet, 2002). Twice a year in spring, each observer prospects 10 evenly distributed points within a 2x2 km plot, randomly selected within 10-km of the observer location. Each visit lasts 5 minutes, during which all individuals seen or heard within a distance of 100 m are identified to species level and recorded. Point counts are located 300 m apart and sampled in the same order. Out of the full database from 2001 to 2014, the ca. 10,000 point counts (hereafter “sites”) with four consecutive years of sampling were retained. We focused on relatively common species only, observed in 200

sites or more across France, i.e. with enough data for meaningful statistical analyses. Also, species restricted to wetlands or species that spend most of their active time airborne (e.g. raptor, swifts) were removed, because the BBS protocol is not designed for such species and because we were interested in investigating local scale species-landscape relationships. This selection resulted in a set of 82 species (appendix A). For each species, abundance was measured as the average, over the four years, of the sum of counts over the two annual visits.

Landscape variables To obtain a continuous description of the landscape around each site, with a gradient from forests to open natural or semi-natural landscape units, a two-step approach was chosen. First, 200 m circular buffers were intersected with the Terra MODIS Vegetation Continuous Fields (VCF) dataset (DiMiceli *et al.*, 2011). Remote sensing tools such as VCF provide large scale, continuous and standardized datasets of environmental variables (Pettorelli *et al.*, 2014). They are particularly efficient to evaluate spatial gradients of vegetation cover and how they correlate with species abundances. The VCF dataset provides continuous proportional estimates (percent cover) for three land cover types : woody vegetation, herbaceous and woodland-shrub vegetation, and bare ground. The distance of 200 m represents twice the maximum bird sampling distance. Although bird distributions are driven by relatively large scale response to landscape features (St-Louis *et al.*, 2009), local abundance, hence niche position, is likely to depend more on resource use at local scales (Mueller *et al.*, 2009).

In Europe, where landscapes are predominantly shaped by human activities, the heterogeneous environmental gradient ranges from open semi-natural landscapes to mature forests (Vera, 2000). The environmental gradient was therefore chosen to contrast woody vegetation, measured as percent tree cover (PTC) vs. treeless vegetation (low PTC values). The latter was obtained by merging the two remaining land cover types : “herbaceous and woodland-shrub vegetation” and “bare ground”. All VCF pixels intersecting with a buffer were used (up to four) and averaged when there was more than one value. To check that the spatial resolution of the VCF dataset (250m) did not bias the PTC measurement, we compared the latter to PTC values obtained with two other remote sensing datasets that have similar land cover types but finer spatial resolution : High Resolution Layer (20m ; Langanke, 2013) and LandSat (30m ; Sexton *et al.*, 2013). All PTC values were highly correlated ($r > 0.85$, see appendix B). The VCF dataset was preferred because it is updated annually, such that bird and vegetation data could be matched temporally : the PTC value for each site was the average over the four years of bird census.

Second, we discarded all sites in which the VCF pixel values were unlikely to reflect vegetation cover. This includes (i) sites located near water (in which case no VCF value

was available) and (ii) urban sites, where the “bare ground” class is most likely built and hence never vegetated, as opposed to agricultural areas where bare ground is generally temporary. The CORINE Land Cover (CLC) dataset (Bossard *et al.*, 2006) was used to discard sites with dominant urban land cover. All sites with 25% or more urban land cover within the 200 m circular buffer were discarded, resulting in a final dataset of 9,869 sites. Therefore, a low forest cover in our dataset is indicative of a landscape composed of a mosaic of open land cover types (e.g. agricultural or semi-natural areas such as permanent grasslands).

Species specialization measurement For each of 82 species, we used the species specialization index (SSI) as a measure of specialization to categorical landscape units following Julliard *et al.* (2006). SSI is calculated as the coefficient of variation of species density across categories of landscape units. Ten balanced landscape classes were created on the basis of PTC values, all containing the same number of sites ($n = 987$ except for the last category with 986 sites). The range of PTC values varied between 2.55% ([5.54%-8.09%]) for the narrowest category to 17.36% [58.39%-75.75%] for the broadest one (appendix C). The SSI values calculated on the basis of these categories of PTC are highly correlated with the more classical SSI (Julliard *et al.*, 2006) calculated on the basis of ground-truth landscape units reported by observers in the field (spearman $r = 0.74$, $p < 0.001$, see appendix C).

Statistical analysis First, we analyzed the non-linear relationship between the abundance of each species and the PTC gradient to find their optimum values. Generalized linear models (GLM) with a Poisson error distribution and a log link function were used for each species, with species abundance (S) as the dependent variable and a linear and quadratic term for PTC as explanatory numerical variables. It is largely acknowledged that species abundance is influenced by climate (Howard *et al.*, 2015), so we also included climatic region (CLIM_REG) as a categorical explanatory variable, using the breakdown of France into eight climatic regions from Joly *et al.* (2010). The fixed effect structure of our model for each site i was thus :

$$S_i = \alpha PTC_i + \beta PTC_i^2 + CLIM_{REG_i} \quad (1)$$

To estimate the optimum value of PTC maximizing the abundance of a species, we proceeded as follows (see Figure 4.1 for some examples) : (i) if estimates for the linear and the quadratic term of PTC were non-significant, species abundance was considered unrelated to PTC and thus no optimum value of PTC was calculated for this species. (ii) If only the estimate for the linear term of PTC was significant, species abundance was

considered linearly related with PTC. The optimum PTC was therefore either the minimum (negative relationship) or the maximum (positive relationship) PTC value observed in the dataset for the species under consideration. (iii) Regardless of the significance of the linear term, if the estimate of the quadratic term of PTC was significant and negative, the optimum value was the vertex point of the curve, obtained as $-\beta/2\alpha$ using estimates of eqn (1). As the vertex point sometimes lay outside the range of PTC values, the optimum PTC value was set at the minimum (respectively maximum) observed PTC value where the species is present, when the vertex was below (respectively above) these values. Finally, if the estimate for the quadratic term was significant and positive, the vertex point was a local minimum. In these cases, the relationship between abundance and PTC values was in general plateauing, i.e. with either an increase or a decrease in abundance followed by a stabilization (or vice-versa, see Figure 4.1c-d). This implies that the significant quadratic term is constrained by the model fitted, and does not represent a true local minimum. Instead, the between abundance and PTC values was highly asymmetrical, with one end of the gradient exhibiting much larger (and maximal) abundance than the other one (Figure 4.1c-d); this end of the gradient was chosen as the optimum PTC values for these species.

We then explored the relationship across species between optimum PTC values and SSI values, using a linear regression with SSI as the dependent variable and optimum PTC values, as well as squared optimum PTC values as explanatory continuous variables. Also, to compare the response of specialist vs. generalist species along the habitat gradient, the distribution of optimum PTC values of the 50 % most specialist species was compared to the distribution of the 50 % the most generalist using a Kolmogorov-Smirnov test. Finally, indices of specialization were calculated at the community level (hereafter CSI) as the mean of SSI of species that occurred in each community. Similarly, Mean Community Optimum (MCO) was calculated as the mean of optimum PTC values of species that occurred in each community. Relationship between CSI and MCO was explored using linear regression with CSI as the dependent variable, and MCO and squared MCO as explanatory continuous variables.

Results

Among the 82 species, SSI ranged from 0.132 for the most generalist species (*Streptopelia turtur*) to 1.920 for the most specialist species (*Phylloscopus sibilatrix*, see appendix A for all SSI values). Optimum PTC values ranged from 0.36 for *Carduelis chloris* to 96.96 for *Turdus philomelos* (appendix A). Most species abundances exhibited a significant negative quadratic relationship with the PTC gradient (67 of 82, i.e. 82%), such that optimum PTC values were generally calculated using the vertex point formula. Among

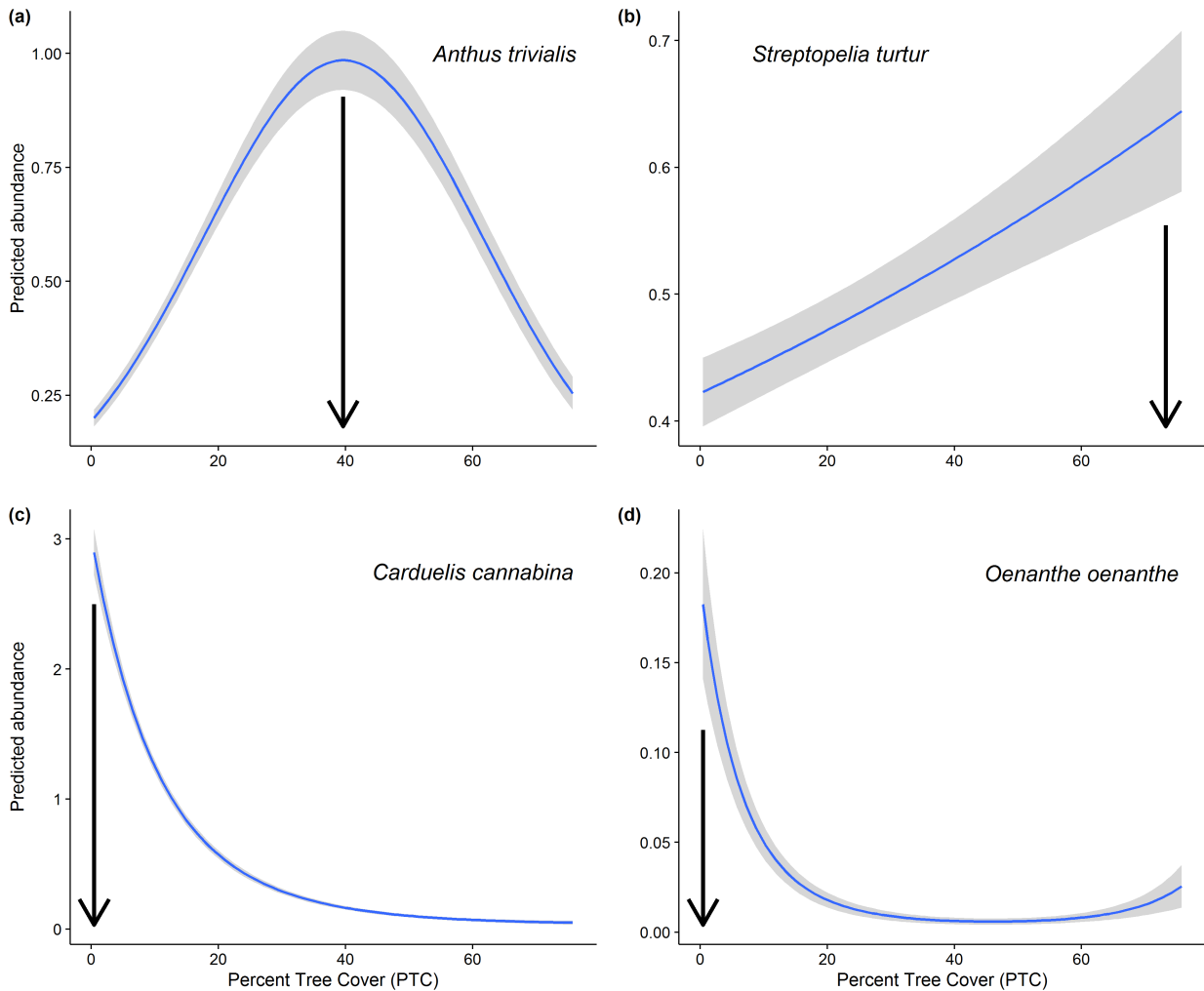


FIGURE 4.1 – Example of four relationships between predicted values of species abundance and the Percent Tree Cover (PTC) gradient used to estimate the niche position of each species (black arrows, see methods for more details). (a) Significant negative quadratic relationship for *Anthus trivialis* : optimum PTC value (i.e. niche position) is calculated as the vertex point of the quadratic curve (i.e. $-\beta/2\alpha$, eqn 1). (b) Significant (positive) linear relationship for *Streptopelia turtur* : optimum PTC is estimated as the maximum PTC value in the dataset for this species. (c-d) Significant positive quadratic relationship for *Carduelis cannabina* (c) and *Oenanthe oenanthe* (d) : optimum PTC values are estimated as the minimum PTC value observed in the dataset for these species.

these estimates, six were set to the minimum or maximum PTC values observed in the dataset for species under consideration because the vertex of the relationship was outside of the 0-100 range. Thirteen species (16%) exhibited a positive quadratic relationship with the PTC gradient. For these species, the optimum PTC values were those at which the predicted abundance was maximal. The two remaining species (2%) displayed a strictly linear relationship (one negative and the other positive). For these two species, the optimum PTC values were the minimum and maximum PTC values observed in the dataset,

respectively. All species were assigned an optimum PTC, i.e. no species abundances showed a strictly constant relationship with PTC.

Optimum PTC values and SSI values for each species displayed a significant convex second-order polynomial relationship (Figure 4.2a). The distributions of optimum PTC values for the 50% species most specialized vs. the 50% less specialized species were not similar (Two-sample Kolmogorov-Smirnov test, $D = 0.34$, $p < 0.05$). Species with high SSI tended to have maximum abundance in homogeneous parts of the gradient, whereas generalist species were spread along the gradient. At the community level, the CSI and MCO also exhibited a highly significant convex second-order polynomial relationship (Figure 4.2b).

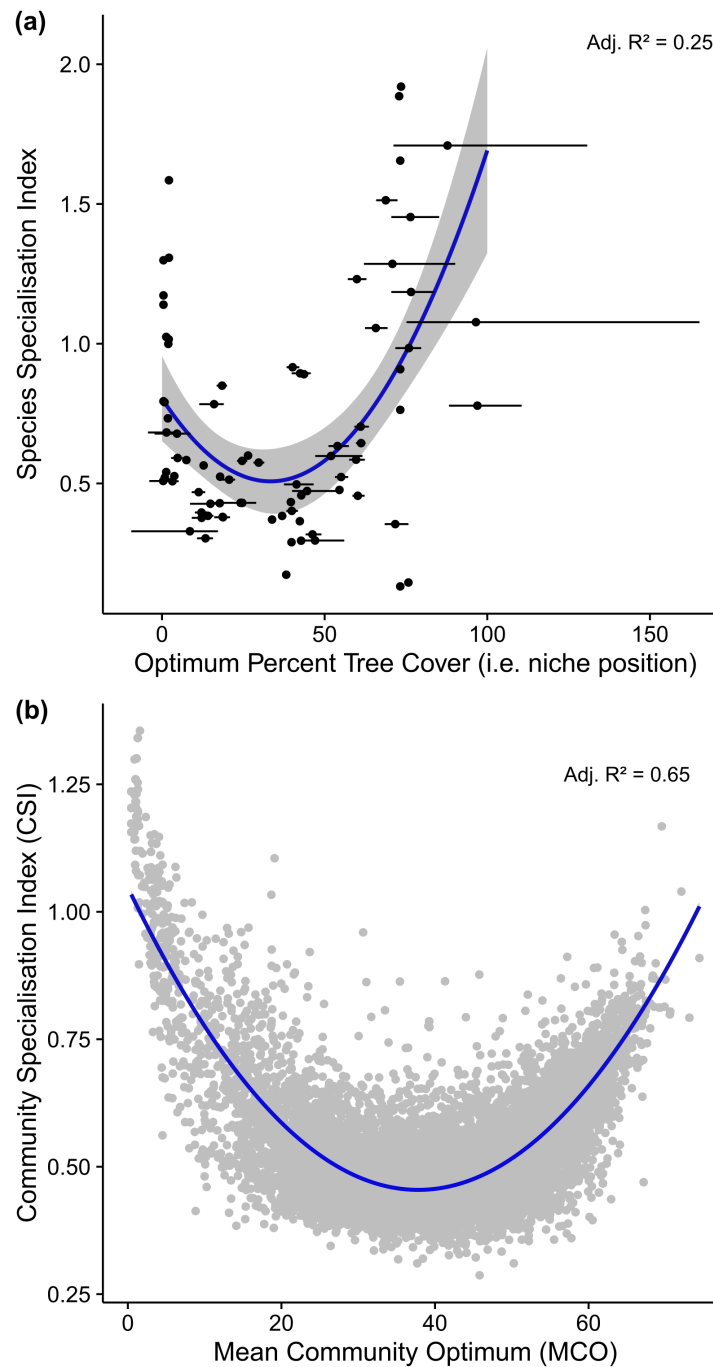


FIGURE 4.2 – Relationship between specialization indices and optimum values of Percent Tree Cover at the species (a) and community (b) levels. The blue lines depict the second order polynomial regression; the corresponding adjusted R-squared are shown (a) Relationship between Species Specialization Index (SSI) values and optimum values of Percent Tree Cover (PTC) for 82 common breeding bird species in France. The ribbon corresponds to 95% confidence intervals. Horizontal error bars represent 95% confidence intervals approximated from a Bayesian framework on optimum values of PTC calculated from $-\beta/2\alpha$ (see methods and appendix D). (b) Relationship between Community Specialization Index (CSI) values and Mean Community Optimum (MCO) for bird communities in 9869 sites in France.

Discussion

The unseen complementation hypothesis The complementation hypothesis states that a species may need complementary resources from different landscape units to thrive. Here we analyzed simultaneously bird species preferences (i.e. niche position) and their levels of specialization along a continuous environmental gradient. Our methodology was aimed at detecting complementation, linking species preference (i.e. niche position) and species specialization. We did not detect any species specialized on heterogeneous portions of the environmental gradient. Even if some species showed significant preferences for intermediate values of tree cover percentage, they were not specialized on these portions of the environmental gradient. On the other hand, species that preferred forested or open and agricultural landscape units generally showed high specialization indices.

These results therefore do not support the complementation hypothesis, but instead are consistent with most theoretical predictions on the evolution of specialization, which state that specialists should be favored in stable (Devictor *et al.*, 2008; Futuyma et Moreno, 1988) or stressful (Cacho et Strauss, 2014; Carboni *et al.*, 2016) environments. We showed that specialists tend to prefer either extreme of the analyzed environmental gradient, at least one of which (forests) is highly stable. The other end of the gradient is defined by open land cover types, most of which is agricultural areas in France. Agricultural areas are considered as more disturbed than forested areas and frequent disturbance can be considered stressful for some bird species (Bonthoux *et al.*, 2013; Clavero et Brotons, 2010).

Carboni *et al.* (2016) observed congruent results (i.e. no detection of a complementation pattern) in plants communities of a coastal dune ecosystem. They concluded that specialist species tend to dominate in the most extreme environmental conditions, but are subordinate in mild conditions of the gradient. The detection of complementation is variable across studies, which may be related to the spatial resolution used to describe resources. Complementation was also not detected in another study in birds ((Clavero et Brotons, 2010), examining several landscape gradients built using principal component analysis) or in other taxonomic groups (spiders : (Entling *et al.*, 2007) ; plants : (Thuiller *et al.*, 2004c)). Other studies, all focused on a single species, did detect landscape complementation : e.g. Dulaurent *et al.* (2011) on the pine processionary moth (*Thaumetopoea pityocampa*) ; Mueller *et al.* (2009) on the common raven (*Corvus corax*) and Quin *et al.* (2004) on a butterfly species (*Maniola jurtina*). The apparent contradictory observation of complementation across studies may be due to different resolutions of resource description. Here we worked on numerous bird species over a large spatial extent using an environmental gradient as a surrogate for resource heterogeneity, which represents a single niche dimension. However, there is growing evidence that accounting for the multidimensionality

of niche is of primary importance to better understand patterns of homogenization or species distribution (Barnagaud *et al.*, 2012; Carboni *et al.*, 2016; Clavero et Brotons, 2010). Landscape complementation may be invisible with our environmental gradient but could be hidden in other niche dimensions we did not explore. Additionally, using a finer-grained description of resources, adapted to different species may help reveal the landscape complementation hypothesis. This was not possible here because of the widespread trade-offs between precision and extent of data (Braunisch et Suchant, 2010; Thuiller *et al.*, 2004b). One solution may be to use so-called “landscape-centred approaches”, which provide more functional descriptions of landscapes. Such approaches may better capture different dimensions of the niche and allow the simultaneous study of species with different ecological requirements (Mimet *et al.*, 2014).

Finally, our approach relied on the realized niche only (i.e. the niche resulting from a combination of abiotic and biotic factors) and thus captures ecological processes beyond species-landscape relationships, such as interspecific competition. As a result, species with inferred niche position at intermediate values of the environmental gradient could be generalist species that are excluded by competition with specialist species in homogeneous landscapes, rather than species potentially exhibiting a specialization to heterogeneous landscapes (i.e. “complementing” species). This may explain why our methodology did not detect any species with a flat relationship between abundance and the environmental gradient. Measures related to more intrinsic species attributes (i.e. informing on the fundamental niche) may thus be more adapted to capture the complementation hypothesis than those using the realized niche. However, as pointed by Carboni *et al.* (2016), estimating specialization of species in the absence of competitors is probably less relevant from a conservation point of view than an approach based on the realized niche.

Measurement of specialization A measure of species specialization based on a simple environmental gradient (percent tree cover), derived from widely distributed remote sensing tools with a coarse spatial resolution, was very close to measures derived from “habitats” categorized by observers in the field. The value of expertise in categorizing habitats for specialization measurement can therefore be discussed, because a remote sensing approach performed as efficiently as an expert approach. The level of species specialization has often been calculated on the basis of categorical representation of landscapes, whereas the niche breadth, a conceptual representation of specialization, is better defined through continuous variables, defined as niche dimensions.

Identifying the key environmental variables that determine a particular niche dimension is one of the most crucial steps in the study of specialization. One of the usual methods to estimate niche dimensions is to apply principal component analysis on various land-

scape metrics and infer gradients on the basis of the resulting principal components. While this synthetic approach reduces the complexity of the system, principal components may be difficult to interpret as ecological gradients (Hirzel et Le Lay, 2008). Here we chose to use a direct continuous measure of the landscape gradient as a niche dimension, because this approach is more easily interpreted, and more straightforward than an approximation of a niche dimension via multivariate statistics. Nevertheless, as pointed above, our approach relied on a single niche dimension and it would be therefore desirable to extend our approach using other direct measures of niche dimension, especially those based on remote sensing datasets.

Conclusion This work sheds a new light on specialization of species along environmental gradient at large scale and brings further support to the hypothesis of a human-driven homogenization of natural species communities. Current heterogeneous landscapes are mainly due to anthropogenic change of natural areas and this fast modification of landscape does not seem to provide bird species with enough time to adapt and specialize to these landscapes (Holt et Gomulkiewicz, 2004). Hence, heterogeneous landscapes do not host species specialized on intermediate parts of the environmental gradient. The next step is to move to more continuous descriptions of landscape to reveal and understand these patterns of homogenization.

Acknowledgments

We wish to thanks the hundreds of participants who took part in the national breeding bird survey to whom this paper is dedicated (STOC EPS program).

References

See the general list of references at the end of the manuscript.

Appendix A

TABLE 4.1 – List of species used in the study and their french names. Species Specialization Index (SSI) and optimum Percent Tree Cover (PTC) values were calculated as described in the methods. Optimum calculation method referred to the method used to infer the optimum PTC values (see methods). SSI values are highly correlated with other specialization measures such as the specialization index of Clavero et Brotons (2010) based on standard deviation of relative occurrences (spearman $r = 0.97$, $p < 0.001$).

