



HAL
open science

”Tout est lié” : réponses complexes de la biodiversité aux changements globaux et déterminants socio-économiques

Stanislas Rigal

► To cite this version:

Stanislas Rigal. ”Tout est lié” : réponses complexes de la biodiversité aux changements globaux et déterminants socio-économiques. Sciences agricoles. Université Montpellier, 2021. Français. NNT : 2021MONTG048 . tel-03554048

HAL Id: tel-03554048

<https://theses.hal.science/tel-03554048>

Submitted on 3 Feb 2022

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.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Biologie des populations et écologie

École doctorale GAIA

Unité de recherche ISEM (UMR 5554)

« TOUT EST LIÉ » : RÉPONSES COMPLEXES DE LA BIODIVERSITÉ AUX CHANGEMENTS GLOBAUX ET DÉTERMINANTS SOCIO-ÉCONOMIQUES

Présenté par Stanislas RIGAL
le 19 novembre 2021

Sous la direction de Vincent DEVICTOR
et co-encadré par Vasilis DAKOS

Devant le jury composé de

Emmanuelle Porcher, DR CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle (CESCO) - Paris

Wilfried Thuiller, DR CNRS, Université Grenoble Alpes (LECA) - Grenoble

Isabelle Le Viol, CR CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle (CESCO) - Concarneau

Jean-Louis Martin, DR CNRS, Université de Montpellier (CEFE) - Montpellier

Vincent Devictor, DR CNRS, Université de Montpellier (ISEM) - Montpellier

Vasilis Dakos, CR CNRS, Université de Montpellier (ISEM) - Montpellier

Rapporteuse

Rapporteur

Examinatrice

Examineur

(Président du jury)

Directeur

Co-encadrant



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

« Déjà l'engeance de la vaste mer et toutes les espèces qui nagent, par le courant sont emportées, tels des corps naufragés, jusque sur le rivage ; déjà, les phoques fuient vers les fleuves, déboussolés. La vipère même succombe, vainement défendue par ses cachettes tortueuses, et les hydres comme frappées par la foudre sentent leurs écailles se dresser. L'air lui-même n'est plus propice aux oiseaux, et précipités vers la terre, ils abandonnent leur vie au-dessous des nuages. »

Publius Vergilius Maro, *Les Géorgiques*

A la mémoire des Docteurs Jacques Rigal et Marie-Claire Rigal-Redon.

Pour Bertrand, Jack, Marie, Nicole, Sandrine et Sarah.

Remerciements

Je voudrais commencer ces remerciements en citant celles et ceux qui ont, en amont, rendu cette thèse possible en me guidant tout au long de mon parcours. Je remercie donc tout d'abord du fond du cœur mes parents, Sandrine et Bertrand, pour la liberté de choix et le soutien constant qu'ils m'ont apporté, pour les discussions et les lectures innombrables et éclectiques qui ont éveillées ma curiosité, et pour les conseils avisés qu'ils ont toujours su me donner. Je pense aussi à mes professeurs qui ont fait grandir mes questionnements et notamment à mes professeurs de lettres classiques, qui m'ont permis d'aborder tous les obstacles jusqu'à cette thèse avec sérénité grâce aux enseignements de la philosophie antique, mon professeur de SVT de Terminal, qui a ouvert ma curiosité aux sciences naturelles. Et bien entendu, j'ai une pensée toute particulière envers mes professeurs de prépa, Sandrine Tabusse, Claire Kammerer, Florence Metz, Sylvie Marthon, Elisabeth Ladame et aussi Patrick Thommen, qui m'ont fait vivre les deux années les plus stimulantes de ma vie, à travers leurs savoirs, leur pédagogie et les inoubliables sorties géol !

Ensuite, je ne pourrai jamais assez te remercier, mais merci à toi Vincent pour ces trois années de thèses qui ont été un pur bonheur ! Je ne pouvais rêver meilleur encadrement et j'espère pouvoir continuer à me lever tous les jours avec autant d'entrain que pendant cette thèse. Merci pour ta disponibilité sans faille, pour la liberté que tu m'as laissée tout en veillant toujours à recentrer ma démarche quand il le fallait. Merci pour toutes ces discussions, de l'écologie théorique à nos Points à Défendre qui, je l'espère, perdureront. Merci pour ces courses hebdomadaires (*mens sana in corpore sano*) au Bois de Montmaur que seule la pandémie, et non la chaleur, ont suspendues. Merci d'insuffler cet esprit chaleureux dans une équipe à l'intérieur de laquelle on trouve tout de suite sa place et merci encore pour m'avoir mis le pied à l'étrier par tes conseils, en me faisant rencontrer les philosophes du CEFÉ ainsi qu'en me guidant vers des collaborations internationales et en m'emmenant à une mémorable journée de la SFE à Paris.