Species names	French names	SSI	Optimum PTC	Optimum calculation method
<i>Aegithalos caudatus</i>	Mésange à longue queue	0.46	42.82	-b/2a
<i>Alauda arvensis</i>	Alouette des champs	1.17	0.45	NA
<i>Alectoris rufa</i>	Perdrix rouge	1.02	1.3	NA
<i>Anthus pratensis</i>	Pipit farlouse	0.68	4.62	-b/2a
<i>Anthus trivialis</i>	Pipit des arbres	0.43	39.61	-b/2a
<i>Carduelis cannabina</i>	Linotte mélodieuse	0.79	0.45	NA
<i>Carduelis carduelis</i>	Chardonneret élégant	0.52	0.86	min quad
<i>Carduelis chloris</i>	Verdier d'Europe	0.51	0.36	-b/2a
<i>Certhia brachydactyla</i>	Grimpereau des jardins	0.58	59.68	-b/2a
<i>Certhia familiaris</i>	Grimpereau des bois	1.71	87.77	-b/2a
<i>Cettia cetti</i>	Bouscarle de Cetti	0.58	24.63	-b/2a
<i>Cisticola juncidis</i>	Cisticole des joncs	0.78	16.01	-b/2a
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	Grosbec casse-noyaux	1.66	73.24	NA
<i>Columba livia</i>	Pigeon biset	1,00	1.93	min quad
<i>Columba oenas</i>	Pigeon colombin	0.76	73.24	NA
<i>Columba palumbus</i>	Pigeon ramier	0.15	75.75	NA
<i>Corvus corone</i>	Corneille noire	0.3	13.37	-b/2a
<i>Corvus frugilegus</i>	Corbeau freux	1.02	2.06	NA
<i>Corvus monedula</i>	Choucas des tours	0.73	1.8	min quad
<i>Coturnix coturnix</i>	Caille des blés	1.14	0.45	NA
<i>Cuculus canorus</i>	Coucou gris	0.32	46.26	-b/2a
<i>Dendrocopos major</i>	Pic épeiche	0.7	61.05	-b/2a
<i>Dendrocopos medius</i>	Pic mar	1.89	72.91	NA
<i>Dendrocopos minor</i>	Pic épeichette	0.6	51.97	-b/2a
<i>Dryocopus martius</i>	Pic noir	1.29	70.84	-b/2a
<i>Emberiza cirrus</i>	Bruant zizi	0.43	17.75	-b/2a
<i>Emberiza citrinella</i>	Bruant jaune	0.4	12.13	-b/2a
<i>Erithacus rubecula</i>	Rougegorge familier	0.64	61.2	-b/2a
<i>Fringilla coelebs</i>	Pinson des arbres	0.35	71.72	-b/2a
<i>Garrulus glandarius</i>	Geai des chênes	0.52	55.06	-b/2a
<i>Hippolais polyglotta</i>	Hypolais polyglotte	0.38	18.76	-b/2a

Continued on next page

4.1 Article : Specialization on heterogeneous landscape

Species names	French names	SSI	Optimum PTC	Optimum calculation method
<i>Jynx torquilla</i>	Torcol fourmilier	0.43	24.17	-b/2a
<i>Lanius collurio</i>	Pie-grièche écorcheur	0.6	26.46	-b/2a
<i>Locustella naevia</i>	Locustelle tachetée	0.5	41.36	-b/2a
<i>Lullula arborea</i>	Alouette lulu	0.43	24.68	-b/2a
<i>Luscinia megarhynchos</i>	Rosignol philomèle	0.38	18.62	-b/2a
<i>Miliaria calandra</i>	Bruant proyer	1.3	0.45	NA
<i>Motacilla alba</i>	Bergeronnette grise	0.38	12.18	-b/2a
<i>Motacilla flava</i>	Bergeronnette printanière	1.31	2.13	NA
<i>Muscicapa striata</i>	Gobemouche gris	0.47	44.6	-b/2a
<i>Oenanthe oenanthe</i>	Traquet motteux	0.79	0.77	NA
<i>Oriolus oriolus</i>	Loriot d'Europe	0.38	36.93	-b/2a
<i>Parus ater</i>	Mésange noire	1.51	68.78	-b/2a
<i>Parus caeruleus</i>	Mésange bleue	0.36	42.37	-b/2a
<i>Parus cristatus</i>	Mésange huppée	1.23	59.91	-b/2a
<i>Parus major</i>	Mésange charbonnière	0.29	39.82	-b/2a
<i>Parus montanus</i>	Mésange boréale	0.89	42.47	-b/2a
<i>Parus palustris</i>	Mésange nonnette	1.19	76.57	-b/2a
<i>Passer domesticus</i>	Moineau domestique	0.58	7.48	-b/2a
<i>Passer montanus</i>	Moineau friquet	0.68	1.39	-b/2a
<i>Perdix perdix</i>	Perdrix grise	1.58	2.13	NA
<i>Phasianus colchicus</i>	Faisan de Colchide	0.43	14.88	-b/2a
<i>Phoenicurus ochruros</i>	Rougequeue noir	0.38	14.12	-b/2a
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Rougequeue à front blanc	0.4	39.9	-b/2a
<i>Phylloscopus bonelli</i>	Pouillot de Bonelli	0.89	43.66	-b/2a
<i>Phylloscopus collybita</i>	Pouillot véloce	0.48	54.55	-b/2a
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	Pouillot siffleur	1.92	73.49	max quad
<i>Phylloscopus trochilus</i>	Pouillot fitis	0.91	73.24	max quad
<i>Pica pica</i>	Pie bavarde	0.56	12.8	-b/2a
<i>Picus viridis</i>	Pic vert	0.37	33.84	-b/2a
<i>Prunella modularis</i>	Accenteur mouchet	0.33	8.57	-b/2a
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Bouvreuil pivoine	1.08	96.52	-b/2a
<i>Regulus ignicapillus</i>	Roitelet à triple bandeau	1.06	65.73	-b/2a
<i>Regulus regulus</i>	Roitelet huppé	1.45	76.39	-b/2a
<i>Saxicola rubetra</i>	Tarier des prés	0.85	18.48	-b/2a
<i>Saxicola torquata</i>	Tarier pâtre	0.52	17.86	-b/2a
<i>Serinus serinus</i>	Serin cini	0.47	11.27	-b/2a
<i>Sitta europaea</i>	Sittelle torchepot	0.98	75.89	-b/2a
<i>Streptopelia decaocto</i>	Tourterelle turque	0.59	4.79	-b/2a
<i>Streptopelia turtur</i>	Tourterelle des bois	0.13	73.24	max linear
<i>Sturnus vulgaris</i>	Etourneau sansonnet	0.51	3.19	-b/2a
<i>Sylvia atricapilla</i>	Fauvette à tête noire	0.3	42.76	-b/2a

Continued on next page

Species names	French names	SSI	Optimum PTC	Optimum calculation method
<i>Sylvia borin</i>	Fauvette des jardins	0.3	47.07	-b/2a
<i>Sylvia cantillans</i>	Fauvette passerinette	0.92	40.15	-b/2a
<i>Sylvia communis</i>	Fauvette grisette	0.54	1.29	min quad
<i>Sylvia curruca</i>	Fauvette babillarde	0.53	3.78	min linear
<i>Sylvia melanocephala</i>	Fauvette mélanocéphale	0.57	29.72	-b/2a
<i>Troglodytes troglodytes</i>	Troglodyte mignon	0.46	60.18	-b/2a
<i>Turdus merula</i>	Merle noir	0.17	38.19	-b/2a
<i>Turdus philomelos</i>	Grive musicienne	0.78	96.96	-b/2a
<i>Turdus viscivorus</i>	Grive draine	0.63	53.95	-b/2a
<i>Upupa epops</i>	Huppe fasciée	0.51	20.65	-b/2a

End of Table 4.1

Appendix B

Comparison of Percent Tree Cover (PTC) measurement among several remote sensing products : MODIS VCF dataset (spatial resolution : 250m, all years since 2001) , High Resolution Layer (20m, one year : 2012) and LandSat (30m, one year : 2005). See references for each of these products in the main text references. Values of PTC are those averaged in the 200m buffers around each sites. All PTC values were highly correlated ($r > 0.85$).

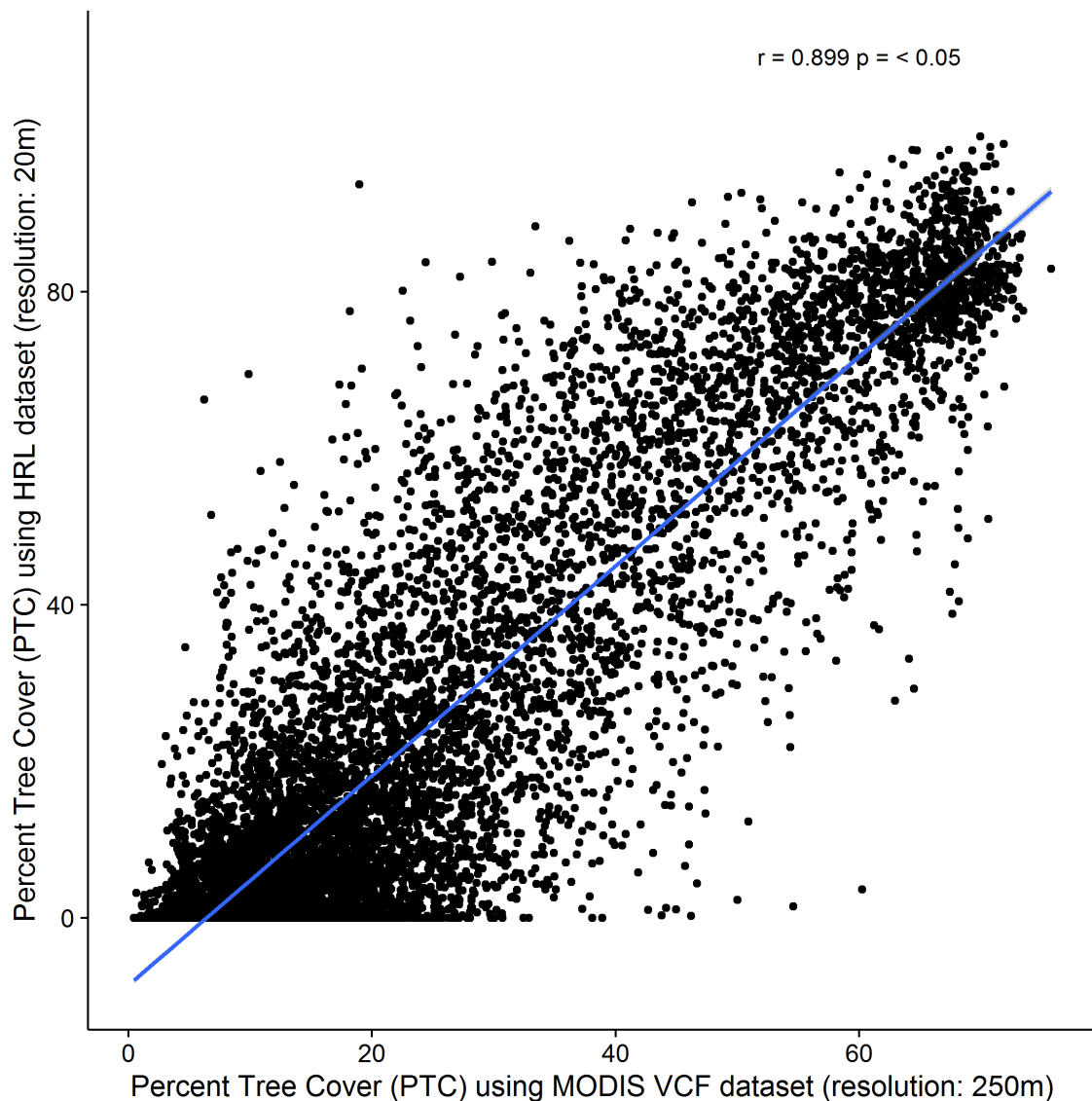


FIGURE 4.3 – Relationship between Percent Tree Cover (PTC) values of MODIS VCF dataset and PTC values of High Resolution Layer (HRL). The blue line corresponds to a simple linear regression.

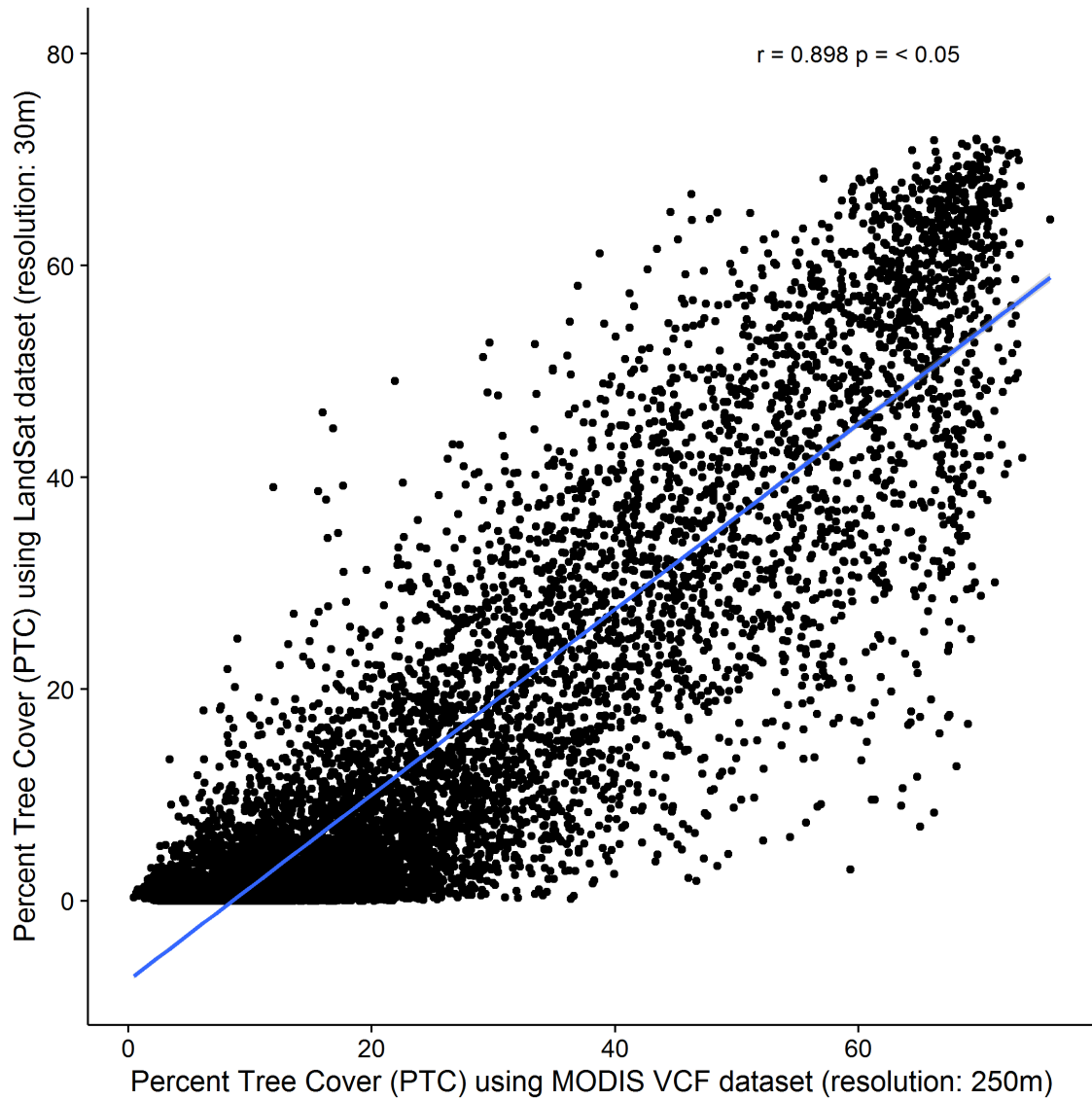


FIGURE 4.4 – Relationship between Percent Tree Cover (PTC) values of MODIS VCF dataset and PTC values of LandSat dataset. The blue line corresponds to a simple linear regression.

Appendix C

TABLE 4.2 – Description of landscape classes created on the Percent Tree Cover gradient. These landscape classes were used to calculate Species Specialisation Indices (SSI). All classes contained the same number of sites ($n = 987$ except for the last category with 986 sites). Number of species presence was for all species on all sites in each landscape classes.

VCF classes	Total range	Minimum value	Maximum value	Number of species presence	Number of sites
cat_1	5.10	0.45	5.54	14158	987
cat_2	2.55	5.54	8.10	15986	987
cat_3	2.76	8.10	10.86	18141	987
cat_4	2.84	10.86	13.7	18705	987
cat_5	3.46	13.7	17.16	19711	987
cat_6	4.59	17.19	21.78	19809	987
cat_7	7.29	21.78	29.07	19616	987
cat_8	12.48	29.07	41.55	19016	987
cat_9	16.81	41.57	58.39	18432	987
cat_10	17.36	58.39	75.75	17931	986

Sensitivity of SSI values to the number of classes in the PTC gradient is low (Figure 4.5). SSI calculated on a range of 6-12 classes are only statistically different for 6 categories vs. all other numbers of categories (one-way ANOVA, Tukey honestly significant difference (HSD)).

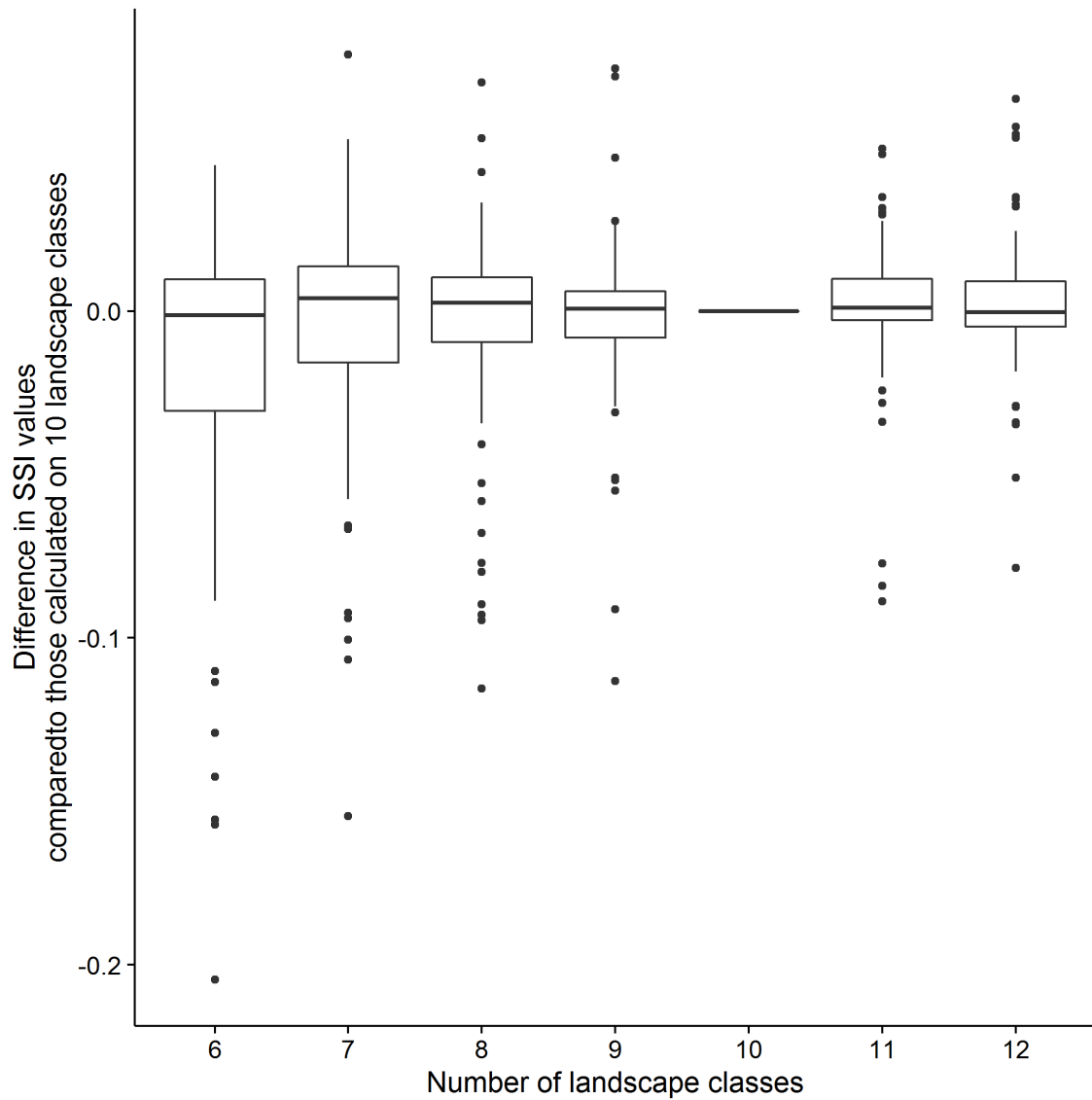


FIGURE 4.5 – Boxplot of difference values between Species Specialisation Index (SSI) calculated on a range of 6 to 12 classes with SSI values calculated on 10 landscape classes for the 82 species (see Appendix A).

Appendix D

A Bayesian approach was used to assess the precision of the turning point estimate (i.e. the vertex) of the quadratic relationships between species abundances and the Percent Tree Cover (PTC) gradient (see Plassmann et Khanna, 2007). Hence, this approach could be applied only for optimum PTC values inferred from the vertex of a significant quadratic relationship between species abundance and the PTC gradient (see Appendix A). For other species, we could not calculate precision because optimum PTC was therefore either the minimum or the maximum PTC value observed in the dataset for the species under consideration (see Methods). Convergence of models were done using Gelman plots. All Bayesian Poisson models showed good convergence.

TABLE 4.3 – For 61 species (i.e. the 67 species with a significant negative quadratic terms minus six with a vertex point inferred outside of the range 0-100 of PTC), we were able to calculate precision values of the vertex point of the quadratic relationships between species abundances and Percent Tree Cover (PTC) gradient. Standard Deviation (SD) and Confidence Interval (CI) were inferred from the *a posteriori* distribution of vertex points (sample : 5000, thinning interval : 1, number of chains : 3). CI are those used in Figure 4.2 of the manuscript.

Species	Optimum PTC	SD	2.5% CI	97.5% CI
<i>Aegithalos caudatus</i>	42.82	0.58	41.72	43.99
<i>Anthus pratensis</i>	4.62	2.77	-2.29	8.74
<i>Anthus trivialis</i>	39.61	0.44	38.76	40.52
<i>Carduelis chloris</i>	0.36	1.98	-3.90	3.83
<i>Certhia brachydactyla</i>	59.68	1.24	57.55	62.35
<i>Certhia familiaris</i>	87.77	15.20	71.17	130.73
<i>Cettia cetti</i>	24.63	0.80	23.07	26.22
<i>Cisticola juncidis</i>	16.01	1.90	11.44	18.97
<i>Corvus corax</i>	13.37	1.25	10.79	15.65
<i>Cuculus canorus</i>	46.26	1.23	44.16	49.01
<i>Dendrocopos major</i>	61.05	1.13	59.14	63.58
<i>Dendrocopos minor</i>	51.97	3.72	47.11	61.64
<i>Dryocopus martius</i>	70.84	7.66	62.09	90.14
<i>Emberiza cirrus</i>	17.75	0.72	16.20	19.03
<i>Emberiza citrinella</i>	12.13	0.97	10.12	13.94
<i>Erithacus rubecula</i>	61.20	0.74	59.64	62.58
<i>Fringilla coelebs</i>	71.72	1.89	68.47	75.75

Continued on next page

Species	Optimum PTC	SD	2.5% CI	97.5% CI
<i>Garrulus glandarius</i>	55.06	1.03	53.19	57.23
<i>Hippolais polyglotta</i>	18.76	1.21	16.07	20.89
<i>Jynx torquilla</i>	24.17	3.76	14.59	28.95
<i>Lanius collurio</i>	26.46	0.56	25.34	27.52
<i>Locustella naevia</i>	41.36	2.30	37.51	46.60
<i>Lullula arborea</i>	24.68	0.55	23.57	25.75
<i>Luscinia megarhynchos</i>	18.62	0.56	17.49	19.69
<i>Motacilla alba</i>	12.18	1.40	9.16	14.57
<i>Muscicapa striata</i>	44.60	3.49	40.00	53.63
<i>Oriolus oriolus</i>	36.93	0.62	35.78	38.24
<i>Parus ater</i>	68.78	1.69	65.85	72.40
<i>Parus caeruleus</i>	42.37	0.30	41.80	42.98
<i>Parus cristatus</i>	59.91	1.46	57.13	62.83
<i>Parus major</i>	39.82	0.26	39.32	40.34
<i>Parus montanus</i>	42.47	1.49	39.86	45.71
<i>Parus palustris</i>	76.57	3.37	70.49	83.60
<i>Passer domesticus</i>	7.48	0.32	6.84	8.09
<i>Passer montanus</i>	1.39	2.47	-4.30	5.36
<i>Phasianus colchicus</i>	14.88	2.56	8.63	18.63
<i>Phoenicurus ochruros</i>	14.12	0.84	12.47	15.79
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	39.90	0.90	38.24	41.78
<i>Phylloscopus bonelli</i>	43.66	0.45	42.80	44.57
<i>Phylloscopus collybita</i>	54.55	0.53	53.58	55.68
<i>Pica pica</i>	12.80	0.46	11.85	13.65
<i>Picus viridis</i>	33.84	0.48	32.90	34.79
<i>Prunella modularis</i>	8.57	7.22	-9.45	17.19
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	96.52	40.99	75.18	165.22
<i>Regulus ignicapillus</i>	65.73	1.78	62.41	69.34
<i>Regulus regulus</i>	76.39	3.79	70.49	85.20
<i>Saxicola rubetra</i>	18.48	0.81	16.80	19.95
<i>Saxicola torquata</i>	17.86	0.54	16.70	18.84
<i>Serinus serinus</i>	11.27	1.05	9.12	13.27
<i>Sitta europaea</i>	75.89	2.04	71.74	79.67
<i>Streptopelia decaocto</i>	4.79	0.88	2.82	6.34
<i>Sturnus vulgaris</i>	3.19	1.02	1.12	5.11
<i>Sylvia atricapilla</i>	42.76	0.26	42.23	43.26

Continued on next page

Species	Optimum PTC	SD	2.5% CI	97.5% CI
<i>Sylvia borin</i>	47.07	3.56	42.25	56.02
<i>Sylvia cantillans</i>	40.15	1.01	38.29	42.22
<i>Sylvia melanocephala</i>	29.72	0.85	28.12	31.43
<i>Troglodytes troglodytes</i>	60.18	0.96	58.55	62.27
<i>Turdus merula</i>	38.19	0.56	37.13	39.31
<i>Turdus philomelos</i>	96.96	5.83	88.24	110.56
<i>Turdus viscivorus</i>	53.95	1.57	51.19	57.43
<i>Upupa epops</i>	20.65	1.00	18.50	22.45

End of Table 4.3

References :

Plassmann, F.; Khanna, N. (2007). Assessing the Precision of Turning Point Estimates in Polynomial Regression Functions. *Econometric Reviews*, 26, 503–528.

Chapitre 5

Évaluation d'une politique publique de conservation en lien avec l'habitat : l'exemple de la Directive Habitats européenne

5.1 Article : Mismatch between habitat science and habitat directive – lessons from the French (counter)example

POLICY PERSPECTIVE

Mismatch between Habitat Science and Habitat Directive: Lessons from the French (Counter) Example

Martin Jeanmougin¹, Camille Dehais², & Yves Meinard³

¹ Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO - UMR7204), Sorbonne Universités-MNHN-CNRS-UPMC, Muséum national d'Histoire naturelle, CP135, 43 rue Buffon, 75005, Paris, France

² GERECO, 30 avenue Leclerc, F-38217, Vienne, France

³ Université Paris-Dauphine, PSL Research University, CNRS, UMR [7243], LAMSADE, 75016, FRANCE

Keywords

Conservation policies; decision analysis; habitats conservation; knowledge gaps; legitimacy; phytosociology; policy evaluation.

Correspondence

Yves Meinard, Université Paris-Dauphine, PSL Research University, CNRS, UMR [7243], LAMSADE, Place Lattre de Tassigny, F-75775 Paris Cedex 16, France.
Tel: +33-1-44-05-45-70;
fax: +33-1-44-05-48-74.
E-mail: yves.meinard@lamsade.dauphine.fr

Received

10 May 2016

Accepted

24 October 2016

Editor

Douglas MacMillan

doi: 10.1111/conl.12330

Abstract

The European Habitat Directive encompasses a conservation policy devoted to conserve habitats rather than single species. This ambition has strong ecological justifications, and inspires other initiatives such as the IUCN red list of ecosystems. Evaluating this policy is therefore pivotal to identify and reproduce best practices. However, the habitat aspect of this policy has so far not been systematically assessed. To make up for this lacuna, we take advantage of decision-aiding methodologies to introduce a new normative framework. According to this framework, a conservation policy is positively evaluated if it contributes to conservation, is science-based, operational, and legitimate. Based on an exploration of the published literature and unpublished reports and databases, we identify knowledge gaps plaguing the European habitat conservation policy. We argue that, due to these knowledge gaps, the contribution of this policy to the conservation of habitats is unproven, it is not science-based, not operational and not legitimate. Our study draws heavily on the French implementation. Analyzing this example, we highlight knowledge gaps that carry lessons for European conservation policies as a whole, but also for conservation initiatives focused on habitats in a broader geographical and political context. We then identify concrete means to strengthen habitats conservation policies.

Introduction

Natura 2000 (N2000) is the world's largest network of conservation sites (Evans 2012), covering more than 18% of the European Union (EU) land's area. The Birds and Habitat Directives (BD and HD; Supporting Information [SI], SI-Table 1-B1-B2) require that Member States codify European protections in National laws and actively implement them within this network. The corresponding conservation actions focus on "Species of Community Interest" (SCI) and "Habitats of Community Interest" (HCI) listed in annexes of the Directives (HCI are presented in "EUR28": SI-Table 1-A1; SI-Table 4).