Merci à toi aussi Vasilis pour le regard neuf et constructif que tu as constamment porté sur nos travaux, merci pour ta bonne humeur qui a amené le soleil de Grèce jusque dans l'équipe. Merci aussi pour les nombreux échanges que nous avons eus au cours de ces trois ans et pour la grande complémentarité dont vous faites preuve avec Vincent. Je vous dois énormément à tous les deux.

Je remercie aussi tous les autres membres de l'équipe Biodicée, Sonia et Camille pour leur enthousiasme et l'émulation qu'ils contribuent à faire croître dans l'équipe, Claire pour sa bonne humeur et les nombreux repas partagés ensemble. Merci aux anciens de l'équipe, Alex, Alain, Laura, Fabrice, Yoan et Virginia qui m'ont accompagné et encouragé au cours de ces trois ans et aux nouveaux comme Martina qui apportent de nouvelles questions dans l'équipe. Merci tout spécialement à Pierre qui m'a passé le flambeau sur les données STOC et avec qui j'ai pu conti-

nuer à échanger jusqu'au pied du Chimborazo, autour de bières prises à l'autre bout du monde pour les 250 ans de Humboldt. Je remercie les deux super stagiaires qui sont venus travailler avec nous Maëlys et Mathieu et qui vont poursuivre dans l'équipe. Merci aussi à l'équipe EEC, tout particulièrement à Giacomo et l'inoubliable évaluation des cafés, et à Emanuel pour les journal clubs que je n'ai que trop peu suivis. Je remercie aussi l'équipe de direction de l'ISEM, notamment Agnès Mignot et Nicolas Galtier pour leur sympathie et pour l'énergie qu'ils ont consacrée et consacrent toujours à la bonne marche du labo, ainsi que Pierre-Olivier Antoine, toujours à l'écoute des doctorants et plein de ressources même au plus dur de la crise sanitaire. Merci aussi à tous les enseignants-chercheurs qui m'ont fait découvrir l'autre côté de l'enseignement grâce aux missions complémentaires et j'ai une pensée particulière pour Bastien Mérigot qui m'a orienté vers Vincent pour mon stage de M2 et que j'ai retrouvé avec plaisir pour les enseignements de biostatistiques.

Je voudrais aussi remercier Virginie et toute l'équipe des goûters philo de m'avoir permis de participer à des séances toujours très riches, offrant un bon bol d'air, un recul fructueux et des sucres rapides indispensables. Merci aussi à Coralie pour son regard et ses conseils sur l'économie écologique et merci aux membres de mon comité de suivi, Colin Fontaine, Cédric Gaucherel et Christelle Helly, pour leurs remarques. Enfin, je termine ces remerciements professionnels en remerciant vivement les membres du jury qui ont accepté de relire et d'évaluer cette thèse.

Je souhaite aussi remercier celles et ceux qui m'ont accompagné au quotidien dans cette aventure, en particulier Marie qui m'a apporté son regard critique et m'a soutenu au jour le jour depuis le début de cette thèse en m'apportant tant de bonheur. Merci à mes amis montpelliérains pour avoir partagé ces trois belles années avec moi, notamment ceux qui sont passés par la Roqueturière, Val, Pierre, Lucie, Flo et Ben pour les nombreux bons moments passés là-bas et ailleurs (et pour avoir accepté mon tir à l'arc dans le jardin), Manon et Tristan (et Circé et les rhinos!), et Agathe que j'ai eu le plaisir de retrouver en arrivant à Montpellier. Merci aussi à tous les autres notamment de Paris, Lyon, Reims et Toulouse pour leur soutien et les bons moments partagés. Un grand merci aussi à ma famille, en particulier Sarah et Jean pour les super séjours alsaciens, et mes grands-parents Jack et Nicole pour tout ce qu'ils m'ont apporté, pour leur affection et leur présence constante malgré la distance et pour m'avoir accueilli à Varennes pour la rédaction, et merci à mes relectrices. J'ai une pensée émue pour mes deux grand-parents Jacques et Marie-Claire qui n'auront pas pu voir l'achèvement de cette thèse. Merci aussi à Catherine et François-Xavier pour leur accueil lors des nombreux séjours à Lyon.

Enfin, je voudrais remercier tous ceux qui ont participé à rendre cette thèse possible, les observateurs volontaires du STOC et le Muséum National d'Histoire Naturelle pour les données, l'École Normale Supérieure de Lyon pour la grande liberté de choix qu'elle accorde à ces élèves et pour la

facilité formidable que confèrent ce statut et les financements dans le début de carrière. En dernier lieu, je n'oublie pas non plus Alexandra Elbakyan pour avoir créé *sci-hub* qui m'a été un outil indispensable.

Résumé

Dans la compréhension de la complexité des bouleversements que connaît actuellement la biodiversité, réside une des clefs pour enrayer son déclin global. Le cœur de ma thèse s'attelle donc à rendre compte de la complexité, à la fois des dynamiques temporelles des espèces et des pressions humaines, des communautés biotiques au travers des interactions qui les composent, et des soubassements socio-économiques de la destruction de la nature. En effet, le déclin de la biodiversité est traduit dans la plupart des études par une approche linéaire qui ne rend pas compte de la diversité des dynamiques possibles, et est approché du point de vue des populations sans prendre en compte, à large échelle, l'interdépendance qui existe entre les espèces. En outre, si les pressions directes sont souvent évaluées, leur dépendance au modèle socio-économique sous-jacent et donc l'effet de ce dernier sur l'état de la biodiversité, reste peu étudiée. En utilisant notamment les données de suivi des oiseaux communs en France et en Europe, je m'intéresse dans une première partie à caractériser la forme générale des trajectoires de populations en rendant compte de leur accélération, décélération et inversion. Puis, je m'attelle à mettre en lumière l'effet principal des grandes pressions anthropiques sur l'avifaune ainsi que leurs impacts plus spécifiques par groupe d'espèces. Cette première partie permet ainsi de traiter du déclin de la biodiversité à l'aune de la dynamique des espèces à travers l'exemple de l'avifaune commune européenne. Dans une deuxième partie, je m'attache à mettre en évidence les modifications de la structure des communautés non plus seulement au plan des espèces, mais en incorporant les liens qui les unissent. Après avoir estimé les associations interspécifiques dans les communautés d'oiseaux en France et mis en évidence le déclin de leur densité, je relie ce dernier aux pressions anthropiques qui affectent déjà les espèces. Cette seconde partie expose donc le déclin de la biodiversité sous l'angle des liens entre espèces en se fondant sur les modifications subies par les communautés d'oiseaux communs en France au cours des deux dernières décennies. Dans une troisième partie, je prends du recul et questionne expressément le rôle du modèle de développement dans le déclin de la biodiversité. Je propose, dans un premier temps, un indicateur combinant l'atteinte de seuils sociaux et le respect des limites planétaires afin de sortir de l'ornière creusée par la recherche de croissance économique à tout prix, avant de m'intéresser dans un second temps au décalage entre les attendus théoriques et les conséquences pratiques du développement durable dans le cas français. Cette troisième partie fait ainsi ressortir les déterminants socio-économiques qui entraînent le déclin de la biodiversité. Dans l'ensemble, les résultats de ce travail de thèse soulignent la nécessité de penser la biologie de la conservation comme une discipline foncièrement spatiale *et* temporelle, à même de protéger les espèces et leurs interrelations des pressions anthropiques directes, telle l'intensification agricole, si elle sort du cadre imposé par le modèle socio-économique actuel. Plus largement, ils contribuent à faire émerger la question de la possibilité même de renverser le déclin de la biodiversité sans changements profonds du modèle de développement, en particulier dans les sociétés occidentales.

Abstract

One of the keys to halting the global decline in biodiversity lies in understanding of the complexity of the disruptions that affect biodiversity dynamics. My thesis therefore aims to account for the complexity in temporal dynamics of species and anthropogenic pressures, in biotic communities through interactions between species, and in the socio-economic determinants that underpin environmental destruction. Indeed, biodiversity loss is mainly analysed using linear approaches that cannot account for the diversity of potential dynamics and is often still considered from a population point of view, largely ignoring the fate of the interdependence between species. Moreover, the direct effect of human pressures on biodiversity is evaluated without taking into account their dependence on the underlying development model, thus neglecting its effect on the state of biodiversity. In the first part, using breeding bird surveys from France and Europe, I characterise the form shape of population trajectories to report their acceleration, deceleration or reversal, and I analyse the overall impact of anthropogenic pressures on common avifauna and, more specifically, on subgroups of species. In this first part, the decline in biodiversity is therefore assessed on the basis of species dynamics using the example of common European breeding birds. In the second part, I focus on changes in community structure by considering not only species but also the interrelations between species. After estimating species associations in French common bird communities and showing a decrease in their density over the past two decades, I link this decline to human pressures that are already having an impact on species. In this second part, biodiversity loss is depicted through the lens of the links between species on the basis of changes experienced by common breeding bird communities in France. In the third part, I explicitly question the role played by the socio-economic model in biodiversity loss. I first propose a socio-environmental indicator combining social achievements and planetary boundaries to get out of the rut caused by the quest for economic growth at all costs. I then show the gap between theoretical expectations and practical effects on biodiversity of sustainable development in France using an index based on common bird dynamics. In this third part, the decline of biodiversity is shown through its socio-economic determinants. Overall, the results of this thesis highlight the need for a spatial *and* temporal conservation science, which can only preserve common species and their interdependencies from anthropogenic pressures if it goes beyond the framework imposed by the current development model. More broadly, these results help to raise a pressing question : is it possible to halt and reverse the decline in biodiversity without transformative changes in Western societies ?