The habitat aspect of this policy embodies the largely justified ambition to overcome species-focused approaches by targeting ecosystems (Keith *et al.* 2013). Be-

yond the acknowledged importance of assessing public policies (Ferraro & Pattanayak 2006, SI-Table 1-D1), its evaluation therefore has a particular significance for conservation. However, although several studies address the impact of N2000 on various taxa (birds: Pellissier *et al.* 2013; Sanderson *et al.* 2015; terrestrial vertebrates: Maiorano *et al.* 2015; bats: Lisón *et al.* 2013), its habitat aspect has not been systematically assessed (SI-Table 1-A2).

We address this lacuna through an analysis mostly focused on France, used as an example to draw lessons for Europe as a whole. Indeed, according to the subsidiarity principle (SI-Table 1-B3), N2000 is orchestrated at EU-scale, but Member States implement it as they see fit. This diversity of implementations provides opportunities to learn from local experiences, which is our approach here.

Table 1 Indeterminacy of translation between the functional ecology literature and HCI practice

The ontology of functional ecology		The ontology of HCI practitioners
Reference	Categories used to describe habitats	Nonexhaustive list of HCI and non-HCI categories (including syntaxons) to which the habitat could belong
Andueza et al. 2010	Grassland rich in grasses, Grassland rich in Forbs	6430 Hydrophilous tall herb fringe communities of plains and of the montane to alpine levels
Ansquer et al. 2009	Grazed grasslands	6510 Lowland hay meadows (<i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i>) <i>Agrostietea stoloniferae</i> Th. Müll. & Görs 1969 <i>Plantaginetalia majoris</i> Tüxen ex von Rochow 1951
de Vries et al. 2012	Unimproved grassland, semi-improved and improved grasslands	
Gardarin et al. 2014	Grazed and mown permanent grasslands	
Garnier et al. 2004; Cortez et al. 2007	A successional sere following vineyard abandonment in the Mediterranean region of France	<i>Agropyretalia intermedii-repentis</i> Oberd., Th.Müll. & Görs in Th. Müll. & Görs 1969 <i>Artemisietea vulgaris</i> Lohmeyer, Preising & Tüxen ex von Rochow 1951 <i>Crataego monogynae-Prunetea spinosae</i> Tüxen 1962 6220 * Pseudo-steppe with grasses and annuals of the <i>Thero-Brachypodietea</i>
Vile et al. 2006 ; Garnier et al. 2007 ; Fortunel et al. 2009	Agroecosystems	6430 Hydrophilous tall herb fringe communities of plains and of the montane to alpine levels 6510 Lowland hay meadows (<i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i>) <i>Agrostietea stoloniferae</i> Th. Müll. & Görs 1969 <i>Plantaginetalia majoris</i> Tüxen ex von Rochow 1951 <i>Agropyretalia intermedii-repentis</i> Oberd., Th.Müll. & Görs in Th. Müll. & Görs 1969 <i>Artemisietea vulgaris</i> Lohmeyer, Preising & Tüxen ex von Rochow 1951 <i>Crataego monogynae-Prunetea spinosae</i> Tüxen 1962 <i>Polygono arenastri-Poetea annuae</i> Rivas Mart. 1975 corr. Rivas Mart., Báscones, T.E.Diáz, Fern.Gonz. & Loidi 1991 <i>Sisymbrietea officinalis</i> Gutte & Hilbig 1975 <i>Stellarietea mediae</i> Tüxen, Lohmeyer & Preising ex von Rochow 1951 CORINE Biotopes 81 <i>Agrostietea stoloniferae</i> Th. Müll. & Görs 1969 6430 Hydrophilous tall herb fringe communities of plains and of the montane to alpine levels 6170 Alpine and subalpine calcareous grasslands <i>Festucetum paniculatae austro-occidentale centuretosum</i> Lacoste 1970 6170 Alpine and subalpine calcareous grasslands <i>Festucetum paniculatae austro-occidentale centuretosum</i> Lacoste 1970 6170 Alpine and subalpine calcareous grasslands <i>Plantaginetalia majoris</i> Tüxen ex von Rochow 1951 6170 Alpine and subalpine calcareous grasslands <i>Plantaginetalia majoris</i> Tüxen ex von Rochow 1951 <i>Festucetum paniculatae austro-occidentale centuretosum</i> Lacoste 1970 6170 Alpine and subalpine calcareous grasslands 6110 * Rupicolous calcareous or basophilic grasslands of the <i>Alyso-Sedion albi</i> 6170 Alpine and subalpine calcareous grasslands <i>Festucetum paniculatae austro-occidentale centuretosum</i> Lacoste 1970 <i>Plantaginetalia majoris</i> Tüxen ex von Rochow 1951
Quétier et al. 2007, Lavorel & Gargulis 2012, Lavorel et al. 2010	Arable rotation Fertilized hay meadow Unfertilized hay meadow without <i>Festuca paniculata</i> Unfertilized hay meadow with <i>Festuca paniculata</i> Grazed pasture without <i>Festuca paniculata</i> Grazed pasture with <i>Festuca paniculata</i> Never mown >2000m grasslands Steep grazed slopes	

Continued

Table 1 Continued

	The ontology of functional ecology	The ontology of HCI practitioners
Reference	Categories used to describe habitats	Nonexhaustive list of HCI and non-HCI categories (including syntaxons) to which the habitat could belong
Storkey <i>et al.</i> 2013	Cereals and <i>Brassica</i> cultivated plots, Annually established seed mix Floristically enhanced grass Natural regeneration of the naturally occurring arable flora	<i>Stellarietea mediae</i> Tüxen, Lohmeyer & Preising ex von Rochow 1951 <i>Agrostietea stoloniferae</i> Th. Müll. & Görs 1969 CORINE Biotopes 81 <i>Stellarietea mediae</i> Tüxen, Lohmeyer & Preising ex von Rochow 1951 <i>Sisymbrietea officinalis</i> Gutte & Hilbig 1975 <i>Artemisietea vulgaris</i> Lohmeyer, Preising, & Tüxen ex von Rochow 1951

We used the references enlisted by Garnier *et al.* (2015; see Table 6.1) to identify a representative list of publications in functional ecology dealing with the influence of plant traits on ecosystem processes (column 1). We reported the categories used in these articles to describe habitats (column 2) and identified in each case a series of HCI and non-HCI categories (including syntaxons) to which each category could correspond (column 3). This table illustrates that, on the basis of the information given in published articles, it is impossible to translate unequivocally the language used by functional ecologists to describe habitats into the one used by HCI practitioners.

To develop our evaluation, we first introduce a new normative framework inspired by recent advances in decision-aiding methodologies. Although the above-mentioned assessments exclusively focus on the impact of N2000 on conservation targets, this framework encompasses several dimensions of evaluation. Then, exploring the literature and unpublished reports and databases, we identify knowledge gaps (KG) plaguing HD's habitat policy. Gaps between research and practice have been studied on numerous conservation-related topics (Knight *et al.* 2008; Matzek *et al.* 2014), but the habitat case is poorly documented. We unveil important problems in this area, pertaining not only to how ecological advances can translate into practice, but also to capacity building and institutional design. We then use our framework to investigate the implications of these KG for the policy. Finally, we articulate concrete recommendations, and highlight the global significance of our study.

Policy analytics as evaluation framework

Numerous normative frameworks have been developed to rationalize evaluations and associated decision-aiding (De Marchi *et al.* 2016). Among them, "policy analytics" states that decision-aiding should be "value-adding" (i.e. help policies reaching their objectives), science-based, operational, and legitimating (Tsoukias *et al.* 2013). We propose to use and adapt this framework because these criteria are of particular relevance to the evaluation of HD's habitat policy, for the following reasons:

- HD aims to "maintain or restore natural habitats" (SI-Table 1-B1). Assessing its contribution to habitat

conservation is therefore crucial to evaluate it (criterion C1).

- It is largely admitted that scientific evidence and knowledge should contribute to assess and, in turn, to improve the effectiveness of conservation actions (Knight *et al.* 2008; Dicks *et al.* 2014; Senior *et al.* 2015). The evaluation should therefore investigate whether the policy is science-based (C2).
- Because impractical policies are pointless, the evaluation should assess whether the policy is operational (C3).
- Because N2000 sites witness highly diverse human activities (Tsiafouli *et al.* 2013), it is pivotal that N2000 initiatives be considered legitimate by local stakeholders and the general public (C4).

These criteria should not be seen as absolute requirements, because optimizing one criterion can have detrimental consequences on others. For example, a policy exceedingly reliant on cutting-edge science could become nonoperational because too demanding in technology and highly specific skills. Similarly, in some situations, non-scientific knowledge can contribute more efficiently than science to conservation (Mazzocchi 2006).

We accordingly only assume that, for each criterion C1-4, all other things held equal, the better the criterion is satisfied, the more positively the policy should be evaluated (Figure 1a). We now highlight knowledge gaps relating to HD's habitat policy, and investigate their consequences for C1-4.

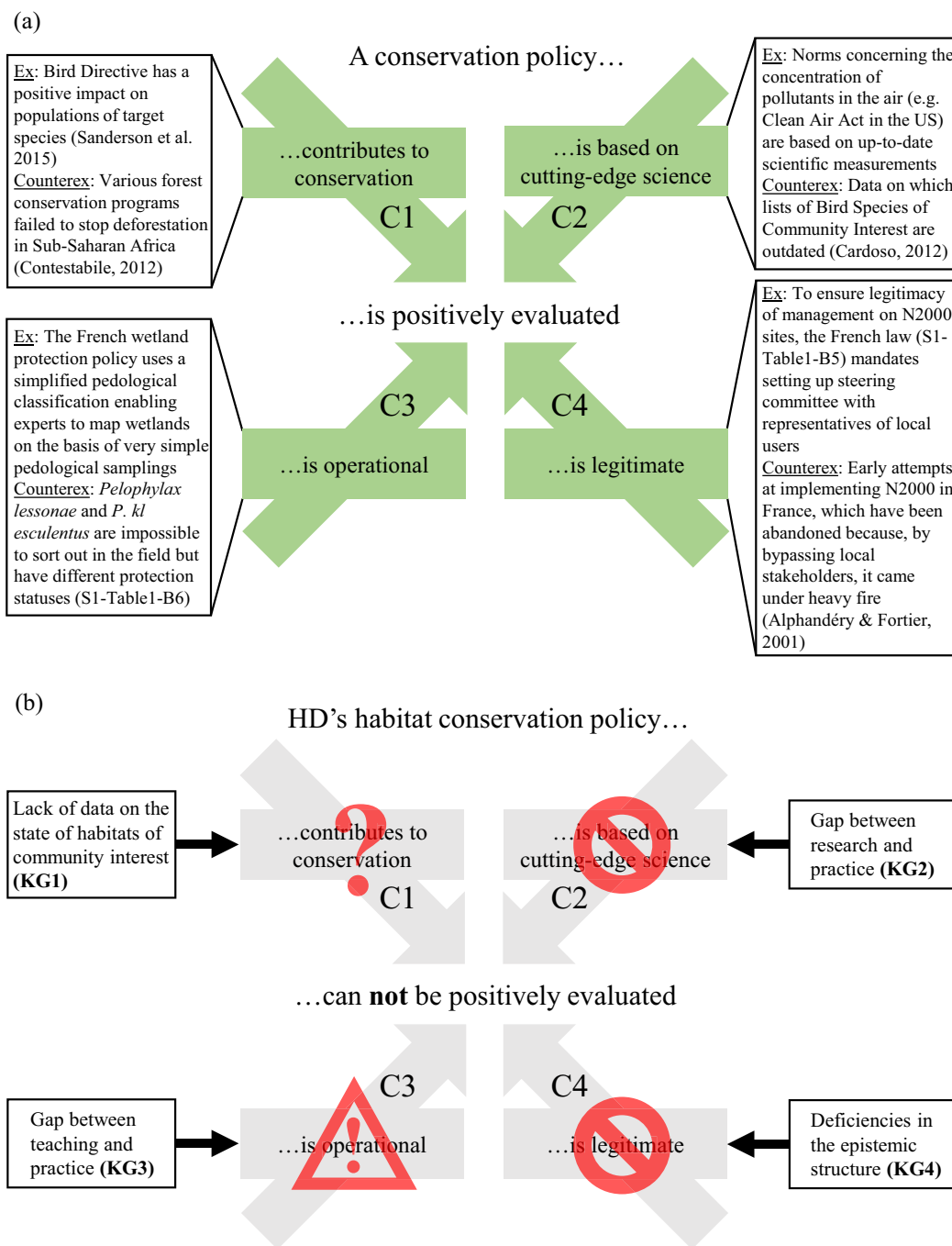


Figure 1 (a) Our evaluation framework, based on “policy analytics,” explained and exemplified. C1-4 stand for the four criteria of evaluation of the policy under scrutiny. The four criteria should be understood as “all other things held equal” conditions: for any of these criteria, all other things held equal, the better the criterion is satisfied, the more positively the policy is evaluated. Notice that, in a general setting, maximizing the satisfaction of one criterion can impair the satisfaction of one or several of the others. Elaborating whether and how the various criteria can be aggregated in such cases falls beyond the scope of the present article. (b) Our framework applied to habitat conservation policy as part of the Habitat Directive. KG1-4 stand for the four knowledge gaps (see section Knowledge gaps). Because of KG1, C1 is indeterminate. Because of KG2, C2 is unsatisfied. Both notions apply to EU as a whole. Because of KG3, C3 is unsatisfied in France, where phytosociology is marginal in biology curricula. The French example should set off alarm bells for EU as a whole. KG4 testifies for a fragility of the European system as a whole, implying that C4 is not satisfied. Based on C1-4, one cannot positively evaluate HD’s habitat conservation policy.

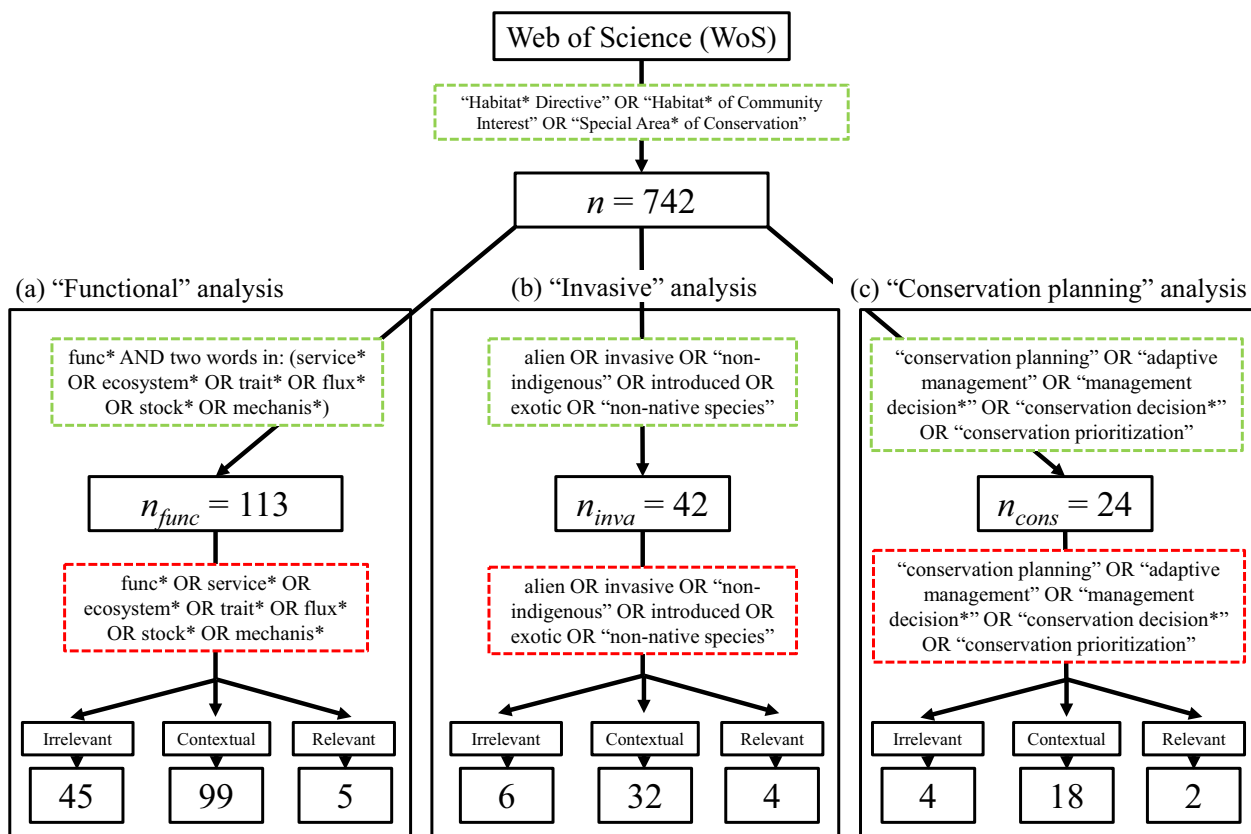


Figure 2 Flow chart explaining the bibliographical analyses performed on Web of Science Core Collection (Thomson Reuters, NY) and their results. Dashed boxes represent search on bibliographical corpus. Green dashed boxes mean that search is done on title, abstract and keywords of each publication. Red dashed boxes mean that search is done on entire text. We first identified a corpus of articles (n) dealing with habitats conservation in the N2000 sense, by selecting all the articles containing occurrences of "Habitat(s) Directive" or "Habitat(s) of Community Interest" or "Special Area(s) of conservation" in their abstracts, titles or keywords in the Web of Science Core Collection (timespan: 1970–2016; extensive list of articles can be found in SI-Table 5). On this first corpus, we then performed three parallel analyses to detect the available scientific knowledge on HCI pertaining to three prominent branches of ecology and conservation: functional ecology (a), invasive ecology (b), and conservation planning (c). The first step of each of the three analyses selects a branch-specific corpus by selecting articles containing occurrences of keywords of the corresponding branch in their title, abstract or keywords (corpora n_{func} , n_{inva} , n_{cons} , respectively). In a second step, we detect occurrences of keywords of the concerned discipline in the whole text of each article in corpora n_{func} , n_{inva} , n_{cons} . In a third step, we categorize these occurrences. Occurrences of branch-specific keywords are termed "irrelevant" when the detected words are actually homonyms of the searched words, used in another sense (e.g. searching for occurrences of "function" to detect occurrences of keywords of functional ecology, we select an article where the term "function" is used to refer to a mathematical function). Occurrences of branch-specific keywords are termed "contextual" when they are used to contextualize the study (e.g. in the introduction or the conclusion of the article) or when they appear in articles that do not mention any HCI in their main text. Occurrences are termed "relevant" when they appear in the formulation of scientific results dealing with both HCI and notions pertaining to the concerned branch. The sum of irrelevant, contextual and relevant occurrences can be greater than the size of the corresponding corpus because some words can appear multiple times in the same publication.

Notice that, in analysis (a), among the n_{func} articles, none is published in what we considered to be influential journals specialized in functional ecology (*Ecosystems*, *Functional Ecology*, *Biogeochemistry*), influential journals in ecology with sections devoted to functional ecology (*New Phytologist*, *Ecology*, *Journal of Ecology*, *Oikos*, *Oekologia*, *Ecology Letters*, *Global Change Biology*, *Basic and Applied Ecology*) or important review journals (*Trends in Ecology and Evolution*, *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, *Biological Reviews*). As addendum to analysis (b), all invasive species names from DAISIE, TAXREF v9 and EPPO Lists of Invasive Alien Plants (see SI-Table 3) were also searched in the general corpus ($n = 742$) on title, abstract and keywords. Linnaean binomial Latin names were used for each species because complete names (with authors and date) are not always given in articles. All synonyms were also checked using the French Taxonomic Reference Source TAXREFv9 (SI-Table 1-C5). This supplementary analysis does not reveal any other relevant articles than those previously detected by the principal analysis with n_{inva} .

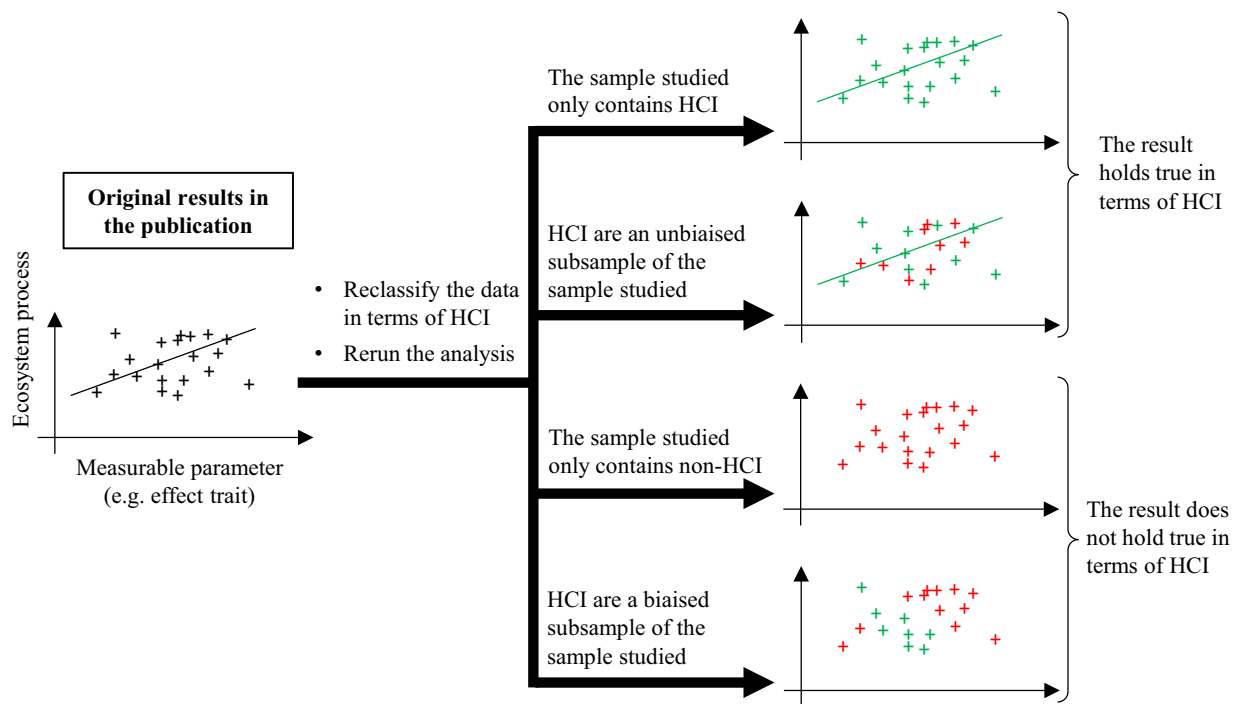


Figure 3 Schematic explanation of the analyses needed to translate typical results published in scientific journals into results usable in the field by N2000 practitioners, using results in functional ecology as a focal example. The left panel schematizes the results of a fictive scientific article, demonstrating a linear relation between a given ecosystem parameter and a given ecosystem process, for a series of habitats represented by black crosses and described in the original article using one or several of the categories exemplified in Table 1, column 2. Green and red crosses in the right panel respectively represent habitats that would be categorized as HCI and non-HCI using HD practitioners' categories, as exemplified in Table 1, column 3.

Evaluating HD's habitat policy

Knowledge gaps

Lack of data on HCI conservation status (KG1)

HD requires that Member States periodically perform conservation status assessments of HCI along three ecological parameters: range, coverage, and structure and function (article 17 evaluation: A17E). In each country, each HCI is evaluated in each biogeographical region (SI-Table 1-D2) where it occurs. The latest A17E (SI-Table 1-A3) spans over 2007–2012.

The methods and results of A17E are gathered by the European Topic Center on Biological Diversity (ETC-BD: SI-Table 1-D3) in a European-wide database (SI-Table 1-C1). France produced an additional, more detailed, database (SI-Table 1-C2). According to these databases, in France, evaluations based on a “complete survey or a statistically robust estimate” (in the official terminology: SI-Table 1-A4) are marginal (6.3%). 52.5% of evaluations are admitted to be based on data that are “partial” and 38% are “based on expert opinion.” The lack of data is especially patent for structure and function: 85% of

evaluations are expert opinions (SI-Table 1-C2). This can be compared with evaluations of population size and population trends of Bird SCI in France in the BD reporting (SI-Table 1-C3), among which 44% are complete surveys and 7% are expert opinions. At European level, complete or statistically robust surveys are more important but in minority (16.6%), experts opinion are less dominating but still important (22.7%), and significantly more so (χ^2 -test: $P < 0.001$) for structure and function (43.4%).

For each biogeographical zone/country/HCI combination, A17E provides an aggregate conservation status for all sites inside and outside N2000. A handful of countries (France, UK, Belgium, Germany, and Austria: SI-Table 1-A4) also produce evaluations at site level. However, these initiatives lack coordination (Maciejewski *et al.* 2016). The site-level French database (SI-Table 1-C4) contains information encoded in categories different from the ones used in A17E, with admitted ambiguities of translations between the two (SI-Table 1-A5). Besides, standardized evaluation methods are available only for a minority of HCI (in France: 52 HCI out of 132).

To sum-up, the data on the conservation status of HCI are of two sorts, too heterogeneous to be aggregated:

- A17E, which lumps together all sites at biogeographic/country level and is weakly based on complete or statistically robust estimates.
- Evaluations at site level, which are scarce and non-standardized.

Gap between research and practice (KG2)

Following the CORINE (SI-Table 1-A6) and Palearctic habitat classifications (Devilliers & Devilliers-Terschuren 1993), the denomination and descriptions of HCI (detailed in regional manuals such as the French “Habitat Books”: SI-Table 1-A7) are largely based on phytosociological categories (“syntaxons”; Evans 2010).

To establish whether conservation actions based on HCI or phytosociological categories can take advantage of ecological advances, we explored the peer-reviewed literature in three disciplines that we take, for complementary reasons, to be the ones that should be the most useful for HD practitioners:

- (a) *Functional ecology* because European texts emphasize the importance of preserving ecological functioning, and the A17E structure and function evaluation patently lacks data (3.1.1). We identified 113 articles in the literature about ecological functioning on N2000 habitats (Figure 2a). However, key terms of functional ecology are used there mainly to describe the context; only five articles refer both to HCI and functional ecology in their results. This illustrates that functional ecology and N2000 do not have a shared ontology: functional ecologists do not use HCI categories to elaborate and design their projects and never articulate results in this language. To be able to use these results, practitioners would have to reanalyze raw data to reclassify them in HCI terms, and redo analyses to see whether published results persist when translated (Figure 3).
- (b) *Invasive ecology* because other European policies target invasive species (Beninde *et al.* 2015) and A17E takes them as an important threat to habitats (SI-Table 1-A4). Definitions of habitats in practitioner’s manuals (SI-Table 1-A7) are however based on lists of “index species” often including invasive species. Depending on the invasive database used, 8–28% of the HCI present in France have, among their “index species,” at least one species considered invasive in France (SI-Table 3). Robust knowledge on the impact of invasive species on HCI is therefore greatly needed, especially for HCI with index invasive species. However, to date, only four articles display results on the impact of invasive species on HCI (Figure 2b).

- (c) *Conservation planning* because Popescu *et al.* (2014) identified it as the dominant discipline in the N2000 literature. We identified only 24 articles pertaining to this discipline on habitats (suggesting that the literature identified by Popescu *et al.* (2014) mainly dealt with the species aspects of N2000), and only two referred both to HCI and conservation planning in their results (Figure 2c).

The three corpuses, therefore, illustrate the same problem: despite their potential usefulness for HD practitioners, published results are not usable because they are not expressed in the categories that practitioners use, and translating them would be a scientific task on its own. As a consequence, it is not surprising that, among the 3117 evaluations performed as part of A17E, only 312 (10%) refer to articles published in journals listed in the *Journal of Citation Reports* (SI-Table 2).

Gap between teaching and practice (KG3)

Associated with the fact that academics rarely use phytosociological categories, phytosociology tends to disappear from ecology curricula. In France, all biology universities have marginalized phytosociology teaching (Bouzillé 2007); only four 1-week-long continuing formations are dispensed in phytosociology per year (SI-Table 1-D4). Phytosociology teaching remains more developed for example in Italy, Spain, or Eastern countries (e.g. SI-Table 1-D5). But the durability of this situation is uncertain if phytosociological categories vanish from the scientific literature.

Deficiencies in the structure of the epistemic community (KG4)

One of the strengths of N2000 is that numerous international experts were involved in its construction through seminars and experts groups (Evans 2012; Popescu *et al.* 2014). However, the French A17E database reveals problems in the structure of these panels. Although A17E involved more than 800 contributors, writing was largely confined to expertise institutions (81%), whereas research and teaching institutions played a marginal role (<5%). Among the 319 evaluations by expert institutions, all but one were performed by “Conservatoires Botaniques,” institutions representing botanists and phytosociologists. The relevance of these actors for A17E is indisputable but others, including researchers and managers, also have insights to contribute, and the panel is biased against them (Figure 4). Social and economic scientists or experts could also contribute by improving the identification of threats impacting habitats and policies contradicting N2000 actions. Going beyond

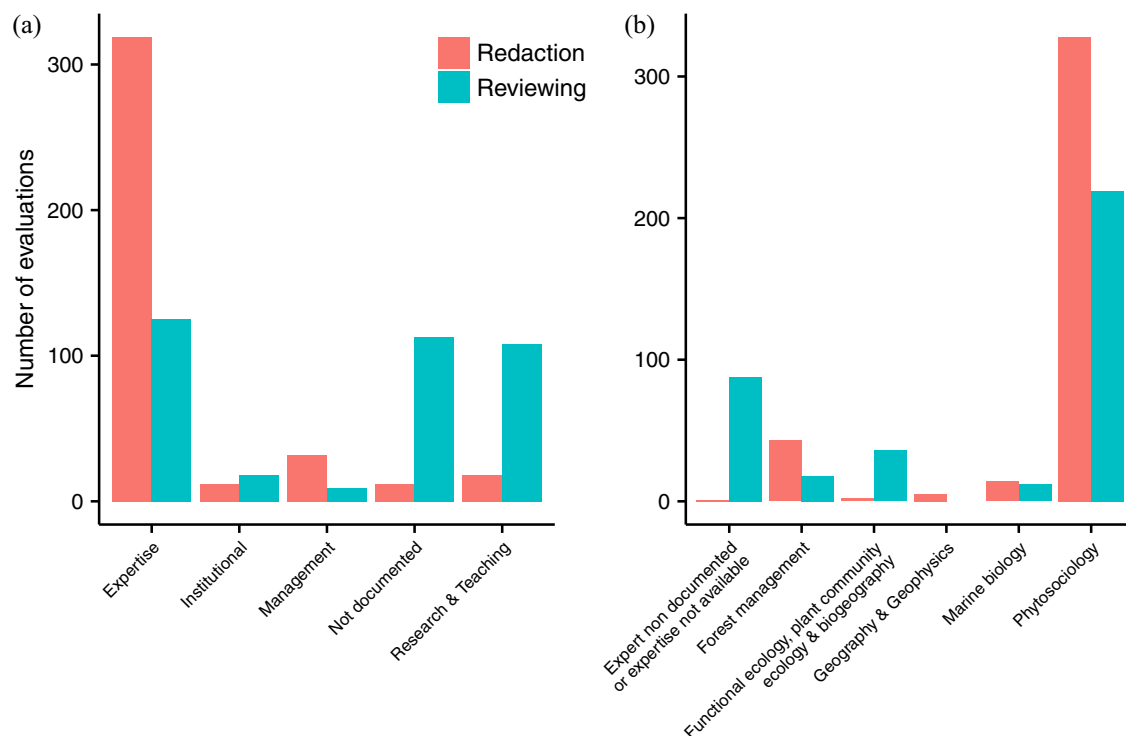


Figure 4 Institutional and disciplinary balance in the composition of the panel involved in the latest A17E in France. These information are from the French A17E database (SI-Table 1-C2). The database provides names and institutional affiliations for most of the experts involved in the evaluation. Part (a) of the graph reproduces the data from this database. To construct part (b), we used the disciplinary affiliation presented by the various experts on the websites of their institutions. “Conservatoires Botaniques” are the only exception, because most of the experts from these institutions do not have a personal page presenting them in the website of the “Conservatoire Botaniques” to which they belong. Since “Conservatoires Botaniques” are institutions devoted to botany and phytosociology, we classified experts from Conservatoires Botaniques in the disciplinary category “phytosociology.”

European guidelines, the French database, therefore, unveils problematic biases invisible at European level.

Moreover, as far as reports indicate (SI-Table 1-A8), it has not been verified that the various A17E evaluators agreed in their understanding of “conservation status”. The European guidelines (SI-Table 1-A4) do not require any such verification. Similarly, the construction of site scale methods (SI-Table 1-A9-A19) admits that “conservation status” is unproblematic for the panel of experts involved. Recent discussions (Epstein *et al.* (2016) on species, Boitani *et al.* (2015) on ecosystems, Maciejewski *et al.* (2016) on habitats), however, prove that the notion of conservation status is still open to largely divergent interpretations—despite purported clarifications in an internal European note (SI-Table 1-A20).

How knowledge gaps undermine HD’s habitat policy (Figure 1)

Assessing HD’s contribution to habitats conservation requires sorting out its proper effect from confounding

factors such as historical trends or unrelated policies (Ferraro & Pattanayak 2006). This requires data on conservation status in sites inside and outside the network. But data on conservation status at site level are scarce and A17E lumps together statuses inside and outside the network (KG1). The contribution of N2000 to conserving habitats is therefore unproven due to a lack of data (C1 indeterminate).

KG2 shows that N2000 practice cannot take advantage of an important part of published scientific results. Although knowledge relevant to conservation is not confined to the academic world (Burgman *et al.* 2011), and A17E and HD practices are based on an extensive unpublished literature, they accordingly appear insulated from a large part of cutting-edge science (C2 unsatisfied).

In terms of operability (C3), countries like France are additionally plagued by a lack in capacity building in phytosociology (KG3), and one can consequently hardly expect to find enough phytosociological competences in the field to produce robust management practices. In countries where phytosociology teaching remains

important, the situation is less problematic, but due to the links between research and teaching, its durability is fragile.

KG also have implications for legitimacy (C4). Indeed, the procedural organization of collective scientific expertise, and in particular a balance between various knowledge-holders (in terms of institutions, discipline or background), is increasingly considered pivotal to achieve the pluralist knowledge liable to inform policies while bestowing legitimacy on them (Montana & Borie 2016). KG4 is therefore detrimental to the legitimacy of HD.

To sum up, C1 is indeterminate (due to KG1) and C2 unsatisfied (due to KG2) for Europe as a whole. Concerning C3, due to KG3 in France it is unsatisfied, and in countries where phytosociology is more developed the situation remains problematic. Concerning C4, KG4 testifies for a fragility of the European system as a whole. Based on C1-4, one therefore cannot positively evaluate this policy.

Improving European habitat conservation policies

Updating scientific basis

To ensure that HD's habitat policy becomes more science-based, a two-steps European-wide initiative is needed:

- (1) First, the identifiability of HCI without referring to syntaxons should be assessed, and new characterizations clarified in up-to-date guidelines. The point is not to discard phytosociology, because valorizing phytosociological knowledge about species assemblages and repartition (Ewald 2003; Biondi 2011) is undoubtedly a cogent strategy for HD. A pervasive usage of phytosociological vocabulary, however, insulates HD from ecological advances. For some HCI, such as the easily identifiable "Dunes with *Hippophae rhamnoides*" (2160), a clarification of EUR28 will suffice. For others, deeper reshufflings are necessary. In France, an ongoing work coordinated by the "Muséum National d'Histoire Naturelle" considers that 92 HCI (out of 130 analyzed) need clarifications (V. Gaudillat, personal communication), because their definitions raise unsettled questions.
- (2) Second, uncertainties concerning the rarity status of HCI should be assessed. The outdatedness of the knowledge justifying lists of HCI is currently tackled in a piecemeal, informal way. For example, *Heleochoilon schoenoidis* communities in Corsica are part of HCI 3170*, but they are now known to be common, and are informally excluded in cartographies of HCI (SI-Table 1-A21). A systematic review

and resolution of similar problems are needed. The workload will vary from one country to another. In the UK, the national vegetation classification (SI-Table 1-A22) involved a country-wide sampling, providing reliable data on relative rarity. By contrast, in France, the vegetation prodrome (SI-Table 1-A23) does not display completeness assessments, and only 10% of the territory is covered by vegetation maps (SI-Table 1-A24), which makes current rarity assessments pointless. In the Mediterranean area, arguably the most biodiverse in France (Blondel 2010), there is no vegetation catalog available, and small-scale studies suggest that phytosociological knowledge is vastly lacunar. A complete bibliographical synthesis in the Préalpes d'Azur (SI-Table 1-A25) hence shows that, for 16 of the 24 HCI inventoried, no post-1980 source was available, for three, no sources at all and only one was concerned by a post-2000 source. Up-to-date phytosociological knowledge appears practically nonexistent in this region.

In this process, scientific journals will have a prominent responsibility. Publishing and valorizing catalogues of plant communities could help increase scientific quality control and ensure a wider diffusion. This would also incite researchers to develop collaborations with local knowledge-holders, which would strengthen the link between researchers and practitioners.

Ecology journals could also require that authors integrate in their manuscripts a discussion of the translatability of their results in terms of HCI. If this translation is possible, articulating it will be helpful for practitioners. If it is impossible, making it clear prevents misinterpretations.

Building capacity

Strengthening scientific bases is, however, only one aspect of the improvements needed. By adopting HD, Member States committed to equip themselves with the capacity to implement it. In France, reference institutions for habitats are "Conservatoires Botaniques." Their botanical competence is indisputable but they have neither the obligation nor the financial and human means to perform teaching (SI-Table 1-B4) and have more limited access to scientific bibliographical databases than research institutions. This condemns France to competence scarcity. To perform the two tasks above, the EU and Member States should learn from this counterexample. They should provide financial and organizational support to retrieve the competence to learn, critically assess and renew phytosociological knowledge.

Reforming A17E

Our analysis also highlights A17E reforms that should be moved to the top of the ETC-BD agenda:

- (1) The structuration of epistemic communities involved should be rationalized, e.g. through the work of a dedicated committee involving ecologists, social scientists, philosophers and practitioners;
- (2) Evaluations at site level should become mandatory, inside and outside the network;
- (3) Requirements should be specified in terms of quantitative data content and publication for sources used.

Our recommendations are all costly initiatives. But numerous N2000 funding instruments (SI-Table 1-A26) could contribute by integrating them in their guidelines. In particular, they represent opportunities for Life-Nature, the main EU conservation financial instrument, to fix its inability to address conservation priorities (Hermoso *et al.* 2016).

Conclusions

The weaknesses of HD's habitat policy that we highlight should not overshadow the undeniable strengths of N2000: its coherence with international environmental agreements (Beresford *et al.* 2016), its contribution to conserving species (Sanderson *et al.* 2015), or the breadth of the network. Our point is not to vilify the policy, but to identify how to improve it. In this respect, our analysis highlights knowledge gaps that have a more general bearing than N2000. In particular, problems encountered if categories used by practitioners and researchers differ carry lessons for conservation initiatives focused on habitats whatever their geographical and political context. The same goes for associated problems of capacity building and biased epistemic communities. Accordingly, our concrete recommendations can be transposed in other contexts, such as e.g. the emergent IUCN red list ecosystem initiative (SI-Table 1-A27).

Acknowledgments

We thank P. Castets, S. Coq, S. Gerber, R. Julliard, J.-J. Lazare, M. Lelièvre, M. Martin, G. Meunier, J. Rouchier, E. Porcher, A. Tsoukias, and anonymous reviewers.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article at the publisher's web site:

SI-Table 1. Unpublished sources cited in the article.

SI-Table 2. List of evaluations in A17E referring to peer-reviewed sources in scientific journals.

SI-Table 3. List of habitats of community interest present in France, for the identification of which the presence of alien invasive species plays a key role because they are considered "index species" in the Habitat Books (SI-Table 1-A7).

SI-Table 4. Complete list of HCI, with codes and official denomination; and list of the HCI present in France, in the different biogeographic region.

SI-Table 5. Extensive list of articles analyzed in Figure 2.

References

- Alphandéry, P. & Fortier, A. (2001). Can a territorial policy be based on science alone? The system for creating the Natura 2000 network in France. *Sociol. Ruralis*, **41**, 311-328.
- Beninde, J., Fischer, M.L., Hochkirch, A. & Zink, A. (2015). Ambitious advances of the European Union in the legislation of invasive alien species. *Conserv. Lett.*, **8**, 199-205.
- Beresford, A.E., Buchanan, G.M., Sanderson, F.J., Jefferson, R. & Donald, P.F. (2016). The contributions of the EU nature directives to the CBD and other multilateral environmental agreements. *Conserv. Lett.* doi:10.1111/conl.12259.
- Biondi, E. (2011). Phytosociology today: methodological and conceptual evolution. *Plant Biosyst. - Int. J. Deal. Asp. Plant Biol.*, **145**, 19-29.
- Blondel, J. (2010). *The Mediterranean region: biological diversity through time and space*. Oxford University Press, Oxford.
- Boitani, L., Mace, G.M. & Rondinini, C. (2015). Challenging the scientific foundations for an IUCN red list of ecosystems. *Conserv. Lett.*, **8**, 125-131.
- Bouzillé, J.-B. (2007). *Gestion des habitats naturels et biodiversité*. Lavoisier, Paris, France.
- Burgman, M., Carr, A., Godden, L., Gregory, R., McBride, M., Flander, L. & Maguire, L. (2011). Redefining expertise and improving ecological judgment. *Conserv. Lett.*, **4**, 81-87.
- Cardoso, P. (2012). Habitats directive species lists: urgent need of revision. *Insect Conserv. Divers.*, **5**, 169-174.
- Contestabile, M. (2012). Forest conservation: failed protection regimes. *Nat. Clim. Chang.*, **2**, 839-839.
- De Marchi, G., Lucertini, G. & Tsoukiàs, A. (2016). From evidence-based policy making to policy analytics. *Ann. Oper. Res.*, **236**, 15-38.
- Devilliers, P. & Devilliers-Terschuren, J. (1993). *A classification of palaeartic habitats*. Council of Europe, Strasbourg.
- Dicks, L.V., Hodge, I., Randall, N.P., *et al.* (2014). A Transparent process for "evidence-informed" policy making. *Conserv. Lett.*, **7**, 119-125.
- Epstein, Y., López-Bao, J.V. & Chapron, G. (2016). A Legal-ecological understanding of favorable conservation status for species in Europe. *Conserv. Lett.*, **9**, 81-88.

- Evans, D. (2010). Interpreting the habitats of Annex I: past, present and future. *Acta Bot. Gallica*, **157**, 677-686.
- Evans, D. (2012). Building the European Union's Natura 2000 network. *Nat. Conserv.*, **1**, 11-26.
- Ewald, J. (2003). A critique for phytosociology. *J. Veg. Sci.*, **14**, 291-296.
- Ferraro, P.J. & Pattanayak, S.K. (2006). Money for nothing? A call for empirical evaluation of biodiversity conservation investments. *PLoS Biol.*, **4**, e105.
- Hermoso, V., Clavero, M., Villero, D. & Brotons, L. (2016). EU's conservation efforts need more strategic investment to meet continental conservation needs. *Conserv. Lett.*
- Keith, D.A., Rodríguez, J.P., Rodríguez-Clark, K.M., *et al.* (2013). Scientific foundations for an IUCN red list of ecosystems. *PLoS ONE*, **8**, e62111.
- Knight, A.T., Cowling, R.M., Rouget, M., Balmford, A., Lombard, A.T. & Campbell, B.M. (2008). Knowing but not doing: selecting priority conservation areas and the research—implementation gap. *Conserv. Biol.*, **22**, 610-617.
- Lisón, F., Palazón, J.A. & Calvo, J.F. (2013). Effectiveness of the Natura 2000 Network for the conservation of cave-dwelling bats in a Mediterranean region: cave-dwelling bats and the Natura 2000 Network. *Anim. Conserv.*, **16**, 528-537.
- Maciejewski, L., Lepareur, F., Viry, D., Bensettiti, F., Puissauve, R. & Touroult, J. (2016). État de conservation des habitats: propositions de définitions et de concepts pour l'évaluation à l'échelle d'un site Natura 2000. *Rev. D'Ecologie Terre Vie*, **71**, 3-20.
- Maiorano, L., Amori, G., Montemaggiore, A., *et al.* (2015). On how much biodiversity is covered in Europe by national protected areas and by the Natura 2000 network: insights from terrestrial vertebrates: Biodiversity Conservation in Europe. *Conserv. Biol.*, **29**, 986-995.
- Matzek, V., Covino, J., Funk, J.L. & Saunders, M. (2014). Closing the Knowing-Doing gap in invasive plant management: accessibility and interdisciplinarity of scientific research. *Conserv. Lett.*, **7**, 208-215.
- Mazzocchi, F. (2006). Western science and traditional knowledge: despite their variations, different forms of knowledge can learn from each other. *EMBO Rep.*, **7**, 463-466.
- Montana, J. & Borie, M. (2016). IPBES and biodiversity expertise: regional, gender, and disciplinary balance in the composition of the interim and 2015 multidisciplinary expert panel: IPBES and biodiversity expertise. *Conserv. Lett.*, **9**, 138-142.
- Pellissier, V., Touroult, J., Julliard, R., Sibley, J.P. & Jiguet, F. (2013). Assessing the Natura 2000 network with a common breeding birds survey. *Anim. Conserv.*, **16**, 566-574.
- Popescu, V.D., Rozyłowicz, L., Niculae, I.M., Cucu, A.L. & Hartel, T. (2014). Species, habitats, society: an evaluation of research supporting EU's Natura 2000 Network. *PLoS ONE*, **9**, e113648.
- Sanderson, F.J., Pople, R.G., Ieronymidou, C., *et al.* (2015). Assessing the performance of EU nature legislation in protecting target bird species in an era of climate change: impacts of EU nature legislation. *Conserv. Lett.*, **9**, 172-180.
- Senior, M.J.M., Brown, E., Villalpando, P. & Hill, J.K. (2015). Increasing the scientific evidence base in the "high conservation value" (HCV) approach for biodiversity conservation in managed tropical landscapes. *Conserv. Lett.*, **8**, 361-367.
- Tsiafouli, M.A., Apostolopoulou, E., Mazaris, A.D., Kallimanis, A.S., Drakou, E.G. & Pantis, J.D. (2013). Human activities in Natura 2000 sites: a highly diversified conservation network. *Environ. Manage.*, **51**, 1025-1033.
- Tsoukias, A., Montibeller, G., Lucertini, G. & Belton, V. (2013). Policy analytics: an agenda for research and practice. *EURO J. Decis. Process.*, **1**, 115-134.

Supporting information (SI)

The following listed Supporting Information (SI) mentioned in the main text are not presented in this manuscript, as they are oversized. However, an URL for downloading these SI is provided :

- SI-Table 2 (source or direct downloading url)

List of evaluations in A17E referring to peer-reviewed sources in scientific journals. This list is an excerpt from the European A17E database (SI-Table 1-C1). In the original ETC-BD A17E database, peer-reviewed sources from scientific journals are not distinguished, and are rather lumped together with grey literature, websites, references to personal communication and the like. To detect these references, we used the list of journals in the categories “BIODIVERSITY CONSERVATION”, “BIOLOGY”, “ECOLOGY”, “ENGINEERING C. ENVIRONMENTAL”, “ENTOMOLOGY”, “ENVIRONMENTAL SCIENCES”, “ENVIRONMENTAL STUDIES”, “GEOCHEMISTRY & GEOPHYSICS”, “GEOGRAPHY”, “GEOGRAPHY C. PHYSICAL”, “GEOLOGY”, “GEOSCIENCES C. MULTIDISCIPLINARY”, “PLANT SCIENCES”, “REMOTE SENSING”, “ZOOLOGY” in the Journal of Citations Reports. We then searched in the European A17E database (SI-Table 1-C1) the occurrences of the names and abbreviated names of all these journals and extracted references on this basis. References are reproduced in the table in the format in which they appear in the original database, except for minor homogenization allowing to detect duplications. This analysis shows that, among the 3117 evaluations at the country/HCI/biogeographic zone level, 312 (10%) refer to sources published in one of the selected journals. Moreover, references to these published sources are highly redundant, since they concern only 203 articles. Among these articles, those published in 2006 or earlier are of limited significance for the evaluation of the conservation status of habitats in the 2007–2012 period. Among the 203 articles, 109 were published in 2007 or after. They concern 200 evaluations (6.4%).

- SI-Table 4 (source or direct downloading url)

Complete list of HCI, with codes and official denomination ; and list of the HCI present in France, in the different biogeographic region.

- SI-Table 5 (source or direct downloading url)

Extensive list of articles analysed in Figure 2 ($n = 742$)

Supporting information 1 (SI-Table 1)

Unpublished sources cited in the article.

Code	A. Unpublished reports
A1	Interpretation manual of European Union habitats. EUR 28. European Commission. 2013. ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/docs/Int_Manual_EU28.pdf (accessed : 2 avril 2016)
A2	Rouveyrol P., 2016 - Evaluer l'efficacité de la mise en oeuvre des directives Nature en France : synthèse bibliographique et perspectives de travail - MNHN-SPN. 52 p.
A3	The State of Nature in the European Union. European Union. 2015. ec.europa.eu/environment/nature/pdf/state_of_nature_en.pdf (accessed : 2 avril 2016)
A4	Assessment and reporting under Article 17 of the habitats Directive - Explanatory note and guidelines for the period 2007-2012. Final Draft. CTE/BD. Evans, D., Arvela. M. 2011. circabc.europa.eu/sd/d/2c12cea2-f827-4bdb-bb56-3731c9fd8b40/Art17%20-%20Guidelines-final.pdf (accessed : 2 avril 2016)
A5	Guide méthodologique d'élaboration des Documents d'objectifs Natura 2000. Atelier Technique des Espaces Naturels. Montpellier. Souheil, H., Germain, L., Boivin, D., Douillet, R. et al. 2011. ct82.espaces-naturels.fr/sites/default/files/documents/ct82/ct_82_gm_docob_2011.pdf (accessed : 2 avril 2016)
A6	CORINE biotopes manual. Habitats of the European Community. Data specifications - Part 2. EUR 12587/3 EN. European Commission, Luxembourg. Devilliers P., Devilliers-Terschuren, J., Ledant, J.P. et al. 1991.
A7	Cahiers d'habitats Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire (7 volumes). La Documentation française, Paris. Bensettiti, F. (ed.) (2001-2005). inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/natura2000/cahiers-habitats (accessed 2 : avril 2016)
A8	Evaluation de l'état de conservation des habitats et des espèces d'intérêt communautaire - Guide méthodologique - DHFF article 17, 2007-2012. Version 1 - Février 2012. Rapport SPN 2012-27, Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle, Paris. Bensettiti, F., Puissauve, R., Lepareur, F., Touroult, J., Maciejewski. L. 2012. inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/natura2000/evaluation (accessed : 2 avril 2016)
A9	État de conservation des habitats humides et aquatiques d'intérêt communautaire. Méthode d'évaluation à l'échelle du site Natura 2000. Guide d'application. Version 1. Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle, Paris. Viry, D. 2013. inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/natura2000/evaluation (accessed : 2 avril 2016)
A10	État de conservation de l'habitat 1150 « Lagunes côtières » : Méthode d'évaluation à l'échelle du site Natura 2000 - Guide d'application Version 1. Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle, Paris. Lepareur, F., Bertrand, S., Papuga, G., Richeux, M. 2013. inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/natura2000/evaluation (accessed : 2 avril 2016)
A11	État de conservation des habitats agropastoraux d'intérêt communautaire, Méthode d'évaluation à l'échelle du site. Guide d'application. Version 3. Avril 2015. Rapport SPN 2015 - 43, Service du patrimoine naturel, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Maciejewski, L., Seytre, L., Van Es, J., Dupont, P. 2015. inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/natura2000/evaluation (accessed : 2 avril 2016)

Continued on next page

- A12 État de conservation des habitats agropastoraux d'intérêt communautaire, Méthode d'évaluation à l'échelle du site. Guide d'application. Version 2. Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle, Paris. Maciejewski, L., Seytre, L., Van Es, J., Dupont, P., Ben-Mimoun, K. 2013. inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/natura2000/evaluation (accessed : 2 april 2016)
- A13 État de conservation des habitats agropastoraux d'intérêt communautaire, Méthode d'évaluation à l'échelle du site. Rapport d'étude. Version 1. Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle, Paris. Maciejewski, L. 2012. inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/natura2000/evaluation (accessed : 2 april 2016)
- A14 Etat de conservation des habitats d'intérêt communautaire des dunes non boisées du littoral atlantique - Méthode d'évaluation à l'échelle du site Natura 2000. Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle, Paris. Goffe, L. 2011. inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/natura2000/evaluation (accessed : 2 april 2016)
- A15 Etat de conservation des habitats forestiers d'intérêt communautaire à l'échelle du site - Méthode d'évaluation et Guide d'application. Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle, Paris. Carnino, N. 2009. inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/natura2000/evaluation (accessed : 2 april 2016)
- A16 État de conservation des habitats tourbeux d'intérêt communautaire, Méthode d'évaluation à l'échelle du site. Rapport d'étude. Version 1er Mars 2015. Rapport SPN 2015-57 Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle / Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques, Paris. Epicoco, C., Viry, D. 2015. inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/natura2000/evaluation (accessed : 2 april 2016)
- A17 État de conservation des mares temporaires méditerranéennes (UE 3170*), habitat d'intérêt communautaire, Méthode d'évaluation à l'échelle du site. Rapport d'étude. Version 1. Rapport SPN 2015-56 Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle / Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques, Paris. Charles, M., Viry, D. 2015. inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/natura2000/evaluation (accessed : 2 april 2016)
- A18 Evaluation de l'état de conservation des habitats naturels marins à l'échelle d'un site Natura 2000 - Guide méthodologique - Version 1. Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle, Paris. Lepareur, F. 2011. inpn.mnhn.fr/telechargement/documentation/natura2000/evaluation (accessed : 2 april 2016)
- A19 Maciejewski, L., 2016. État de conservation des habitats forestiers d'intérêt communautaire, Evaluation à l'échelle du site Natura 2000, Version 2. Tomes 1 et 2. Mars 2016. Rapport SPN 2016-75, Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle, Paris. 82 p. + 62 p. inpn.mnhn.fr/docs/N2000_EC/Eval_EC_habitats_forestiers_version2_MNHN-SPN_2016.zip (accessed : 20 july 2016)
- A20 Note to the Habitat Committee. Assessment, monitoring and reporting of conservation status - Preparing the 2001-2007 report under Article 17 of the Habitats Directive (DocHab-04-03/03 rev.3).Appendix 1 - Annexes of DocHab 04-03/03-Rev.3.
- A21 Élaboration de cartographies de végétation de sites Natura 2000 en Corse. « Embouchure du Taravo et alentours. » DREAL Corse. Meinard, Y., Stenou, B. 2015.
- A22 National Vegetation Classification. User's Guide. 2006. J.S.Rodwell. Joint Nature Conservation Committee.