Summarium

Ut naturae diversitate deminutio interrumpatur, unus quidam cardines comprehensio junctarum causarum nunc naturae eversionibus est. Intima thesis mei ergo studiose multiplicem ostendit, et nutus temporales speciebus humana perturbationesque, et specierum communitates cum vinculis inter species, et bases civiles civitatis temperationesque naturae destructionis. Naturae diversitate deminutio enim majori parte describetur investigationibus cum ligna nutu quae possibilitium nutuum diversitatem non ostendet, et ea deminutio ex speciebus sine exhibere conjunctiones inter species in magno spatio consideratur. Praetera, etiamsi perturbationes rectae aestimentur seape, suae conjunctiones cum civile civitatis temperationeque subjacente, ergo effectus hujus naturae diversitate, non studiose studeretur. In prima parte, effingo formam praecipuam specierum nutuum ex investigatione super vulgaribus gallicis europensibusque avibus, ut earum accelerationes reversaque exhibeantur. Deinde, profero in lucem magnarum principem humanarum perturbationum effectum super avibus, quemadmodum earum accuratissimos effectos super specierum globis. Ea prima pars deminutionem naturae diversitatis ex specierum nutu considerat, cum exemplo vulgarium europensium avium. In parte secunda, profero in lucem mutationes in communitatum structura, non solum ex speciebus, sed etiam commiscendis vinculis inter species. Haec postquam in vulgarium gallicorum avium communitatibus aestimantur et deminutio densitatis suarum proferetur in lucem, eum cum humanis perturbationibus quae jam species connecto turbant. Ea secunda pars ergo deminutionem naturae diversitatis ex vinculis inter species exponet, ponendo in mutationibus vulgarium gallicorum avium in vicennio. In parte tertia, provinciam civitatis civilisque temperationes naturae diversitatis deminutione expresse interrogo. Primo propono indicium quod civitatis successus et reverentiam finibus terrestribus miscet, ut emergemus ex orbita impressa quaestui civitatis temperationis incrementi quacumque summa, priusquam secundo intervallum inter expectata doctrinalia et effectivas consequentias temperationis diuturni incrementi in Gallia exhibo. Ea tertia pars enim civiles civitatis temperationesque causas affingit quae deminutionem naturae diversitatis trahunt. In universum, eventus ejus thesis proferunt in lucem necessitatem cogitandi praesidii naturae disciplina funditus spatiosae temporariae quae praesidere species vinculaque rectis humanis perturbationibus poterit, si ex ratione imposito temperationi civitatis exet. Id est, hi eventus ad illiam urgentem interrogationem conferunt : num possibilis invertere deminutionem naturae diversitatis sine maximis conversionibus in occidentalibus societatibus est ?

Avertissement

J'ai choisi, dans un souci de cohérence, de rédiger l'intégralité de mon travail en français. Cela implique plusieurs choses. D'une part, les manuscrits en anglais, avec notamment le détail des co-auteurs, sont disponibles en annexe. D'autre part, les noms français du vocabulaire technique ont été utilisés avec rappel de l'équivalent anglais, qui peut être plus familier au lecteur ou à la lectrice, lors de la première mention du mot.

En outre, j'ai placé un résumé en tête de chaque chapitre afin d'en donner une vision synthétique et de l'inscrire dans le fil conducteur de mon travail et chaque partie se termine par une conclusion partielle. De plus, deux notes techniques (fiches 1 et 2) sont ajoutées en annexe afin de pouvoir détailler les méthodes communes à plusieurs chapitres et y faire allusion dans lesdits chapitres pour éviter des redondances dans les parties méthodologiques.