Continued on next page

- A23 Prodrôme des végétations de France. Bardat, J., Bioret, F., Botineau, M., Boulet, V., Delpech, R., Géhu, J.-M., Haury, J., Lacoste, A., Rameau, J.-C., Royer, J.-M., Roux G., Touffet, J. 2001. www.franche-comte.developpement-durable.gouv.fr/IMG/pdf/Prodrome_vegetations_France_cle2d5caa.pdf (accessed : 2 april 2016)
- A24 Synthèse des expériences françaises de cartographie de la végétation. Programme CarHAB. Rapport final. Fédération des Conservatoires botaniques nationaux, Montreuil. De Barros, G., Just, A., Olivier, J. Millet, J. 2013.
- A25 Typologie des groupements végétaux des Alpes d'Azur (Préalpes de Grasse - Alpes-Maritimes). Projet pour le futur Parc Naturel Régional. Conservatoire Botanique Méditerranéen. V. Noble. 2008.
- A26 Financing Natura 2000 Guidance Handbook. Part I-EU Funding Opportunities in 2014-2020. Publications Office of the European Union, Luxembourg. Kettunen, M., Torkler, P. & Rayment, M. 2014.
- A27 Bland, L.M., Keith, D.A., Miller, R.M., Murray, N.J. and Rodríguez, J.P. (eds.) (2016). Guidelines for the application of IUCN Red List of Ecosystems Categories, and Criteria, Version 1.0. Gland, Switzerland : IUCN. ix + 94pp.

B. Legal texts

- B1 European Commission. (1992). Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora, O.J. L206, 22.7.1992, p. 7-50. eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX:31992L0043 (assessed : 20 july 2016)
- B2 European Commission (2009). Directive 2009/147/EC of the European Parliament and of the Council of 30 November 2009 on the conservation of wild birds, O.J. L20, 26.1.2010, p. 7-25. eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX:32009L0147 (assessed : 20 july 2016)
- B3 The principle of subsidiarity eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=uriserv%3Aai0017 (accessed : 2 april 2016)
- B4 French Environmental Code, Article D416-1 www.legifrance.gouv.fr (accessed : 2 april 2016)
- B5 French Environmental Code, article R414-8 www.legifrance.gouv.fr (accessed : 2 april 2016)
- B6 Arrêté du 19 novembre 2007 fixant les listes des amphibiens et des reptiles protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection. www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000017876248 (accessed : 2 april 2016)

C. Databases

- C1 Habitat Directive European article 17 database, European Topic Center on Biological Diversity www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/article-17-database-habitats-directive-92-43-ec-1 (accessed : 2 april 2016)
- C2 Habitat Directive Article 17 evaluation French database. inpn.mnhn.fr/programme/rapportage-directives-nature/presentation (accessed : 2 april 2016)
- C3 Birds Directive Article 12 evaluation French database. inpn.mnhn.fr/programme/rapportage-directives-nature/presentation (accessed : 2 april 2016)
- C4 Natura 2000 sites French database inpn.mnhn.fr/programme/natura2000/presentation/objectifs (accessed : 2 april 2016)
-

Continued on next page

- C5 Gargominy, O., Terceirie, S., Régnier, C., Ramage, T., Schoelinck, C., Dupont, P., Vandiel, E., Daszkiewicz, P. & Poncet, L. 2015. TAXREF v9.0, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en oeuvre et diffusion. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Rapport SPN 2015 - 64. 126 pp. inpn.mnhn.fr/programme/referentiel-taxonomique-taxref (accessed : 2 april 2016)

D. Websites

- D1 Fitness Check of the Birds and Habitats Directives ec.europa.eu/environment/nature/legislation/ (accessed : 20 july 2016)
- D2 Official definition of the biogeographical regions ec.europa.eu/environment/nature/natura2000/sites (accessed : 2 april 2016)
- D3 European Topic Center on Biological Diversity bd.eionet.europa.eu/, (accessed : 2 april 2016)
- D4 Tela Botanica www.tela-botanica.org (accessed : 2 april 2016)
- D5 Example of phytosociology courses at the University of Cagliari (Italia) unica2.unica.it/scienzenaturali/index.php?option=com_content&task=view&id=831&Itemid=173 (accessed : 20 july 2016)
- D6 DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe) www.europe-aliens.org/ (accessed : 2 april 2016)
- D7 EPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization) lists of invasive species www.eppo.int/INVASIVE_PLANTS/ias_lists.htm (accessed : 20 july 2016)
- D8 Euro+Med (2006-) : Euro+Med PlantBase - the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/ (accessed : 20 july 2016)
-

Supporting information 3 (SI-Table 3)

List of habitats of community interest present in France, for the identification of which the presence of alien invasive species plays a key role because they are considered “index species” in the Habitat Books (SI-Table 1-A7). Valid names are from the latest version of the French Taxonomic Reference Source TAXREF v9 (SI-Table 1-C5). To identify invasive statuses, we used three different databases : (i) TAXREF v9, which identifies a series of invasive species at national level in the list of species present in France, (ii) the European DAISIE database (SI-Table 1-D6), which identifies a series of species invasive for Europe as a whole and a series of species native to parts of Europe but invasive in France and (iii) the EPPO Lists of Invasive Alien Plants (SI-Table 1-D7), identifying a series of species invasive at European level. The three lists are markedly different. In the context of the present article, we are not in a position to criticize the methodologies used to establish the different databases. We therefore take all three sources as equally relevant. All together, these three different sources gave us a total of 48 alien invasive species used as “index species” for 31 different HCI. Among the 132 HCI in France, 20 (HCI 1100, 1120, 1130, 1140, 1150, 1160, 1170, 2150, 2240, 4080, 5320, 5430, 6150, 6310, 7130, 8240, 8310, 8330, 8340 and 9220) were not considered in the analysis because their definition in Habitat Books is not based on index species. The ratio of HCI having at least one invasive species as index is hence 31/112 i.e. 28%. Each database taken separately, we obtained 31 HCI (28%) for 46 species in DAISIE, 9 HCI (8%) for 7 species in EPPO and 9 HCI (8%) for 10 species in TAXREF. *Trifolium squamosum* L., 1759 (index species for HCI 1410), *Stratiotes aloides* L., 1753 (index species for HCI 3150), *Melomphis arabica* (L.) Raf., 1837 (index species for HCI 1430), *Macrosyringion glutinosum* (M.Bieb.) Rothm., 1943 (index species for HCI 4090 and 6210), *Angelica archangelica* L., 1753 (index species for HCI 6430) and *Bupleurum longifolium* L., 1753 (index species for HCI 6430), though considered invasive in France according to the DAISIE list, are protected under local conservation regulations in some regions in France. Also, *Lindernia palustris* Hartmann, 1767 (index species for HCI 3130), *Ranunculus macrophyllus* Desf., 1798 (index species for HCI 6420) and *Aldrovanda vesiculosa* L., 1753 (index species for HCI 3150) are considered invasive in the DAISIE list whereas these species are protected at the national level. Removing all these species from the DAISIE list, we found 29 HCI (26%) for 37 species. None of these species is cited in EPPO lists. Native statuses of species were also checked in Euro+Med Plantbase (SI-Table 1-D8). Removing all native species according to Euro+Med Plantbase from DAISIE list, we found 27 HCI (24%) for 38 species. For EPPO lists, one species (*Cyperus esculentus* L., 1753) was considered native in France by the Euro+Med Plantbase giving 9 HCI (8%) for 6 species. We also checked native status using the national TAXREF database. Removing these species in the different invasive species lists, we obtained slightly different

results only for DAISIE list with 24 HCI (21%) for 37 species. Some other species were not considered in any analysis : *Alnus cordata* (Loisel.) Duby, 1828 (index species for HCI 9260, 9380, 9580 and 92A0) was not considered because, though it is listed as “Established” invasive by DAISIE and as “Introduced” in TAXREF v9, in France it is mainly present in Corsica, where it is locally considered endemic. *Festuca rubra* L., 1753 (index species for HCI 4030, 5120, 6210, 6230, 6510, 6520, 9420, 9430 and 4060/4070) was also eliminated because “*Festuca rubra*” is a notoriously ambiguous binomial name whose mentions in the Habitats Books can be considered ambiguous.

Habitat	Valid Name of index species	Protection level in France		Native status in France		Invasive status		
		National level	Regional level	TAXREF (national) database	Euro+Med PlantBase	TAXREF (national) database	DAISIE database	EPPO database
1410	<i>Elytrigia elongata</i> (Host) Nevski, 1936			1	1		Established	
1410	<i>Trifolium resupinatum</i> L., 1753				1		Not established	
1410	<i>Trifolium squamosum</i> L., 1759		1	1	1		Established	
1430	<i>Artemisia arborescens</i> (Vaill.) L., 1763						Established	
1430	<i>Melomphis arabica</i> (L.) Raf., 1837		1	1			Established	
2170	<i>Baccharis halimifolia</i> L., 1753					Proven Invasive	Established	Invasive alien plant
2230	<i>Ononis diffusa</i> Ten., 1815						Not established	
3130	<i>Lindernia palustris</i> Hartmann, 1767	1		1	1		Established	
3150	<i>Aldrovanda vesiculosa</i> L., 1753	1		1			Established	
3150	<i>Azolla filiculoides</i> Lam., 1783					Proven Invasive	Established	Invasive alien plant
3150	<i>Elodea canadensis</i> Michx., 1803					Proven Invasive	Established	
3150	<i>Elodea nuttallii</i> (Planch.) H.St.John, 1920					Proven Invasive	Established	Invasive alien plant
3150	<i>Lemna minuta</i> Kunth, 1816					Proven Invasive	Established	
3150	<i>Stratiotes aloides</i> L., 1753		1	1	1		Established	

Continued on next page

Habitat	Valid Name of index species	Protection level in France		Native status in France		Invasive status		
		National level	Regional level	TAXREF (national) database	Euro+Med PlantBase	TAXREF (national) database	DAISIE database	EPPO database
3170	<i>Cotula coronopifolia</i> L., 1753						Established	
3250	<i>Erigeron canadensis</i> L., 1753						Established	
3250	<i>Oenothera biennis</i> L., 1753						Established	
3260	<i>Elodea canadensis</i> Michx., 1803					Proven Invasive	Established	
3260	<i>Elodea nuttallii</i> (Planch.) H.St.John, 1920					Proven Invasive	Established	Invasive alien plant
3270	<i>Bidens connata</i> Muhl. ex Willd., 1803						Established	
3270	<i>Bidens frondosa</i> L., 1753					Proven Invasive	Established	Invasive alien plant
3270	<i>Bidens tripartita</i> L., 1753						Established	
3270	<i>Cyperus esculentus</i> L., 1753			1	1			Invasive alien plant
3270	<i>Datura stramonium</i> L., 1753						Established	
3270	<i>Dysphania ambrosioides</i> (L.) Mosyakin & Clemants, 2002					Proven Invasive	Established	
3270	<i>Echinochloa muricata</i> (P.Beauv.) Fernald, 1915						Established	
3270	<i>Eragrostis pectinacea</i> (Michx.) Nees, 1841						Established	
3270	<i>Lindernia dubia</i> (L.) Pennell, 1935						Established	
3270	<i>Panicum capillare</i> L., 1753						Established	
3270	<i>Xanthium orientale</i> L., 1763						Not established	

Continued on next page

Habitat	Valid Name of index species	Protection level in France		Native status in France		Invasive status		
		National level	Regional level	TAXREF (national) database	Euro+Med PlantBase	TAXREF (national) database	DAISIE database	EPPO database
3270	<i>Xanthium strumarium</i> L., 1753			1	1		Established	
3280	<i>Amaranthus retroflexus</i> L., 1753						Established	
3280	<i>Azolla filiculoides</i> Lam., 1783					Proven Invasive	Established	Invasive alien plant
3280	<i>Cyperus eragrostis</i> Lam., 1791						Established	
3280	<i>Dysphania ambrosioides</i> (L.) Mosyakin & Clemants, 2002					Proven Invasive	Established	
3280	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn., 1788						Established	
3280	<i>Erigeron canadensis</i> L., 1753						Established	
3280	<i>Paspalum dilatatum</i> Poir., 1804					Proven Invasive	Established	
3280	<i>Paspalum distichum</i> L., 1759					Proven Invasive	Established	Invasive alien plant
3280	<i>Symphotrichum subulatum</i> var. <i>squamatum</i> (Spreng.) S.D.Sundb., 2004			1			Established	
3280	<i>Xanthium strumarium</i> L., 1753			1	1		Established	
3290	<i>Elodea canadensis</i> Michx., 1803					Proven Invasive	Established	
3290	<i>Elodea nuttallii</i> (Planch.) H.St.John, 1920					Proven Invasive	Established	Invasive alien plant
3290	<i>Paspalum dilatatum</i> Poir., 1804					Proven Invasive	Established	
3290	<i>Paspalum distichum</i> L., 1759					Proven Invasive	Established	Invasive alien plant

Continued on next page

Habitat	Valid Name of index species	Protection level in France		Native status in France		Invasive status		
		National level	Regional level	TAXREF (national) database	Euro+Med PlantBase	TAXREF (national) database	DAISIE database	EPPO database
3290	<i>Xanthium strumarium</i> L., 1753			1	1		Established	
4090	<i>Macrosyringion glutinosum</i> (M.Bieb.) Rothm., 1943		1	1			Established	
5310	<i>Styrax officinalis</i> L., 1753						Established	
5330	<i>Fraxinus ornus</i> L., 1753			1			Established	
6210	<i>Macrosyringion glutinosum</i> (M.Bieb.) Rothm., 1943		1	1			Established	
6210	<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop., 1772					1	Established	
6420	<i>Cotula coronopifolia</i> L., 1753						Established	
6420	<i>Eupatorium cannabinum</i> L., 1753			1	1		Established	
6420	<i>Paspalum distichum</i> L., 1759						Proven Invasive	Established Invasive alien plant
6420	<i>Ranunculus macrophyllus</i> Desf., 1798	1					Established	
6420	<i>Trifolium resupinatum</i> L., 1753					1	Not established	
6420	<i>Xanthium strumarium</i> L., 1753			1	1		Established	
6430	<i>Angelica archangelica</i> L., 1753		1				Established	
6430	<i>Bupleurum longifolium</i> L., 1753		1			1	Not established	
6430	<i>Eupatorium cannabinum</i> L., 1753			1	1		Established	
6430	<i>Solidago gigantea</i> Aiton, 1789						Proven Invasive	Established Invasive alien plant
6520	<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop., 1772					1	Established	

Continued on next page

Habitat	Valid Name of index species	Protection level in France		Native status in France		Invasive status		
		National level	Regional level	TAXREF (national) database	Euro+Med PlantBase	TAXREF (national) database	DAISIE database	EPPO database
9230	<i>Castanea sativa</i> Mill., 1768						Established	
9260	<i>Castanea sativa</i> Mill., 1768						Established	
9260	<i>Fraxinus ornus</i> L., 1753			1			Established	
9330	<i>Castanea sativa</i> Mill., 1768						Established	
9330	<i>Fraxinus ornus</i> L., 1753			1			Established	
9340	<i>Fraxinus ornus</i> L., 1753			1			Established	
9380	<i>Fraxinus ornus</i> L., 1753			1			Established	
9530	<i>Anemone apennina</i> L., 1753						Established	
9530	<i>Castanea sativa</i> Mill., 1768						Established	
9540	<i>Castanea sativa</i> Mill., 1768						Established	
9540	<i>Fraxinus ornus</i> L., 1753			1			Established	
9580	<i>Fraxinus ornus</i> L., 1753			1			Established	
9,10E+01	<i>Eupatorium cannabinum</i> L., 1753			1	1		Established	
91F0	<i>Prunus fruticosa</i> Pall., 1784						Unknown	
92A0	<i>Arundo donax</i> L., 1753						Established	
92A0	<i>Fraxinus ornus</i> L., 1753			1			Established	
92A0	<i>Solidago gigantea</i> Aiton, 1789					Proven Invasive	Established	Invasive alien plant
92D0	<i>Arundo donax</i> L., 1753						Established	
92D0	<i>Fraxinus ornus</i> L., 1753			1			Established	
92D0	<i>Symphytotrichum subulatum</i> var. <i>squamatum</i> (Spreng.) S.D.Sundb., 2004			1			Established	

Chapitre 6

Discussion générale, limites et perspectives

Dans le contexte actuel de la crise de la biodiversité, mieux comprendre les relations entre les espèces et leurs habitats est crucial pour la conservation. Ces relations se matérialisent de façons extrêmement diverses, d'une part du fait de la diversité importante des espèces et de leurs écologies mais aussi de la diversité des contextes environnementaux dans lesquels une même espèce peut se retrouver ou encore en fonction des différences interindividuelles au sein d'une même espèce, ajoutant à chaque fois un niveau supplémentaire de complexité (Elton, 1966, p.62). Les scientifiques s'intéressent depuis longtemps à ces relations qui sont à la base de l'établissement de l'écologie comme science à part entière. L'émergence de théories pour expliquer ces relations, comme par exemple les premières formulations de la théorie de la niche écologique (Grinnell, 1917a; Elton, 1927; Pocheville, 2015), est intrinsèquement liée au développement de l'écologie.

6.1 La spécialisation comme mesure des relations espèces-habitats ?

Mesurer les relations entre les espèces et leurs habitats est donc complexe. Comme pour toute mesure, il s'agit d'abord de trouver des métriques adaptées. La spécialisation écologique des espèces est un concept qui s'est rapidement développé en écologie et qui offre un cadre théorique intéressant pour quantifier le lien entre les espèces et leurs habitats (Devictor *et al.*, 2010).

Dans le quatrième chapitre, partant du constat que les préférences à l'habitat des espèces variaient de manière continue et pas de façon discrète (Clavero et Brotons, 2010), nous nous sommes affranchis de l'approche catégorielle des habitats pour travailler sur un gradient continu du paysage, interprétable comme une dimension de la niche écologique des espèces. Nous avons ainsi pu montrer que les espèces spécialistes ne se répartissaient pas de manière aléatoire le long du gradient mais qu'elles semblent n'être présentes que dans les extremums du gradient, i.e. dans les conditions environnementales les plus homogènes.

Ces résultats sont en contradiction avec les attendus théoriques qui prédisent des conditions hétérogènes devraient favoriser l'apparition d'espèces spécialisées dans l'assimilation de ressources provenant des multiples unités du paysage (hypothèse de « landscape complementation »). Si, à l'échelle des communautés, on peut observer cette relation (i.e. plus de richesse spécifique dans les milieux hétérogènes), à l'échelle d'organisation biologique de l'espèce elle ne s'observe pas dans notre approche macro-écologique. Plusieurs études ont pourtant montré que des espèces pouvaient se spécialiser sur des milieux hétérogènes, dont les différentes composantes leur deviennent indispensables via l'hypothèse de « landscape complementation » (e.g. Ouin *et al.*, 2004). La résolution des données d'habitats semble une des causes les plus évidentes pour expliquer ces différences de résultats. Une compar-

timentation précise des ressources en utilisant une approche catégorielle à fine échelle de l'habitat permettra plus facilement de détecter un processus de complémentation qu'une approche plus macro-écologique.

Cependant, une approche espèce-centrée appliquée dans un cadre macro-écologique permet de mettre en évidence que la complémentation observée à l'échelle d'organisation des communautés est seulement due aux espèces généralistes qui, exclues compétitivement des extremums du gradient environnemental, se retrouvent majoritairement dans les milieux hétérogènes, où elles augmentent la richesse spécifique. Ces milieux hétérogènes, résultant des perturbations issues des activités anthropiques, ne permettent finalement pas d'accueillir les espèces spécialistes (Devictor *et al.*, 2008), en tous cas pas aux échelles de temps considérées.

6.2 Échelle spatiale et « habitat » en écologie des paysages

L'étude élaborée dans le troisième chapitre s'inscrit dans la compréhension des relations entre les espèces et les paysages avec un focus particulier sur l'échelle spatiale de ces relations. Dans ce contexte, les paysages sont décrits par des patches homogènes souvent définis comme des « habitats ». Il s'agit ici d'une définition de l'habitat qui découle de la pensée synécologique abordée dans le second chapitre. Notre étude analyse les échelles caractéristiques de réponses de 82 espèces d'arthropodes (principalement des insectes pollinisateurs) aux paysages et les confrontent à des attendus théoriques. Le but est finalement de tester la pertinence de la méthode dite du « focal site multiscale study design » car c'est la principale méthode multi-échelle appliquée dans les études en écologie (Figure 6.1).

Les résultats montrent une très grande variation des échelles caractéristiques, qui implique entre autres que les attendus théoriques ne sont pas vérifiés (e.g. les espèces proches phylogénétiquement, pour lesquelles on attend des caractéristiques écologiques similaires, ne semblent pas plus répondre à des échelles similaires qu'en comparant des espèces phylogénétiquement éloignées). Ces résultats amènent deux questions principales (i) est-ce que les méthodes utilisées pour déduire les échelles spatiales de relations entre espèces et paysages sont fiables et pertinentes ? ; (ii) est-ce que les relations entre espèces et paysages sont trop complexes pour que l'on puisse capter leurs échelles spatiales réelles de relation ?

« **Species view** » des paysages Dans ce contexte, l'échelle spatiale est caractérisée comme l'échelle à laquelle une espèce va percevoir et interagir avec le paysage. L'hypothèse que la représentation du paysage choisie est une approximation de la perception

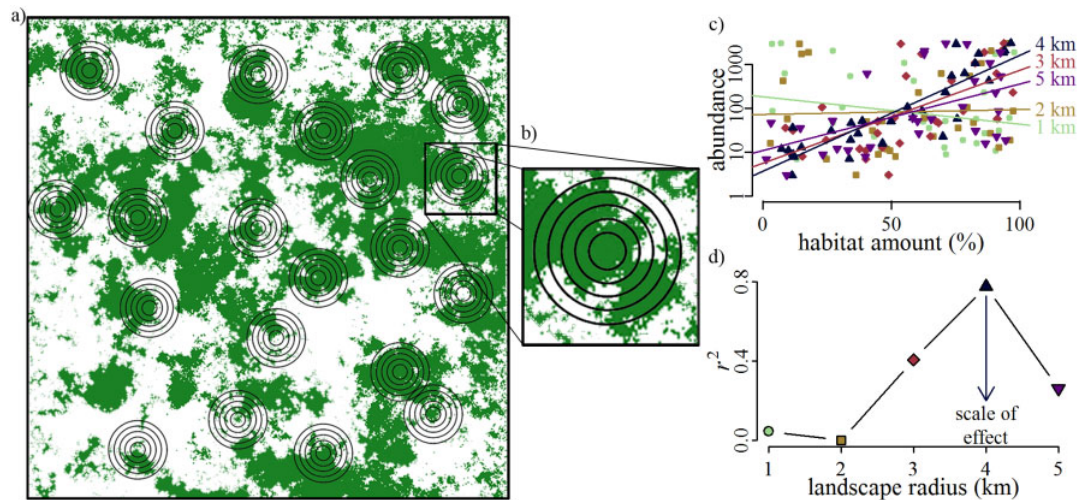


FIGURE 6.1 – Exemple de la méthodologie du « focal site multiscale study design ». (a) La réponse écologique (e.g. abondance de l'espèce) est échantillonnée sur des sites (i.e. « focal sites »). (b) La structure du paysage (composition ou configuration) est mesurée à différentes échelles spatiales à l'aide de zones tampons. (c) La relation entre la réponse écologique et la structure du paysage est évaluée pour chaque échelle spatiale (i.e. chaque zone tampon). (d) L'échelle caractéristique est déduite de l'échelle spatiale à laquelle la réponse écologique est la mieux prédite par la structure du paysage considérée (ici, 4 km). Tiré de Jackson et Fahrig (2015).

réelle du paysage par l'espèce est très forte (Figure 6.2; Betts *et al.*, 2014). Nos résultats montrent un comportement quasi stochastique des échelles spatiales de réponse. Il semble ainsi difficile d'imaginer une quelconque mesure commune aux espèces qui puisse expliquer ce patron. Par exemple, notre étude ne s'appuie pas sur des traits écologiques quantifiés (e.g. masse moyenne des espèces, capacité de dispersion, etc.) car ces données sont particulièrement rares pour les arthropodes. Néanmoins, il serait intéressant de pouvoir tester des hypothèses relatives à ces traits (e.g. est-ce qu'en moyenne l'échelle spatiale des relations entre les espèces et le paysage est plus grande pour les espèces ayant de grandes capacités de dispersion ?) et ainsi confirmer que les échelles caractéristiques obtenues ne permettent pas d'y répondre.

Nous ne pouvons répondre à ces questions sans les tester formellement mais un faisceau d'indices laisse penser que des traits quantitatifs n'aideraient pas à expliquer le patron observé. D'une part, la grande variation des échelles caractéristiques au sein d'une espèce semble rendre difficile l'explication du patron. D'autre part, les études qui s'intéressent à l'échelle spatiale des relations entre les espèces et les paysages montrent des résultats très contrastés et aucun consensus clair ne semble émerger sur les hypothèses théoriques sous-jacentes (Jackson et Fahrig, 2015).

L'une des explications possible est que l'approche choisie pour représenter le paysage (i.e. une approche catégorielle en différentes unités du paysage) ne serait pas adaptée

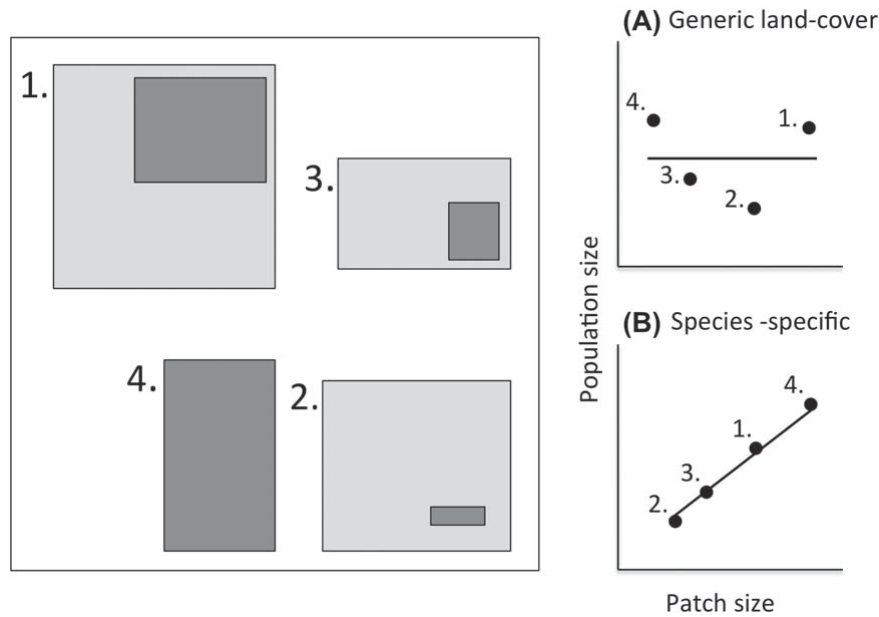


FIGURE 6.2 – Représentation conceptuelle d’un paysage contenant des patches d’un mode d’occupation du sol λ (e.g. forêts, en gris clair) dans lequel une espèce théorique est suffisamment spécialisée pour n’utiliser que des sous-ensembles de ces patches (en gris foncé). Dans ces conditions, on n’observera pas d’influence de la taille des patches représentés (A) car ils ne sont pas corrélés avec la taille de la réelle représentation que se fait l’espèce de son habitat (gris foncé) et cela même si la taille de la population est très corrélée à la taille des patches spécifiques à l’espèce (B). Dans cet exemple, la représentation inadéquate des patches spécifiques à l’espèce est trompeuse et mène à des conclusions erronées ayant potentiellement des implications en termes de conservations. Tiré de Betts *et al.* (2014)

pour rendre compte correctement de la perception que les espèces ont d’un même paysage (Figure 6.2). En effet, l’approche catégorielle montre ses limites quand il s’agit d’y relier chaque espèce, surtout lorsque l’on s’attache à décrire une relation aussi spécifique que celle de l’échelle spatiale de perception du paysage par les espèces. En effet, il est peu probable que les espèces perçoivent le paysage comme nous l’avons classé en tant qu’humain (Elton, 1966). Cependant, on peut s’attendre à ce que plus l’emprise spatiale d’une étude diminue, plus les variables environnementales locales (dont les mesures de l’habitat) seront importantes pour expliquer les patrons observés, en partie aussi car celles-ci seront définies plus précisément (Mykrä *et al.*, 2007; Reif *et al.*, 2008; Divíšek *et al.*, 2014).

Les travaux de cette thèse couvrent l’échelle nationale pour laquelle des données sur les paysages sont rares et, lorsqu’elles existent, ne sont pas les plus précises. Ainsi, l’étude du troisième chapitre s’appuie sur les données Corine Land Cover pour laquelle les patches doivent avoir une aire minimum de 25 ha, i.e. une résolution grossière pour mesurer la structure du paysage (Gimona *et al.*, 2009). Dans une synthèse bibliographique s’intéressant à la modélisation des habitats d’espèces à partir de données d’occupation des sols,

Schlossberg et King (2009) montrent les limites d'une telle approche et pointent quatre raisons principales : (i) l'avis d'expert des études, qui est inclus dans 97% des études de la synthèse, montre une grande variabilité sur une même question, (ii) les modèles ignorent les dynamiques des populations, entraînant une surestimation de l'aire d'occupation des habitats, (iii) l'habitat n'est pas synonyme d'occupation du sol et (iv) la sur-simplification des patrons d'utilisation de l'habitat : les préférences à l'habitat des espèces varient de manière continue et pas de façon discrète comme les catégories des modes d'occupations du sol le font dans ces modèles.

Perspectives Il serait intéressant de développer cette même approche systématique d'analyse des patrons d'échelle caractéristique sur d'autres groupes taxonomiques. Cependant, l'approche ne peut être identique car le choix des métriques pour mesurer le paysage est contexte dépendant. En effet, il n'existe pas de métrique consensuelle du paysage. L'ensemble de variables choisi dans notre étude l'a été sur la base de la bibliographie (i.e. quelles métriques sont connues pour avoir un impact sur le groupe d'espèces considérées ?) mais il résulte aussi d'une démarche purement méthodologique dans le but d'éviter les redondances corrélatives entre les variables. Comparer les résultats entre différents groupes taxonomiques paraît donc une tâche complexe.

Il semble aussi important de ne pas considérer la détermination des échelles spatiales de réponse des espèces au paysage seulement comme une étape méthodologique mais plutôt d'encourager les études qui les abordent comme une question à part entière. En effet, il apparaît souvent que les approches multi-échelles sont appliquées dans le seul but d'optimiser l'effet corrélatif observé et pour prouver que l'on a bien pris en compte le facteur important qu'est l'échelle spatiale. Cependant, la justification statistique (corrélative) n'induit pas forcément que les espèces vont en réalité répondre à cette échelle spatiale. En fait, le risque est de finir par confondre corrélation et causalité (Gosselin, 2012). Il semble donc important d'analyser plus systématiquement ces échelles spatiales pour en quelque sorte certifier qu'elles ont une représentation tangible pour l'espèce (Betts *et al.*, 2014). Nos résultats se montrent cependant peu optimistes sur ce point.

6.2.1 Quelles solutions faut-il préconiser ?

Plutôt que de systématiquement appliquer à l'aveugle des méthodes similaires au « focal site multiscale study design », il semble important de se poser la question de l'échelle à laquelle la relation que l'on veut explorer est attendue. Cependant, poser cette hypothèse n'est possible que quand la relation attendue met à contribution des mécanismes connus. Par exemple, dans le quatrième chapitre, nous basons notre analyse sur une zone tampon de 200 m autour de chaque point STOC sans appliquer d'analyse multi-échelles. Cette

analyse pourrait se justifier sachant que nous cherchons à modéliser la relation entre l'abondance d'une espèce et une valeur spatiale (le pourcentage de couverture arborée). Cependant, nous avons considéré que cette relation était locale, en faisant l'hypothèse que si les individus étaient comptés sur le site lors du point d'écoute, c'était qu'ils avaient une relation forte avec l'environnement immédiat.

Opinion d'expert Cette justification s'apparente à ce que l'on nomme généralement l'opinion d'expert. C'est une approche largement utilisée pour caractériser les relations espèces-habitats mais avec des limites importantes (McBride *et al.*, 2012). Ainsi, Reif *et al.* (2010) proposent que l'avis d'expert soit réservé aux seuls cas où les données ne sont pas disponibles pour effectuer des mesures quantitatives. De même, Chytrý *et al.* (2002) montrent que leur mesure de la fidélité des espèces à des unités de végétation est plus efficace pour déterminer des espèces diagnostics que les avis d'experts. Cependant, dans le chapitre quatre, nous montrons que les mesures des habitats faites « à dire d'expert » sur la base d'une liste catégorielle prédéfinie (Julliard et Jiguet, 2002) sont aussi efficaces pour mesurer la spécialisation des espèces que la mesure issue du gradient environnemental. L'opinion d'expert peut donc fournir des informations qualitatives pour mesurer les habitats. Cette information reste néanmoins plus complexe à obtenir qu'une simple mesure de télédétection, gratuite et standardisée pour l'ensemble de la planète (Turner *et al.*, 2015).

Des approches continues centrées sur l'espèce L'arrivée de nouvelles méthodes basées sur la télédétection permet d'entrevoir aujourd'hui les faiblesses d'une approche catégorielle de l'habitat (Gillespie *et al.*, 2008; Cord et Rödder, 2011). Cord *et al.* (2014), dans une étude récente, avancent que les variations locales des conditions environnementales ne peuvent pas être représentées par des données catégorielles d'utilisation du sol. Cependant, les données continues de télédétection pourraient outrepasser ce problème.

6.2.2 Limites de l'analyse multi-échelles sur les paysages

Le paysage peut expliquer de manière très variable la distribution des espèces (Luoto *et al.*, 2007; Thuiller *et al.*, 2004a). En effet, les modèles que l'on utilise font l'hypothèse que la distribution est fonction de nombreux paramètres biotiques et abiotiques (e.g. précipitations, température, latitude) dont certains sont issus du paysage. Nous avons analysé chaque espèce en relation avec chaque métrique du paysage et dans une approche exploratoire, il apparaît que les espèces ne sont pas affectées par toutes les métriques de la même manière (Figure 6.3). C'est-à-dire qu'une même métrique peut permettre d'expliquer 30 % de la distribution d'une espèce alors que pour une autre espèce, elle n'expliquera presque rien. Dans l'approche que nous avons développé, la seule variable qui

était mesurée à différentes échelles était la métrique paysagère. Ainsi, en cas d'observation d'un patron spatial en comparant les modèles via l'AIC aux différentes échelles, on pouvait conclure que ce patron était due à la variable paysagère. Cependant, dans certains cas, même si une échelle caractéristique était mesurée, la métrique paysagère expliquait peu le patron de présence/absence (Figure 6.3). Ce constat permet d'entrevoir la limite de ces approches statistiques où les seuils de prise en compte des résultats jouent un rôle important.

6.3 Politique publique et « habitat »

Dans la quatrième partie, la problématique de la représentation de l'habitat est abordée au niveau d'une politique de la conservation. Dans le domaine de la conservation, l'élaboration d'une politique s'appuie en partie sur les connaissances scientifiques disponibles. « En partie » car d'autres aspects importants viennent complexifier leurs élaborations. Dans nos travaux, nous avons donc aussi utilisé d'autres critères pour évaluer la directive « Habitats ». Cependant, dans l'élaboration de la directive Habitats, si un choix important a été fait, c'est celui de la définition de l'habitat (Evans, 2012). Cette définition s'appuie sur une représentation catégorielle des habitats, non centrée sur les espèces mais définie en fonction de communautés d'espèces végétales (i.e. une approche phytosociologique). On s'approche donc de la définition d'habitat traduite par « biotope » dans la littérature historique sur le concept (cf. deuxième chapitre).

La présence d'une telle définition de l'habitat dans une directive européenne est due à la forte prédominance de la phytosociologie dans le développement de l'écologie de nombreux pays européens (Bouzillé, 2007; Ewald, 2003). L'approche phytosociologique en elle-même n'est pas un problème mais elle nécessite de se réformer pour mieux s'inclure dans les développements actuels en écologie (Ewald, 2003). Cependant, ce que l'on a pu révéler dans la quatrième partie de cette thèse est que le choix d'une telle approche pèse sur le dialogue potentiel entre les communautés d'acteurs de la conservation. En effet, on observe une confrontation entre deux visions de l'habitat qui ne sont pas interopérables. On agrandit donc le fossé qui sépare les communautés d'acteurs qu'il est pourtant urgent de faire travailler de concert. D'un côté, les acteurs de terrains (e.g. gestionnaires d'espaces naturels et politiques) se basent sur les outils législatifs mis à leur disposition comme la Directive Habitats pour appliquer des actions de conservation. Ils vont donc utiliser la définition de l'habitat intégrée à cette politique (i.e. une définition communauté-centrée). De l'autre côté, les scientifiques, écologues, biologistes de la conservation qui mènent leurs recherches dans le champ de la conservation mais en privilégiant généralement une définition de l'habitat centrée sur l'espèce. Nos résultats démontrent ce décalage important

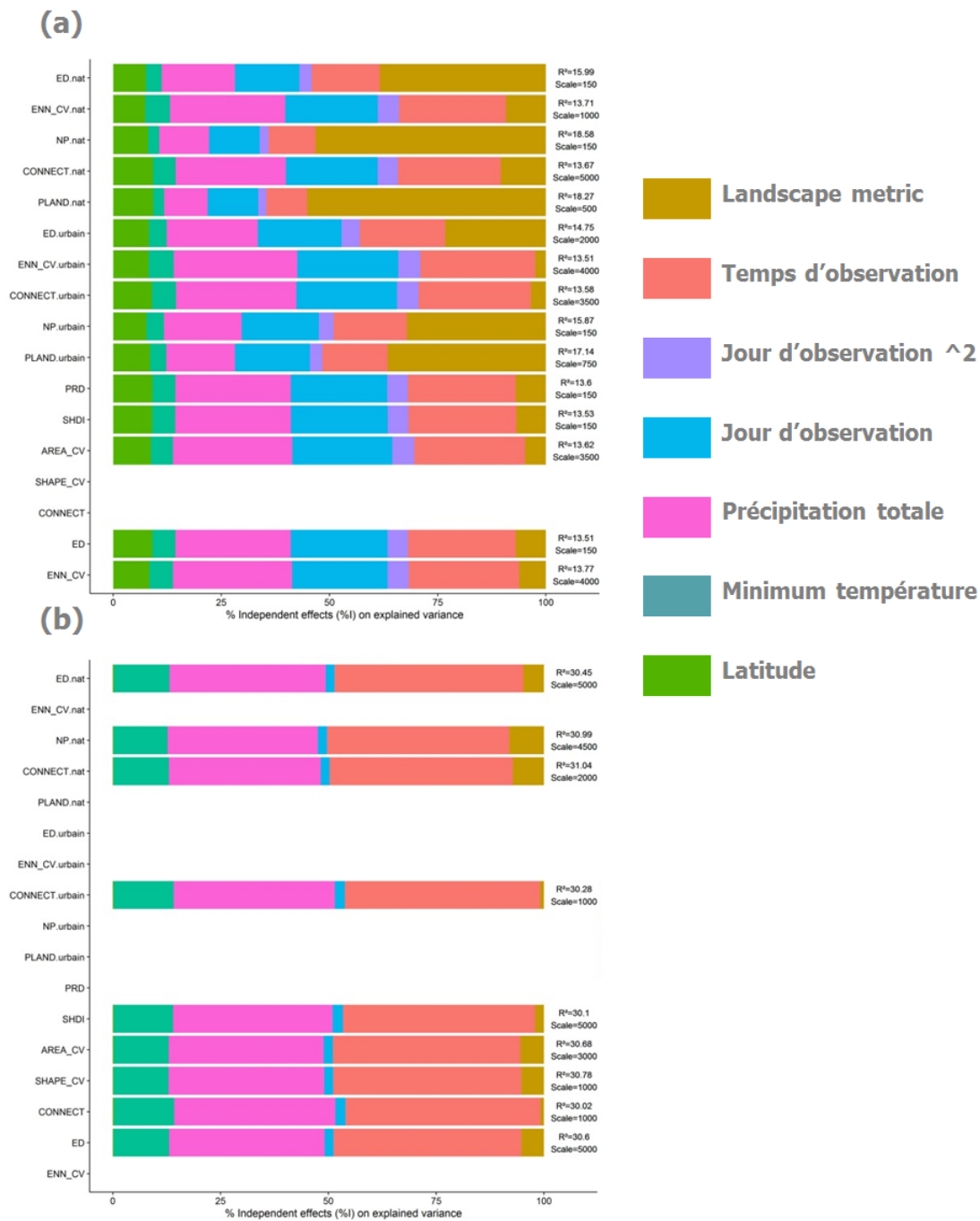


FIGURE 6.3 – Partition de la variance expliquée par les variables des meilleurs modèles (i.e. les modèles permettant de caractériser l'échelle spatiale de relation entre les espèces et le paysage. Il y a un modèle par métrique du paysage.) pour l'espèce (a) *Ruptela maculata* et (b) *Colletes hederiae*. L'importance des métriques paysagères est très variable au sein des modèles, que ce soit entre les espèces mais aussi au sein d'une même espèce entre les métriques du paysage. Exemples tirés du troisième chapitre. Pour certaines variables, il n'a pas été observé d'échelle caractéristique.

dans la description de l'habitat. En particulier en évaluant la bibliographie scientifique sur

les aspects « fonctionnels » dans le cadre de la Directive Habitats, il n’y a pas de traduction dans le langage scientifique des dénominations utilisées par les acteurs de terrain. Ce décalage freine ainsi les actions de conservation. Les recommandations apportées dans ce travail sont de nature à améliorer cet état de fait. Cependant pour que scientifiques et acteurs de terrain puissent dialoguer sur les mêmes bases, il semble aussi important qu’ils aient un vocabulaire commun (Young *et al.*, 2014). S’astreindre à définir correctement les termes utilisés en écologie peut sembler une perte de temps mais de nombreuses études montrent un effet positif de ces réflexions (Reiners *et al.*, 2016).

6.4 Conclusion et perspectives générales

6.4.1 Urgence et précipitation ?

Les sciences de la conservation sont confrontées à l’urgence de la crise de la biodiversité. Cependant, urgence ne veut pas dire précipitation. Le développement des connaissances et des outils utilisés pour la protection de la biodiversité s’est semble-t-il fait de manière empirique sans que l’on prenne le temps d’un dialogue important entre les communautés d’acteurs qui font la conservation. Gestionnaires, politiques et scientifiques ont l’obligation de parler la même langue s’ils veulent atteindre les objectifs de conservation (H2020). Ce travail de thèse, au-delà de mettre en évidence le fossé maintes fois étudié entre les communautés d’acteurs en conservation (i.e. « science-policy gap »), en apporte un éclairage nouveau en passant par le prisme de l’un des plus importants concepts de l’écologie : le concept d’habitat.

6.4.2 Un habitat vaut mieux que deux tu l’auras

Le développement historique de ce concept en écologie a polarisé deux visions des relations entre espèces et habitats. L’une définit d’abord les habitats comme des entités à part entière, des habitats *per se*, qui forment des catégories ou des types dans lesquels il va s’agir de caser les espèces ou du moins pour lesquelles on pourra étudier les liens avec les espèces. On cherche donc à relier deux objets catégoriels (i.e. habitats et espèces) définies de manière indépendante. C’est cette vision qui prédomine dans les approches appliquées de la conservation à travers l’importance des préceptes de la phytosociologie en particulier. Elle s’oppose à l’autre vision de l’habitat, non pas définie indépendamment de l’espèce mais en fonction de l’espèce. On définit donc autant d’habitats que d’espèces. L’espèce n’étant pas elle-même une entité homogène (par exemple, différentes populations d’une même espèce), l’habitat ne représente pas une entité figée mais contexte-dépendante. Les travaux développés dans cette thèse apportent chacun un éclairage particulier sur

l'opposition de ces deux visions de l'habitat : (i) l'analyse historique montre l'origine et le développement du schisme du concept d'habitat (ii) les analyses paysagères posent la question de l'importance de la représentation de l'environnement et donc de l'habitat et (iii) l'évaluation de la directive Habitats informe directement sur l'impact des différentes interprétations de l'habitat entre des acteurs opérationnels et les scientifiques.

Ces résultats peuvent être perçus globalement comme des critiques accompagnées de préconisations naïves. Par exemple, si l'émergence d'une approche continue des paysages grâce à la richesse des informations de télédétection disponibles aujourd'hui prend forme au sein de la communauté scientifique, l'appropriation rapide de ces outils par les acteurs opérationnels semble une utopie. Non pas parce que les acteurs opérationnels sont réticents à de nouvelles approches mais plutôt parce que les scientifiques ne font pas forcément l'effort de traduire leurs résultats dans les catégories (cf. le cinquième chapitre) et que les institutions ne se réforment pas assez vite (Cardoso, 2012).

Au-delà des considérations scientifiques, la dichotomie entre un « habitat opérationnel » et un « habitat écologique » s'explique aussi par des pratiques, des échelles (spatio-temporelles) et des buts qui divergent fortement entre les communautés d'acteurs de la conservation. Quand un acteur de terrain veut pouvoir utiliser un outil « habitat » pour améliorer la gestion d'un espace naturel, celui-ci n'aura évidemment pas la même définition que l'habitat d'une espèce modélisé. Cependant, cette distinction semble difficile à assumer car finalement très peu mise en avant.

6.4.3 Un langage commun pour les futurs outils de la conservation ?

La liste rouge des espèces de l'IUCN est considérée comme l'un des outils phares de la conservation. Elle est utilisée à tous les niveaux, tant scientifique que par des acteurs opérationnels soucieux de décliner les listes rouges à des échelles plus locales dans le but d'alerter autant les politiques que le public, qui y trouve un discours cohérent et clair sur l'état de la biodiversité. On ne peut que souhaiter un même avenir aux futures listes rouges des écosystèmes (Keith *et al.*, 2013). Cependant, si l'espèce offre un cadre relativement commun et accessible de réflexion, la liste rouge des écosystèmes pourrait se heurter à l'ambiguïté nichée derrière la définition des entités qui seront évaluées (Boitani *et al.*, 2015).

En France par exemple, les écosystèmes en cours d'évaluation sont pour l'instant définis dans une démarche « habitat » très proche de celle observée dans la directive « Habitats », en s'appuyant sur le référentiel européen de classification des habitats EUNIS (IUCN, 2014). Le risque semble donc que cette liste rouge soit exclue des études scientifiques (au contraire des listes rouges espèces, dont les critères ont été élaborés par les

scientifiques, Mace, 2004), car principalement basée sur des entités peu identifiées dans la littérature scientifique. Les enjeux de la conservation des écosystèmes deviendraient donc inaudibles pour les acteurs extérieurs au processus scientifique (en particulier pour le public). Pourtant le débat scientifique existe autour de l'élaboration de ces listes rouges et des bases scientifiques qui les supportent (Keith *et al.*, 2015; Boitani *et al.*, 2015) mais celui-ci reste relativement restreint. Malgré l'urgence, il semble pourtant important de ne pas céder à la précipitation pour mieux favoriser l'appropriation par tous (scientifique, gestionnaire, politique, citoyen, etc.) des outils puissants mis à la disposition de notre objectif commun de conservation de la biodiversité.



FIGURE 6.4 – Quand René Magritte peint en 1938 son tableau "Les marches de l'été", il dénonce la régulation mathématique du monde et les théoriciens de l'art, qui depuis l'antiquité, se sont efforcés de fixer normes et proportions aux architectures, à l'espace ou encore à la représentation du corps humain. En organisant le chaos des canons de beautés antiques, Magritte tourne en dérision l'ambition normative et le projet de rationalisation du monde. Il pousse ironiquement cette mathématisation du monde en l'appliquant méthodiquement à l'ensemble de son tableau. Il va ainsi jusqu'à soumettre à la géométrie les formes qui lui sont le plus réfractaires : Magritte met le sol et le ciel en équation (Ottinger, 2011). On peut faire ici un parallèle avec la représentation que nous avons de l'environnement en tant qu'écologue. Quand le surréaliste artiste dénonce la mathématisation artistique du monde, le réaliste scientifique met en équation le monde pour mieux le comprendre. En tant qu'écologue, ce tableau nous appelle aussi à ne pas nous détacher trop du monde réel présent derrière nos chiffres et modèles mathématiques.

Bibliographie

- ALLOUCHE, O., KALYUZHNY, M., MORENO-RUEDA, G., PIZARRO, M. et KADMON, R. (2012). Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *PNAS*, 109(43):17495–17500.
- ANSSEAU, C. et GRANDTNER, M. M. (1990). Symphytosociologie du paysage végétal. *Phytocoenologia*, 19(1):109–122.
- ARINO, O., BICHERON, P., ACHARD, F., LATHAM, J., WITT, R. et WEBER, J.-L. (2008). GLOBCOVER : The most detailed portrait of Earth. *E.S.A bulletin*, (136):24–31.
- BAILEY, D., BILLETER, R., AVIRON, S., SCHWEIGER, O. et HERZOG, F. (2006). The influence of thematic resolution on metric selection for biodiversity monitoring in agricultural landscapes. *Landscape Ecol*, 22(3):461–473.
- BARNAGAUD, J. Y., DEVICTOR, V., JIGUET, F. et ARCHAU, F. (2011). When species become generalists : on-going large-scale changes in bird habitat specialization. *Global Ecology and Biogeography*, 20(4):630–640.
- BARNAGAUD, J.-Y., DEVICTOR, V., JIGUET, F., BARBET-MASSIN, M., VIOL, I. L. et ARCHAU, F. (2012). Relating Habitat and Climatic Niches in Birds. *PLOS ONE*, 7(3):e32819.
- BARNOSKY, A. D., HADLY, E. A., BASCOMPTE, J., BERLOW, E. L., BROWN, J. H., FORTELIUS, M., GETZ, W. M., HARTE, J., HASTINGS, A., MARQUET, P. A., MARTINEZ, N. D., MOOERS, A., ROOPNARINE, P., VERMEIJ, G., WILLIAMS, J. W., GILLESPIE, R., KITZES, J., MARSHALL, C., MATZKE, N., MINDELL, D. P., REVILLA, E. et SMITH, A. B. (2012). Approaching a state shift in Earth's biosphere. *Nature*, 486(7401):52–58.
- BARTON, P. S., WESTGATE, M. J., LANE, P. W., MACGREGOR, C. et LINDENMAYER, D. B. (2014). Robustness of habitat-based surrogates of animal diversity : a multi-taxa comparison over time. *J Appl Ecol*, pages n/a–n/a.

- BÜCHI, L. et VUILLEUMIER, S. (2014). Coexistence of Specialist and Generalist Species Is Shaped by Dispersal and Environmental Factors. *The American Naturalist*, 183(5):612–624.
- BEAN, W. T., PRUGH, L. R., STAFFORD, R., BUTTERFIELD, H. S., WESTPHAL, M. et BRASHARES, J. S. (2014). Species distribution models of an endangered rodent offer conflicting measures of habitat quality at multiple scales. *J Appl Ecol*, 51(4):1116–1125.
- BELLARD, C., BERTELSMEIER, C., LEADLEY, P., THUILLER, W. et COURCHAMP, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4):365–377.
- BENJAMIN, F. E., REILLY, J. R. et WINFREE, R. (2014). Pollinator body size mediates the scale at which land use drives crop pollination services. *J Appl Ecol*, 51(2):440–449.
- BENNETT, E. M., CRAMER, W., BEGOSSI, A., CUNDILL, G., DIAZ, S., EGOH, B. N., GEIJZENDORFFER, I. R., KRUG, C. B., LAVOREL, S., LAZOS, E., LEBEL, L., MARTIN-LOPEZ, B., MEYFROIDT, P., MOONEY, H. A., NEL, J. L., PASCUAL, U., PAYET, K., HARGUINDEGUY, N. P., PETERSON, G. D., PRIEUR-RICHARD, A.-H., REYERS, B., ROEBELING, P., SEPPELT, R., SOLAN, M., TSCHAKERT, P., TSCHARNTKE, T., TURNER II, B., VERBURG, P. H., VIGLIZZO, E. F., WHITE, P. C. et WOODWARD, G. (2015). Linking biodiversity, ecosystem services, and human well-being : three challenges for designing research for sustainability. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 14:76–85.
- BENTON, T. G., VICKERY, J. A. et WILSON, J. D. (2003). Farmland biodiversity : is habitat heterogeneity the key ? *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4):182–188.
- BERGEROT, B., FONTAINE, B., JULLIARD, R. et BAGUETTE, M. (2010). Landscape variables impact the structure and composition of butterfly assemblages along an urbanization gradient. *Landscape Ecology*, 26(1):83–94.
- BETTS, M. G., FAHRIG, L., HADLEY, A. S., HALSTEAD, K. E., BOWMAN, J., ROBINSON, W. D., WIENS, J. A. et LINDENMAYER, D. B. (2014). A species-centered approach for uncovering generalities in organism responses to habitat loss and fragmentation. *Ecography*, 37(6):517–527.
- BLASCHKE, T. (2010). Object based image analysis for remote sensing. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 65(1):2–16.

- BLASI, C., CAPOTORTI, G. et FRONDONI, R. (2005). Defining and mapping typological models at the landscape scale. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 139(2):155–163.
- BLOCK, W. M. et BRENNAN, L. A. (1993). The habitat concept in ornithology. *In Current ornithology*, pages 35–91. Springer.
- BOITANI, L., MACE, G. M. et RONDININI, C. (2015). Challenging the Scientific Foundations for an IUCN Red List of Ecosystems. *Conservation Letters*, 8(2):125–131.
- BONTHOUX, S., BARNAGAUD, J.-Y., GOULARD, M. et BALENT, G. (2013). Contrasting spatial and temporal responses of bird communities to landscape changes. *Oecologia*, 172(2):563–574.
- BORCARD, D., LEGENDRE, P. et DRAPEAU, P. (1992). Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology*, 73(3):1045–1055. ArticleType : research-article / Full publication date : Jun., 1992 / Copyright © 1992 Ecological Society of America.
- BOSSARD, M., HEYMANN, Y., LENCO, M. et STEENMANS, C. (2006). CORINE Land Cover. Available : www.eea.europa.eu/publications.
- BOULLET, V. (2003). Réflexions sur la notion d’habitat d’espèce végétale. Rapport technique, Fédération des Conservatoires botaniques nationaux.
- BOUZILLÉ, J.-B. (2007). *Gestion des habitats naturels et biodiversité*. Lavoisier, Paris, France.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1928). *Pflanzensoziologie*. J. Springer.
- BRAUNISCH, V. et SUCHANT, R. (2010). Predicting species distributions based on incomplete survey data : the trade-off between precision and scale. *Ecography*, 33(5):826–840.
- BREDENKAMP, G., CHYTRÝ, M., FISCHER, H. S., NEUHÄUSLOVÁ, Z. et van der MAAREL, E. (1998). Vegetation mapping : theory, methods and case studies. *Applied Vegetation Science*, 1(2):162–164.
- BRENNAN, J. M., BENDER, D. J., CONTRERAS, T. A. et FAHRIG, L. (2002). Focal patch landscape studies for wildlife management : Optimizing sampling effort across scales. *In Integrating Landscape Ecology into Natural Resource Management*, Cambridge Studies in Landscape Ecology. Cambridge University Press.
- BROTONS, L., WOLFF, A., PAULUS, G. et MARTIN, J.-L. (2005). Effect of adjacent agricultural habitat on the distribution of passerines in natural grasslands. *Biological Conservation*, 124(3):407–414.

- BUNCE, R., BOGERS, M., EVANS, D., HALADA, L., JONGMAN, R., MUCHER, C., BAUCH, B., de BLUST, G., PARR, T. et OLSVIG-WHITTAKER, L. (2013). The significance of habitats as indicators of biodiversity and their links to species. *Ecological Indicators*, 33:19–25.
- BUNNELL, F. (1999). Let's kill a panchreston : giving fragmentation meaning. *Forest fragmentation—wildlife and management implications*.
- BUYANTUYEV, A. et WU, J. (2006). Effects of thematic resolution on landscape pattern analysis. *Landscape Ecol*, 22(1):7–13.
- CACHO, N. I. et STRAUSS, S. Y. (2014). Occupation of bare habitats, an evolutionary precursor to soil specialization in plants. *PNAS*, 111(42):15132–15137.
- CAIN, D. H., RIITERS, K. et ORVIS, K. (1997). A multi-scale analysis of landscape statistics. *Landscape Ecology*, 12(4):199–212.
- CAMAACLANG, A. E., MARON, M., MARTIN, T. G. et POSSINGHAM, H. P. (2014). Current practices in the identification of critical habitat for threatened species. *Conservation Biology*, pages n/a–n/a.
- CARBONI, M., ZELENÝ, D. et ACOSTA, A. T. (2016). Measuring ecological specialization along a natural stress gradient using a set of complementary niche breadth indices. *J Veg Sci*, 27(5):892–903.
- CARDOSO, P. (2012). Habitats Directive species lists : urgent need of revision. *Insect Conservation and Diversity*, 5(2):169–174.
- CARO, T. (2010). *Conservation by proxy : indicator, umbrella, keystone, flagship, and other surrogate species*. Island Press.
- CARPENTER, J. (1956). An ecological glossary.
- CARRÉ, G., ROCHE, P., CHIFFLET, R., MORISON, N., BOMMARCO, R., HARRISON-CRIPPS, J., KREWENKA, K., POTTS, S. G., ROBERTS, S. P. M., RODET, G., SETTELE, J., STEFFAN-DEWENTER, I., SZENTGYÖRGYI, H., TSCHULIN, T., WESTPHAL, C., WOYCIECHOWSKI, M. et VAISSIÈRE, B. E. (2009). Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 133(1–2):40–47.
- CHALUMEAU, A. et BIRET, F. (2013). Méthodologie de cartographie phytosociologique en Europe : approches symphytosociologique et géosymphytosociologique. Synthèse bibliographique. Rapport technique, Rapport Institut de Géoarchitecture – Université de

- Bretagne occidentale, Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie.
- CHAN, K. M. A., BALVANERA, P., BENESSAIAH, K., CHAPMAN, M., DÍAZ, S., GÓMEZ-BAGGETHUN, E., GOULD, R., HANNAHS, N., JAX, K., KLAIN, S., LUCK, G. W., MARTÍN-LÓPEZ, B., MURACA, B., NORTON, B., OTT, K., PASCUAL, U., SATTERFIELD, T., TADAKI, M., TAGGART, J. et TURNER, N. (2016). Opinion : Why protect nature ? Rethinking values and the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(6):1462–1465.
- CHASE, J. et LEIBOLD, M. (2003). *Ecological Niches : Linking Classical and Contemporary Approaches*. Interspecific Interactions. University of Chicago Press.
- CHYTRÝ, M. (2008). Review : Vegetation of South Africa, Lesotho & Swaziland. *Folia Geobotanica*, 43(4):461–463.
- CHYTRÝ, M., SCHAMINÉE, J. H. et SCHWABE, A. (2011). Vegetation survey : a new focus for Applied Vegetation Science. *Applied Vegetation Science*, 14(4):435–439.
- CHYTRÝ, M., TICHÝ, L., HOLT, J. et DUKAT, Z. (2002). Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science*, 13(1):79–90.
- CLAVEL, J., JULLIARD, R. et DEVICTOR, V. (2011). Worldwide decline of specialist species : toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4):222–228.
- CLAVERO, M. et BROTONS, L. (2010). Functional homogenization of bird communities along habitat gradients : accounting for niche multidimensionality. *Global Ecology and Biogeography*, 19(5):684–696.
- CLEMENTS, F. E. (1905). *Research methods in ecology*. The University publishing company, Lincoln, Neb.
- CLEMENTS, F. E. (1916). *Plant succession : an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington.
- COLLEN, B., LOH, J., WHITMEE, S., MCRAE, L., AMIN, R. et BAILLIE, J. E. M. (2009). Monitoring change in vertebrate abundance : the living planet index. *Conservation Biology : The Journal of the Society for Conservation Biology*, 23(2):317–327.
- COOK, C. N., HOCKINGS, M. et CARTER, R. B. (2010). Conservation in the dark ? The information used to support management decisions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(4):181–186.

- CORBANE, C., LANG, S., PIPKINS, K., ALLEAUME, S., DESHAYES, M., GARCÍA MIL-LÁN, V. E., STRASSER, T., VANDEN BORRE, J., TOON, S. et MICHAEL, F. (2014). Remote sensing for mapping natural habitats and their conservation status – New opportunities and challenges. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*.
- CORD, A. et RÖDDER, D. (2011). Inclusion of habitat availability in species distribution models through multi-temporal remote-sensing data? *Ecological Applications*, 21(8): 3285–3298.
- CORD, A. F., KLEIN, D., MORA, F. et DECH, S. (2014). Comparing the suitability of classified land cover data and remote sensing variables for modeling distribution patterns of plants. *Ecological Modelling*, 272:129–140.
- CRACRAFT, J. (1989). Speciation and its ontology : the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. *Speciation and its Consequences*, pages 28–59.
- CUSHMAN, S. A., MCKELVEY, K. S., NOON, B. R. et MCGARIGAL, K. (2010). Use of Abundance of One Species as a Surrogate for Abundance of Others : Evaluating Species Surrogacy. *Conservation Biology*, 24(3):830–840.
- DAVIES, C. E., MOSS, D. et HILL, M. O. (2004). EUNIS Habitat Classification Revised 2004. Rapport technique, European Community.
- DAVIS, J. H. (1960). Proposals Concerning the Concept of Habitat and A Classification of Types. *Ecology*, 41(3):537–541.
- DÉBARRE, F. et GANDON, S. (2010). Evolution of specialization in a spatially continuous environment. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(5):1090–1099.
- DEGUINES, N., JULLIARD, R., de FLORES, M. et FONTAINE, C. (2012). The Whereabouts of Flower Visitors : Contrasting Land-Use Preferences Revealed by a Country-Wide Survey Based on Citizen Science. *PLoS ONE*, 7(9):e45822.
- DENNIS, R. L. H., DAPPORTO, L. et DOVER, J. W. (2014). Ten years of the resource-based habitat paradigm : the biotope-habitat issue and implications for conserving butterfly diversity. *Journal of Insect Biodiversity*, 2(8):1–32.
- DENNIS, R. L. H., SHREEVE, T. G. et DYCK, H. V. (2003). Towards a Functional Resource-Based Concept for Habitat : A Butterfly Biology Viewpoint. *Oikos*, 102(2):417–426.

- DEVICTOR, V., CLAVEL, J., JULLIARD, R., LAVERGNE, S., MOUILLOT, D., THUILLER, W., VENAIL, P., VILLÉGER, S. et MOUQUET, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47(1):15–25.
- DEVICTOR, V., JULLIARD, R., CLAVEL, J., JIGUET, F., LEE, A. et COUVET, D. (2008). Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2):252–261.
- DEVILLERS, P., DEVILLERS-TERSCHUREN, J. et LEDANT, J.-P. (1991). CORINE Biotopes Manual. Vol. 2. Habitats of the European Community. Rapport technique, Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- DI MININ, E. et MOILANEN, A. (2014). Improving the surrogacy effectiveness of charismatic megafauna with well-surveyed taxonomic groups and habitat types. *J Appl Ecol*, 51(2):281–288.
- DI MICELI, C., CARROLL, M., SOHLBERG, R., HUANG, C., HANSEN, M. et TOWNSHEND, J. (2011). Annual Global Automated MODIS Vegetation Continuous Fields (MOD44b) at 250 m Spatial Resolution for Data Years Beginning Day 65, 2000 - 2010. *Collection 5 Percent Tree Cover, University of Maryland, College Park, MD, USA*.
- DIRZO, R. et RAVEN, P. H. (2003). Global State of Biodiversity and Loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1):137–167.
- DIVÍŠEK, J., ZELENÝ, D., CULEK, M. et ŠT'ASTNÝ, K. (2014). Natural habitats matter : Determinants of spatial pattern in the composition of animal assemblages of the Czech Republic. *Acta Oecologica*, 59:7–17.
- DUELLI, P. (1997). Biodiversity evaluation in agricultural landscapes : An approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 62(2):81–91.
- DULAURENT, A.-M., PORTÉ, A., van HALDER, I., VÉTILLARD, F., MENASSIEU, P. et JACTEL, H. (2011). A case of habitat complementation in forest pests : Pine processionary moth pupae survive better in open areas. *Forest Ecology and Management*, 261(6):1069–1076.
- DUNNING, J. B., DANIELSON, B. J. et PULLIAM, H. R. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65(1):169–175.
- DUREN, K. R., BULER, J. J., JONES, W. et WILLIAMS, C. K. (2011). An improved multi-scale approach to modeling habitat occupancy of northern bobwhite. *The Journal of Wildlife Management*, 75(8):1700–1709.

- EGLINGTON, S. M., NOBLE, D. G. et FULLER, R. J. (2012). A meta-analysis of spatial relationships in species richness across taxa : Birds as indicators of wider biodiversity in temperate regions. *Journal for Nature Conservation*, 20(5):301–309.
- ELLIS, E. C., KLEIN GOLDEWIJK, K., SIEBERT, S., LIGHTMAN, D. et RAMANKUTTY, N. (2010). Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography*, 19(5):589–606.
- ELTON, C. S. (1927). *Animal ecology*. University of Chicago Press.
- ELTON, C. S. (1966). The Classification of Habitats. In *The Pattern of Animal Communities*, pages 62–79. Springer Netherlands.
- ENTLING, W., SCHMIDT, M. H., BACHER, S., BRANDL, R. et NENTWIG, W. (2007). Niche properties of Central European spiders : shading, moisture and the evolution of the habitat niche. *Global Ecology and Biogeography*, 16(4):440–448.
- EVANS, D. (2006). The Habitats of the European Union Habitats Directive. *Biology & Environment : Proceedings of the Royal Irish Academy*, 106(3):167–173.
- EVANS, D. (2012). Building the European Union’s Natura 2000 network. *Nature Conservation*, 1:11–26.
- EWALD, J. (2003). A critique for phytosociology. *Journal of Vegetation Science*, 14(2):291–296.
- FAHRIG, L., BAUDRY, J., BROTONS, L., BUREL, F. G., CRIST, T. O., FULLER, R. J., SIRAMI, C., SIRIWARDENA, G. M. et MARTIN, J.-L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2):101–112.
- FAHRIG, L., GIRARD, J., DURO, D., PASHER, J., SMITH, A., JAVOREK, S., KING, D., LINDSAY, K. F., MITCHELL, S. et TISCHENDORF, L. (2015). Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200:219–234.
- FARAWAY, J. J. (2005). *Extending the Linear Model with R : Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models*. CRC Press.
- FISCHER, J. et LINDENMAYER, D. (2006). Beyond fragmentation : the continuum model for fauna research and conservation in human-modified landscapes. *Oikos*, 112(2):473–480.

- FLAHAULT, C. et SCHRÖTER, C. (1910). *Phytogeographische Nomenklatur : Berichte und Vorschläge*. Zürcher & Furrer, Zürich.
- FLEISHMAN, E. et MURPHY, D. D. (2009). A Realistic Assessment of the Indicator Potential of Butterflies and Other Charismatic Taxonomic Groups. *Conservation Biology*, 23(5):1109–1116.
- FRIEDL, M. A., MCIVER, D. K., HODGES, J. C. F., ZHANG, X. Y., MUCHONEY, D., STRAHLER, A. H., WOODCOCK, C. E., GOPAL, S., SCHNEIDER, A., COOPER, A., BACCINI, A., GAO, F. et SCHAAF, C. (2002). Global land cover mapping from MODIS : algorithms and early results. *Remote Sensing of Environment*, 83(1–2):287–302.
- FUTUYMA, D. J. et MORENO, G. (1988). The Evolution of Ecological Specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19(1):207–233.
- GAILLARD, J.-M., HEBBLEWHITE, M., LOISON, A., FULLER, M., POWELL, R., BASILLE, M. et MOORTER, B. V. (2010). Habitat–performance relationships : finding the right metric at a given spatial scale. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 365(1550):2255–2265.
- GAMS, H. (1918). Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. *Vierteljahrsch. d. Naturf. Ges. in Zürich*, (63).
- GILLESPIE, T. W., FOODY, G. M., ROCCHINI, D., GIORGI, A. P. et SAATCHI, S. (2008). Measuring and modelling biodiversity from space. *Progress in Physical Geography*, 32(2):203–221.
- GIMONA, A., MESSEGER, P. et OCCHI, M. (2009). CORINE-based landscape indices weakly correlate with plant species richness in a northern European landscape transect. *Landscape Ecology*, 24(1):53–64.
- GOLLAN, J. R., ASHCROFT, M. B., CASSIS, G., DONNELLY, A. P. et LASSAU, S. A. (2009). Testing common habitat-based surrogates of invertebrate diversity in a semi-arid rangeland. *Biodivers Conserv*, 18(5):1147–1159.
- GOSSELIN, F. (2012). Improving approaches to the analysis of functional and taxonomic biotic homogenization : beyond mean specialization. *J Ecol*, 100(6):1289–1295.
- GRINNELL, J. (1917a). Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist*, pages 115–128.
- GRINNELL, J. (1917b). The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, pages 427–433.

- GUINOCHET, M. (1973). *Phytosociologie*. Masson.
- GUISAN, A., TINGLEY, R., BAUMGARTNER, J. B., NAUJOKAITIS-LEWIS, I., SUTCLIFFE, P. R., TULLOCH, A. I. T., REGAN, T. J., BROTONS, L., McDONALD-MADDEN, E., MANTYKA-PRINGLE, C., MARTIN, T. G., RHODES, J. R., MAGGINI, R., SETTERFIELD, S. A., ELITH, J., SCHWARTZ, M. W., WINTLE, B. A., BROENNIMANN, O., AUSTIN, M., FERRIER, S., KEARNEY, M. R., POSSINGHAM, H. P. et BUCKLEY, Y. M. (2013). Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, 16(12):1424–1435.
- GUSTAFSON, E. J. (1998). Quantifying Landscape Spatial Pattern : What Is the State of the Art ? *Ecosystems*, 1(2):143–156.
- HAGLER, J. R., MUELLER, S., TEUBER, L. R., MACHTELEY, S. A. et DEYNZE, A. V. (2011). Foraging range of honey bees, *Apis mellifera*, in alfalfa seed production fields. *Journal of Insect Science*, 11(1):144.
- HAILA, Y. (2002). A Conceptual Genealogy of Fragmentation Research : From Island Biogeography to Landscape Ecology*. *Ecological Applications*, 12(2):321–334.
- HALL, L. S., KRAUSMAN, P. R. et MORRISON, M. L. (1997). The Habitat Concept and a Plea for Standard Terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 25(1):173–182.
- HANSKI, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396(6706):41–49.
- HASKELL, E. F. (1940). Mathematical Systematization of "Environment," "Organism" and "Habitat". *Ecology*, 21(1):1–16.
- HAYLOCK, M. R., HOFSTRA, N., KLEIN TANK, A. M. G., KLOK, E. J., JONES, P. D. et NEW, M. (2008). A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. *J. Geophys. Res.*, 113(D20):D20119.
- HENCKEL, L. (2015). *Effet de l'hétérogénéité des paysages agricoles (composition et configuration) et de l'intensification des pratiques culturales sur la structure des communautés écologiques (oiseaux et adventices) en systèmes intensifs tempérés*. Université de Montpellier II, Montpellier, France.
- HEY, J., WAPLES, R. S., ARNOLD, M. L., BUTLIN, R. K. et HARRISON, R. G. (2003). Understanding and confronting species uncertainty in biology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(11):597–603.
- HIRZEL, A. H. et LE LAY, G. (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*, 45(5):1372–1381.

- HOLLAND, J. D., FAHRIG, L. et CAPPUCCINO, N. (2005). Body size affects the spatial scale of habitat–beetle interactions. *Oikos*, 110(1):101–108.
- HOLT, R. D. et GOMULKIEWICZ, R. (2004). Conservation implications of niche conservatism and evolution in heterogeneous environments. *Evolutionary conservation biology*. Cambridge University Press, Cambridge, pages 244–264.
- HORNE, B. V. (1983). Density as a Misleading Indicator of Habitat Quality. *The Journal of Wildlife Management*, 47(4):893–901.
- HORNING, N., éditeur (2010). *Remote sensing for ecology and conservation : a handbook of techniques*. Techniques in ecology and conservation series. Oxford University Press, Oxford ; New york.
- HOWARD, C., STEPHENS, P. A., PEARCE-HIGGINS, J. W., GREGORY, R. D. et WILLIS, S. G. (2015). The drivers of avian abundance : patterns in the relative importance of climate and land use. *Global Ecology and Biogeography*, pages n/a–n/a.
- HUNTER JR., M., WESTGATE, M., BARTON, P., CALHOUN, A., PIERSON, J., TULLOCH, A., BEGER, M., BRANQUINHO, C., CARO, T., GROSS, J., HEINO, J., LANE, P., LONGO, C., MARTIN, K., MCDOWELL, W. H., MELLIN, C., SALO, H. et LINDENMAYER, D. (2016). Two roles for ecological surrogacy : Indicator surrogates and management surrogates. *Ecological Indicators*, 63:121–125.
- HUTCHINSON, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*, 22:415–427.
- ICHTER, J., EVANS, D. et RICHARD, D. (2014). Terrestrial habitat mapping in Europe : an overview — European Environment Agency (EEA). Publication, MNHN, EEA. This is a joint MNHN-EEA report. Identification, description, classification and mapping of natural and semi-natural habitats are gaining recognition in the sphere of environmental policy implementation. Although plant science remains at the core of the approach, habitat mapping increasingly finds applications in land planning and management and is often a necessary step in preparing nature and biodiversity conservation plans.
- IUCN (2014). La Liste rouge des écosystèmes en France, Habitats forestiers de France métropolitaine, Bilan de l'exercice d'application et préconisations. Rapport technique, IUCN Comité français, Paris.
- JACKSON, H. B. et FAHRIG, L. (2012). What size is a biologically relevant landscape ? *Landscape Ecol*, 27(7):929–941.

- JACKSON, H. B. et FAHRIG, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, 24(1):52–63.
- JEANMOUGIN, M., PLATTNER, G., PORCHER, E., JULLIARD, R., TOUROULT, J. et PONCET, L. (2014). Synthèse bibliographique des changements d'échelles cartographiques et des relations écologiques entre les espèces et leurs habitats. Rapport technique, SPN-CESCO-MNHN, MEDDE, Paris.
- JOLLY, C. J. (2014). A darwinian species definition and its implications. *Evol. Anthropol.*, 23(1):36–38.
- JOLY, D., BROSSARD, T., CARDOT, H., CAVAILHES, J., HILAL, M. et WAVRESKY, P. (2010). Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeo : European Journal of Geography*.
- JULLIARD, R., CLAVEL, J., DEVICTOR, V., JIGUET, F. et COUVET, D. (2006). Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters*, 9(11):1237–1244.
- JULLIARD, R. et JIGUET, F. (2002). Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France. *Alauda*, 70:137–147.
- JUUTINEN, A., MÖNKKÖNEN, M. et OLLIKAINEN, M. (2008). Do environmental diversity approaches lead to improved site selection? A comparison with the multi-species approach. *Forest Ecology and Management*, 255(11):3750–3757.
- KEARNEY, M. (2006). Habitat, environment and niche : what are we modelling? *Oikos*, 115(1):186–191.
- KEITH, D. A., RODRÍGUEZ, J. P., BROOKS, T. M., BURGMAN, M. A., BARROW, E. G., BLAND, L., COMER, P. J., FRANKLIN, J., LINK, J., MCCARTHY, M. A., MILLER, R. M., MURRAY, N. J., NEL, J., NICHOLSON, E., OLIVERA-MIRANDA, M. A., REGAN, T. J., RODRÍGUEZ-CLARK, K. M., ROUGET, M. et SPALDING, M. D. (2015). The IUCN red list of ecosystems : Motivations, challenges and applications. *Conservation Letters*, pages n/a–n/a.
- KEITH, D. A., RODRÍGUEZ, J. P., RODRÍGUEZ-CLARK, K. M., NICHOLSON, E., AAPALA, K., ALONSO, A., ASMUSSEN, M., BACHMAN, S., BASSET, A., BARROW, E. G., BENSON, J. S., BISHOP, M. J., BONIFACIO, R., BROOKS, T. M., BURGMAN, M. A., COMER, P., COMÍN, F. A., ESSL, F., FABER-LANGENDOEN, D., FAIRWEATHER, P. G., HOLDAWAY, R. J., JENNINGS, M., KINGSFORD, R. T., LESTER, R. E., NALLY, R. M., MCCARTHY, M. A., MOAT, J., OLIVEIRA-MIRANDA, M. A., PISANU, P., POULIN, B.,

- REGAN, T. J., RIECKEN, U., SPALDING, M. D. et ZAMBRANO-MARTÍNEZ, S. (2013). Scientific Foundations for an IUCN Red List of Ecosystems. *PLoS ONE*, 8(5):e62111.
- KENNEDY, C. M., LONSDORF, E., NEEL, M. C., WILLIAMS, N. M., RICKETTS, T. H., WINFREE, R., BOMMARCO, R., BRITAIN, C., BURLEY, A. L., CARIVEAU, D., CARVALHEIRO, L. G., CHACOFF, N. P., CUNNINGHAM, S. A., DANFORTH, B. N., DUDENHÖFFER, J.-H., ELLE, E., GAINES, H. R., GARIBALDI, L. A., GRATTON, C., HOLZSCHUH, A., ISAACS, R., JAVOREK, S. K., JHA, S., KLEIN, A. M., KREWENKA, K., MANDELIK, Y., MAYFIELD, M. M., MORANDIN, L., NEAME, L. A., OTIENO, M., PARK, M., POTTS, S. G., RUNDLÖF, M., SAEZ, A., STEFFAN-DEWENTER, I., TAKI, H., VIANA, B. F., WESTPHAL, C., WILSON, J. K., GREENLEAF, S. S. et KREMEN, C. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol Lett*, 16(5):584–599.
- KERBIRIOU, C., LE VIOL, I., JIGUET, F. et DEVICTOR, V. (2009). More species, fewer specialists : 100 years of changes in community composition in an island biogeographical study. *Diversity and Distributions*, 15(4):641–648.
- KERR, J. T. et OSTROVSKY, M. (2003). From space to species : ecological applications for remote sensing. *Trends Ecol. Evol.*, 18(6):299–305. WOS :000183516000012.
- KRAFT, N. J. B., ADLER, P. B., GODOY, O., JAMES, E. C., FULLER, S. et LEVINE, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Funct Ecol*, 29(5):592–599.
- KRAUSMAN, P. R. et MORRISON, M. L. (2016). Another plea for standard terminology. *Jour. Wild. Mgmt.*, pages n/a–n/a.
- KREMEN, C. (2005). Managing ecosystem services : what do we need to know about their ecology ? *Ecology Letters*, 8(5):468–479.
- LANGANKE, T. (2013). GIO land (GMES/Copernicus initial operations land) High Resolution Layers (HRLs) – summary of product specifications.
- LAWLER, J. J. et WHITE, D. (2008). Assessing the mechanisms behind successful surrogates for biodiversity in conservation planning. *Animal Conservation*, 11(4):270–280.
- LECHNER, A. M., LANGFORD, W. T., BEKESSY, S. A. et JONES, S. D. (2012). Are landscape ecologists addressing uncertainty in their remote sensing data ? *Landscape Ecol*, 27(9):1249–1261.
- LECHNER, A. M. et RHODES, J. R. (2016). Recent Progress on Spatial and Thematic Resolution in Landscape Ecology. *Curr Landscape Ecol Rep*, pages 1–8.

- LINDENMAYER, D. B., BARTON, P. S., LANE, P. W., WESTGATE, M. J., MCBURNEY, L., BLAIR, D., GIBBONS, P. et LIKENS, G. E. (2014). An Empirical Assessment and Comparison of Species-Based and Habitat-Based Surrogates : A Case Study of Forest Vertebrates and Large Old Trees. *PLoS ONE*, 9(2):e89807.
- LINDENMAYER, D. B. et FISCHER, J. (2007). Tackling the habitat fragmentation pantheon. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(3):127–132.
- LOCKWOOD, M. (2006). Global protected area framework. *Managing protected areas : A global guide*, pages 73–100.
- LOVELAND, T. R. et BELWARD, A. S. (1997). The IGBP-DIS global 1km land cover data set, DISCover : First results. *International Journal of Remote Sensing*, 18(15):3289–3295.
- LUOTO, M., VIRKKALA, R. et HEIKKINEN, R. K. (2007). The role of land cover in bioclimatic models depends on spatial resolution. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1):34–42.
- MACARTHUR, R. H. et WILSON, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. Google-Books-ID : a10cdkywhVgC.
- MACE, G. M. (2004). The role of taxonomy in species conservation. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 359(1444):711–719.
- MACE, G. M., NORRIS, K. et FITTER, A. H. (2012). Biodiversity and ecosystem services : a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(1):19–26.
- MALLET, J. (1995). A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(7):294–299.
- MALLET, J. (2008). Mayr's view of Darwin : was Darwin wrong about speciation? *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(1):3–16.
- MASON, H. L. et LANGENHEIM, J. H. (1957). Language Analysis and the Concept "Environment". *Ecology*, 38(2):325–340.
- MATTHIOPOULOS, J., FIEBERG, J., AARTS, G., BEYER, H. L., MORALES, J. M. et HAYDON, D. T. (2015). Establishing the link between habitat selection and animal population dynamics. *Ecological Monographs*, 85(3):413–436.
- MAYR, E. (1942). *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*. Harvard University Press.

- MAYR, E. (1963). Animal species and evolution. *Animal species and their evolution*.
- MAZEROLLE, M. J. et VILLARD, M.-A. (1999). Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance : A review. *Écoscience*, 6(1):117–124.
- MCBRIDE, M. F., FIDLER, F. et BURGMAN, M. A. (2012). Evaluating the accuracy and calibration of expert predictions under uncertainty : predicting the outcomes of ecological research : Evaluating expert predictions under uncertainty. *Diversity and Distributions*, 18(8):782–794.
- MCGARIGAL, K., CUSHMAN, S. et ENE, E. (2012). FRAGSTATS v4 : Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following web site : <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>.
- MIGUET, P., JACKSON, H. B., JACKSON, N. D., MARTIN, A. E. et FAHRIG, L. (2016). What determines the spatial extent of landscape effects on species ? *Landscape Ecol*, 31(6):1177–1194.
- MIMET, A., MAUREL, N., PELLISSIER, V., SIMON, L. et JULLIARD, R. (2014). Towards a unique landscape description for multi-species studies : A model comparison with common birds in a human-dominated French region. *Ecological Indicators*, 36:19–32.
- MITCHELL, S. C. (2005). How useful is the concept of habitat ? - a critique. *Oikos*, 110(3):634–638.
- MONNET, A.-C., HARDOUIN, L. A., ROBERT, A., HINGRAT, Y. et JIGUET, F. (2014). Evidence of a link between demographic rates and species habitat suitability from post release movements in a reinforced bird population. *Oikos*, pages n/a–n/a.
- MOREIRA, E. F., BOSCOLO, D. et VIANA, B. F. (2015). Spatial Heterogeneity Regulates Plant-Pollinator Networks across Multiple Landscape Scales. *PLoS ONE*, 10(4):e0123628.
- MOSS, D. (2005). How was EUNIS habitats constructed ? How were the original divisions made and levels decided ? Rapport technique, Dorian Ecological Information Ltd.
- MUELLER, T., SELVA, N., PUGACEWICZ, E. et PRINS, E. (2009). Scale-sensitive landscape complementation determines habitat suitability for a territorial generalist. *Ecography*, 32(2):345–353.

- MURPHY, D. D. et NOON, B. D. (1991). Coping with uncertainty in wildlife biology. *The Journal of wildlife management*, pages 773–782.
- MURPHY, D. D. et WEILAND, P. S. (2016). Guidance on the Use of Best Available Science under the U.S. Endangered Species Act. *Environmental Management*, pages 1–14.
- MYŠÁK, J. et HORSÁK, M. (2014). Biodiversity surrogate effectiveness in two habitat types of contrasting gradient complexity. *Biodiversity and Conservation*.
- MYKRÄ, H., HEINO, J. et MUOTKA, T. (2007). Scale-related patterns in the spatial and environmental components of stream macroinvertebrate assemblage variation. *Global Ecology and Biogeography*, 16(2):149–159.
- NEWBOLD, T., HUDSON, L. N., HILL, S. L. L., CONTU, S., GRAY, C. L., SCHARLEMANN, J. P. W., BÖRGER, L., PHILLIPS, H. R. P., SHEIL, D., LYSENKO, I. et PURVIS, A. (2016). Global patterns of terrestrial assemblage turnover within and among land uses. *Ecography*, pages n/a–n/a.
- NEWBOLD, T., HUDSON, L. N., HILL, S. L. L., CONTU, S., LYSENKO, I., SENIOR, R. A., BÖRGER, L., BENNETT, D. J., CHOIMES, A., COLLEN, B., DAY, J., DE PALMA, A., DÍAZ, S., ECHEVERRIA-LONDOÑO, S., EDGAR, M. J., FELDMAN, A., GARON, M., HARRISON, M. L. K., ALHUSSEINI, T., INGRAM, D. J., ITESCU, Y., KATTGE, J., KEMP, V., KIRKPATRICK, L., KLEYER, M., CORREIA, D. L. P., MARTIN, C. D., MEIRI, S., NOVOSOLOV, M., PAN, Y., PHILLIPS, H. R. P., PURVES, D. W., ROBINSON, A., SIMPSON, J., TUCK, S. L., WEIHER, E., WHITE, H. J., EWERS, R. M., MACE, G. M., SCHARLEMANN, J. P. W. et PURVIS, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545):45–50.
- NICHOLS, G. E. (1917). *The interpretation and application of certain terms and concepts in the ecological classification of plant communities*. [Place of publication not identified].
- NOON, B. R., MCKELVEY, K. S. et DICKSON, B. G. (2008). Multispecies conservation planning on U. S. federal lands. In MILLSPAUGH, J. J. et THOMPSON, F. R., éditeurs : *Models for planning wildlife conservation in large landscapes*, pages 51–83. Elsevier Science, San Diego, California.
- NORVELL, R. E., EDWARDS, T. C. et HOWE, F. P. (2014). Habitat management for surrogate species has mixed effects on non-target species in the sagebrush steppe. *Jour. Wild. Mgmt.*, 78(3):456–462.
- NOSS, R. F. (1996). The Naturalists Are Dying off. *Conservation Biology*, 10(1):1–3.

- ODUM, E. P. (1971). *Fundamentals of ecology, 3rd edn*, volume 3. Saunders Philadelphia.
- OLIVER, T. H. et ROY, D. B. (2015). The pitfalls of ecological forecasting. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115(3):767–778.
- ORDÓÑEZ-GÓMEZ, J. D., ARROYO-RODRÍGUEZ, V., NICASIO-ARZETA, S. et CRISTÓBAL-AZKARATE, J. (2015). Which is the appropriate scale to assess the impact of landscape spatial configuration on the diet and behavior of spider monkeys? *Am. J. Primatol.*, 77(1):56–65.
- ORFORD, K. A., VAUGHAN, I. P. et MEMMOTT, J. (2015). The forgotten flies : the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 282(1805):20142934.
- OTTINGER, D. (2011). *Surréalisme*. Editions du Centre Pompidou, Paris, France.
- QUIN, A., AVIRON, S., DOVER, J. et BUREL, F. (2004). Complementation/supplementation of resources for butterflies in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 103(3):473–479.
- PATRÍCIO-ROBERTO, G. B. et CAMPOS, M. J. O. (2014). Aspects of Landscape and Pollinators—What is Important to Bee Conservation? *Diversity*, 6(1):158–175.
- PELLISSIER, L., ROHR, R. P., NDIRIBE, C., PRADERVAND, J.-N., SALAMIN, N., GUISSAN, A. et WISZ, M. (2013). Combining food web and species distribution models for improved community projections. *Ecology and Evolution*, 3(13):4572–4583.
- PEREIRA, H. M., FERRIER, S., WALTERS, M., GELLER, G. N., JONGMAN, R. H. G., SCHOLES, R. J., BRUFORD, M. W., BRUMMITT, N., BUTCHART, S. H. M., CARDOSO, A. C., COOPS, N. C., DULLOO, E., FAITH, D. P., FREYHOF, J., GREGORY, R. D., HEIP, C., HÖFT, R., HURTT, G., JETZ, W., KARP, D. S., MCGEOCH, M. A., OBURA, D., ONODA, Y., PETTORELLI, N., REYERS, B., SAYRE, R., SCHARLEMANN, J. P. W., STUART, S. N., TURAK, E., WALPOLE, M. et WEGMANN, M. (2013). Essential Biodiversity Variables. *Science*, 339(6117):277–278.
- PEREIRA, H. M., NAVARRO, L. M. et MARTINS, I. S. (2012). Global Biodiversity Change : The Bad, the Good, and the Unknown. *Annual Review of Environment and Resources*, 37(1):25–50.
- PETERS, R. H. (1991). *A critique for ecology*. Cambridge University Press.
- PETERSON, A. T. (2011). Ecological niche conservatism : a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38(5):817–827.

- PETTORELLI, N., LAURANCE, W. F., O'BRIEN, T. G., WEGMANN, M., NAGENDRA, H. et TURNER, W. (2014). Satellite remote sensing for applied ecologists : opportunities and challenges. *J Appl Ecol*, 51(4):839–848.
- PIMM, S. L., JENKINS, C. N., ABELL, R., BROOKS, T. M., GITTLEMAN, J. L., JOPPA, L. N., RAVEN, P. H., ROBERTS, C. M. et SEXTON, J. O. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344(6187): 1246752.
- PLASSMANN, F. et KHANNA, N. (2007). Assessing the Precision of Turning Point Estimates in Polynomial Regression Functions. *Econometric Reviews*, 26(5):503–528.
- POCHEVILLE, A. (2015). The Ecological Niche : History and Recent Controversies. In HEAMS, T., HUNEMAN, P., LECOINTRE, G. et SILBERSTEIN, M., éditeurs : *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences*, pages 547–586. Springer Netherlands.
- POISOT, T., BEVER, J. D., NEMRI, A., THRALL, P. H. et HOCHBERG, M. E. (2011). A conceptual framework for the evolution of ecological specialisation. *Ecology Letters*, 14(9):841–851.
- POPE, S. E., FAHRIG, L. et MERRIAM, H. G. (2000). Landscape Complementarity and Metapopulation Effects on Leopard Frog Populations. *ResearchGate*, 81(9):2498–2508.
- QUEIROZ, K. (1998). The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation.
- QUEIROZ, K. d. (2005). Ernst Mayr and the modern concept of species. *PNAS*, 102(suppl 1):6600–6607.
- QUEIROZ, K. D. (2007). Species Concepts and Species Delimitation. *Syst Biol*, 56(6):879–886.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2014). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria, r foundation for statistical computing édition.
- RADER, R., BARTOMEUS, I., GARIBALDI, L. A., GARRATT, M. P. D., HOWLETT, B. G., WINFREE, R., CUNNINGHAM, S. A., MAYFIELD, M. M., ARTHUR, A. D., ANDERSSON, G. K. S., BOMMARCO, R., BRITAIN, C., CARVALHEIRO, L. G., CHACOFF, N. P., ENTLING, M. H., FOULLY, B., FREITAS, B. M., GEMMILL-HERREN, B., GHAZOUL, J., GRIFFIN, S. R., GROSS, C. L., HERBERTSSON, L., HERZOG, F., HIPÓLITO, J., JAGGAR, S., JAUKER, F., KLEIN, A.-M., KLEIJN, D., KRISHNAN, S., LEMOS, C. Q., LINDSTRÖM, S. A. M., MANDELIK, Y., MONTEIRO, V. M., NELSON, W., NILSSON, L.,

- PATTEMORE, D. E., PEREIRA, N. d. O., PISANTY, G., POTTS, S. G., REEMER, M., RUNDLÖF, M., SHEFFIELD, C. S., SCHEPER, J., SCHÜEPP, C., SMITH, H. G., STANLEY, D. A., STOUT, J. C., SZENTGYÖRGYI, H., TAKI, H., VERGARA, C. H., VIANA, B. F. et WOYCIECHOWSKI, M. (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *PNAS*, 113(1):146–151.
- RAVIGNÉ, V., DIECKMANN, U., OLIVIERI, I., TAYLOR, A. E. P. D. et WHITLOCK, E. M. C. (2009). Live Where You Thrive : Joint Evolution of Habitat Choice and Local Adaptation Facilitates Specialization and Promotes Diversity. *The American Naturalist*, 174(4):E141–E169.
- RECIO, M. R., MATHIEU, R., HALL, G. B., MOORE, A. B. et SEDDON, P. J. (2013). Landscape resource mapping for wildlife research using very high resolution satellite imagery. *Methods in Ecology and Evolution*, pages n/a–n/a.
- REIF, J., JIGUET, F. et ŠŤASTNÝ, K. (2010). Habitat specialization of birds in the Czech Republic : comparison of objective measures with expert opinion. *Bird Study*, 57(2):197–212.
- REIF, J., STORCH, D. et ŠÍMOVÁ, I. (2008). The Effect of Scale-Dependent Habitat Gradients on the Structure of Bird Assemblages in the Czech Republic. *Acta Ornithologica*, 43(2):197–206.
- REINERS, W. A., LOCKWOOD, J. A., REINERS, D. S. et PRAGER, S. D. (2016). 100 years of ecology : what are our concepts and are they useful? *Ecological Monographs*.
- REKDAL, Y. et BRYN, A. (2010). Mapping of vegetation in Norway. *eds. anders Bryn, Wenche dramstad & Wendy fjellstad*, 1:93.
- RODRIGUES, A. S. et BROOKS, T. M. (2007). Shortcuts for Biodiversity Conservation Planning : The Effectiveness of Surrogates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1):713–737.
- ROSSI, J. P. et van HALDER, I. (2010). Towards indicators of butterfly biodiversity based on a multiscale landscape description. *Ecological Indicators*, 10(2):452–458.
- RUSE, M. (1969). Definitions of Species in Biology. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 20(2):97–119.
- SARRAZIN, F. et LECOMTE, J. (2016). Evolution in the Anthropocene. *Science*, 351(6276):922–923.

- SCHINDLER, S., von WEHRDEN, H., POIRAZIDIS, K., WRBKA, T. et KATI, V. (2013). Multiscale performance of landscape metrics as indicators of species richness of plants, insects and vertebrates. *Ecological Indicators*, 31:41–48.
- SCHLOSSBERG, S. et KING, D. I. (2009). Modeling Animal Habitats Based on Cover Types : A Critical Review. *Environmental Management*, 43(4):609–618.
- SENAPATHI, D., CARVALHEIRO, L. G., BIESMEIJER, J. C., DODSON, C.-A., EVANS, R. L., MCKERCHAR, M., MORTON, R. D., MOSS, E. D., ROBERTS, S. P. M., KUNIN, W. E. et POTTS, S. G. (2015). The impact of over 80 years of land cover changes on bee and wasp pollinator communities in England. *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 282(1806):20150294.
- SERGIO, F., NEWTON, I. et MARCHESI, L. (2008). Top predators and biodiversity : much debate, few data. *Journal of Applied Ecology*, 45(3):992–999.
- SEXTON, J. O., SONG, X.-P., FENG, M., NOOJIPADY, P., ANAND, A., HUANG, C., KIM, D.-H., COLLINS, K. M., CHANNAN, S., DIMICELI, C. et TOWNSHEND, J. R. (2013). Global, 30-m resolution continuous fields of tree cover : Landsat-based rescaling of MODIS vegetation continuous fields with lidar-based estimates of error. *International Journal of Digital Earth*, 6(5):427–448.
- SIMPSON, G. G. (1951). The Species Concept. *Evolution*, 5(4):285–298.
- SOGA, M. et GASTON, K. J. (2016). Extinction of experience : the loss of human-nature interactions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(2):94–101.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1977). Habitat, the Templet for Ecological Strategies ? *Journal of Animal Ecology*, 46(2):337–365.
- ST-LOUIS, V., PIDGEON, A. M., CLAYTON, M. K., LOCKE, B. A., BASH, D. et RADELOFF, V. C. (2009). Satellite image texture and a vegetation index predict avian biodiversity in the Chihuahuan Desert of New Mexico. *Ecography*, 32(3):468–480.
- ST-LOUIS, V., PIDGEON, A. M., KUEMMERLE, T., SONNENSCHN, R., RADELOFF, V. C., CLAYTON, M. K., LOCKE, B. A., BASH, D. et HOSTERT, P. (2014). Modelling avian biodiversity using raw, unclassified satellite imagery. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, 369(1643):20130197.
- STEFFAN-DEWENTER, I., MÜNZENBERG, U., BÜRGER, C., THIES, C. et TSCHARNTKE, T. (2002). Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, 83(5):1421–1432.

- STEIN, A. et KREFT, H. (2014). Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biol Rev*, pages n/a–n/a.
- SUÁREZ-SEOANE, S. et BAUDRY, J. (2002). Scale dependence of spatial patterns and cartography on the detection of landscape change : relationships with species' perception. *Ecography*, 25(4):499–511.
- TELLERÍA, J. L. (2016). Wildlife Habitat Requirements : Concepts and Research Approaches. In MATEO, R., ARROYO, B. et GARCIA, J. T., éditeurs : *Current Trends in Wildlife Research*, numéro 1 de Wildlife Research Monographs, pages 79–95. Springer International Publishing. DOI : 10.1007/978-3-319-27912-1_4.
- TEYSSÈDRE, A. et ROBERT, A. (2014). Contrasting effects of habitat reduction, conversion and alteration on neutral and non neutral biological communities. *Oikos*, pages no–no.
- THORNHILL, I., LOISELLE, S., LIND, K. et OPHOF, D. (2016). The Citizen Science Opportunity for Researchers and Agencies. *BioScience*, page biw089.
- THUILLER, W., ARAÚJO, M. B. et LAVOREL, S. (2004a). Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? : Do land-cover data improve bioclimatic models? *Journal of Biogeography*, 31(3):353–361.
- THUILLER, W., BROTONS, L., ARAÚJO, M. B. et LAVOREL, S. (2004b). Effects of restricting environmental range of data to project current and future species distributions. *Ecography*, 27(2):165–172.
- THUILLER, W., LAVOREL, S., MIDGLEY, G., LAVERGNE, S. et REBELO, T. (2004c). Relating Plant Traits and Species Distributions Along Bioclimatic Gradients for 88 Leucadendron Taxa. *Ecology*, 85(6):1688–1699.
- TILMAN, D., MAY, R. M., LEHMAN, C. L. et NOWAK, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371(6492):65–66.
- TITEUX, N., HENLE, K., MIHOUB, J.-B. et BROTONS, L. (2016a). Climate change distracts us from other threats to biodiversity. *Front Ecol Environ*, 14(6):291–291.
- TITEUX, N., HENLE, K., MIHOUB, J.-B., REGOS, A., GEIJZENDORFFER, I. R., CRAMER, W., VERBURG, P. H. et BROTONS, L. (2016b). Biodiversity scenarios neglect future land-use changes. *Glob Change Biol*, 22(7):2505–2515.
- TÔRRES, N. M., DE MARCO, P., SANTOS, T., SILVEIRA, L., de ALMEIDA JÁCOMO, A. T. et DINIZ-FILHO, J. A. F. (2012). Can species distribution modelling provide estimates

- of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. *Diversity and Distributions*, 18(6):615–627.
- TUANMU, M.-N. et JETZ, W. (2014). A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modelling. *Global Ecology and Biogeography*, pages n/a–n/a.
- TURNER, M. G. (1989). Landscape Ecology : The Effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20:171–197.
- TURNER, M. G., O'NEILL, R. V., GARDNER, R. H. et MILNE, B. T. (1989). Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape Ecol*, 3(3-4):153–162.
- TURNER, W., RONDININI, C., PETTORELLI, N., MORA, B., LEIDNER, A. K., SZANTOI, Z., BUCHANAN, G., DECH, S., DWYER, J., HEROLD, M., KOH, L. P., LEIMGRUBER, P., TAUBENBOECK, H., WEGMANN, M., WIKELSKI, M. et WOODCOCK, C. (2015). Free and open-access satellite data are key to biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 182:173–176.
- UDVARDY, M. F. D. (1959). Notes on the Ecological Concepts of Habitat, Biotope and Niche. *Ecology*, 40(4):725–728.
- UNGLAUB, B., STEINFARTZ, S., DRECHSLER, A. et SCHMIDT, B. R. (2015). Linking habitat suitability to demography in a pond-breeding amphibian. *Front Zool*, 12.
- VALLECILLO, S., MAES, J., POLCE, C. et LAVALLE, C. (2016). A habitat quality indicator for common birds in Europe based on species distribution models. *Ecological Indicators*, 69:488–499.
- VANDEN BORRE, J., PAELINCKX, D., MÜCHER, C. A., KOOISTRA, L., HAEST, B., DE BLUST, G. et SCHMIDT, A. M. (2011). Integrating remote sensing in Natura 2000 habitat monitoring : Prospects on the way forward. *Journal for Nature Conservation*, 19(2):116–125.
- VERA, F. W. M. (2000). *Grazing ecology and forest history*. CABI publishing.
- VERBURG, P. H., NEUMANN, K. et NOL, L. (2011). Challenges in using land use and land cover data for global change studies. *Global Change Biology*, 17(2):974–989.
- WEBB, C. O., ACKERLY, D. D., MCPEEK, M. A. et DONOGHUE, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33(1):475–505.

- WESTGATE, M. J., BARTON, P. S., LANE, P. W. et LINDENMAYER, D. B. (2014). Global meta-analysis reveals low consistency of biodiversity congruence relationships. *Nat Commun*, 5.
- WHITTAKER, R. H., LEVIN, S. A. et ROOT, R. B. (1973). Niche, Habitat, and Ecotope. *The American Naturalist*, 107(955):321–338.
- WIENS, J. A. (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, 3(4):385–397.
- WIENS, J. J., ACKERLY, D. D., ALLEN, A. P., ANACKER, B. L., BUCKLEY, L. B., CORNELL, H. V., DAMSCHEN, E. I., JONATHAN DAVIES, T., GRYTNES, J.-A., HARRISON, S. P., HAWKINS, B. A., HOLT, R. D., MCCAIN, C. M. et STEPHENS, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13(10):1310–1324.
- WILHERE, G. F. (2016). The role of scientists in statutory interpretation of the endangered species act. *Conservation Biology*, pages n/a–n/a.
- WISZ, M. S., POTTIER, J., KISSLING, W. D., PELLISSIER, L., LENOIR, J., DAMGAARD, C. F., DORMANN, C. F., FORCHHAMMER, M. C., GRYTNES, J. et GUISAN, A. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species : implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, 88(1):15–30.
- WU, J. (2004). Effects of changing scale on landscape pattern analysis : scaling relations. *Landscape Ecology*, 19(2):125–138.
- YAPP, R. H. (1922). The Concept of Habitat. *Journal of Ecology*, 10(1):1–17.
- YOUNG, J. C., WAYLEN, K. A., SARKKI, S., ALBON, S., BAINBRIDGE, I., BALIAN, E., DAVIDSON, J., EDWARDS, D., FAIRLEY, R., MARGERISON, C., MCCracken, D., OWEN, R., QUINE, C. P., STEWART-ROPER, C., THOMPSON, D., TINCH, R., HOVE, S. V. d. et WATT, A. (2014). Improving the science-policy dialogue to meet the challenges of biodiversity conservation : having conversations rather than talking at one-another. *Biodivers Conserv*, 23(2):387–404.
- ZONNEVELD, I. S. (1989). The land unit ? A fundamental concept in landscape ecology, and its applications. *Landscape Ecology*, 3(2):67–86.