Enfin, j'ai choisi d'ajouter un résumé en latin pour rendre hommage aux professeurs qui m'ont permis d'arriver jusqu'ici, ainsi que pour s'inscrire dans la continuité des premières thèses d'université et, partant, reconnaître comme Bernard de Chartres que toute recherche actuelle ne peut se faire que grâce aux connaissances accumulées par ceux qui nous ont précédés. *Sumus quasi nanos, gigantium humeris insidentes, ut possimus plura eis et remotiora videre, non utique proprii visus acumine, aut eminentia corporis, sed quia in altum subvenimur et extollimur magnitudine gigantea.* Nous sommes tels des nains, assis sur les épaules de géants, de sorte que si nous pouvons voir des choses plus nombreuses et plus lointaines, ce n'est pas en raison d'une vue plus perçante ou d'un corps plus grand, mais parce que nous sommes portés et élevés par la grandeur des géants.

Table des matières

Liste des figures	xv
Liste des tableaux	xvii
Introduction générale	1
0.1 Dynamiques complexes du déclin de la biodiversité et des pressions qui l'engendrent	2
0.2 Le devenir incertain des réseaux d'interactions	9
0.3 Déterminants socio-économiques du déclin, un manque de lien avec les données empiriques	16
0.4 Références	26
I Dynamiques non-linéaires des espèces et pressions sur les populations	33
Chapitre 1 Classifier les dynamiques non-linéaires en écologie	35
1.1 Résumé	36
1.2 Introduction	38
1.3 Matériel et méthodes	42
1.4 Résultats	49
1.5 Discussion	53
1.6 Références	56
Chapitre 2 Cerner les facteurs anthropiques du déclin de l'avifaune commune en Europe	59
2.1 Résumé	60
2.2 Introduction	62
2.3 Matériel et méthodes	66
2.4 Résultats	71
2.5 Discussion	76

2.6	Références	83
2.7	Conclusion partielle de la première partie	91
II Dynamiques des associations et pressions sur les communautés		93
Chapitre 3	Associations spécifiques	95
3.1	Résumé	96
3.2	Introduction	98
3.3	Matériel et méthodes pour les associations spatiales	104
3.4	Résultats sur les associations spatiales	111
3.5	Discussion intermédiaire	115
3.6	Combiner associations spatiales et temporelles	119
3.7	Matériel et méthodes pour les associations spatio-temporelles	122
3.8	Résultats sur les associations spatio-temporelles	127
3.9	Discussion	133
3.10	Références	136
Chapitre 4	Pressions anthropiques et réponses des réseaux d'associations	145
4.1	Résumé	146
4.2	Introduction	147
4.3	Matériel et méthodes	150
4.4	Résultats	154
4.5	Discussion	159
4.6	Références	162
4.7	Conclusion partielle de la deuxième partie	167
III Déterminants socio-économiques du déclin de la biodiversité		169
Chapitre 5	Combiner les indices sociétaux et biophysiques pour converger vers une société soutenable	171
5.1	Résumé	172
5.2	Introduction	174
5.3	Matériel et méthodes	178
5.4	Résultats	183
5.5	Discussion	188
5.6	Références	192

Chapitre 6	Soubassements théoriques et efficacité du développement durable : étude exploratoire sur le cas de la France	195
6.1	Résumé	196
6.2	Introduction	198
6.3	Matériel et méthodes	206
6.4	Résultats	210
6.5	Discussion	214
6.6	Références	219
6.7	Conclusion partielle de la troisième partie	224
Discussion générale		227
0.8	Rappel des résultats	228
0.9	Limites et perspectives	231
0.10	Incorporer le temps et la complexité	233
0.11	Devenir des espèces communes et des interactions dans un monde perturbé	235
0.12	Un point sur la baisse de connectance	236
0.13	Rendre compte de la diversité du vivant dans les approches socio-économiques	237
0.14	« Tout est lié »	238
0.15	Quelles perspectives pour la protection de la Nature dans le modèle actuel ?	239
0.16	Renverser le déclin de la biodiversité, une perspective autant politique que scientifique	240
0.17	Références	242

Liste des figures

1	Agencement des chapitres	25
1.1	Polynôme du second ordre vs. régression linéaire	41
1.2	Étapes et détail de la classification	42
1.3	Intervalles et classes non-linéaires	47
1.4	Classification des trajectoires des population d'oiseaux	50
1.5	Indicateurs multi-espèces	53
2.1	Cadre et déroulé des analyses de tendances et de séries temporelles	65
2.2	Facteurs anthropiques en Europe	72
2.3	Variation temporelle de l'abondance des oiseaux communs en Europe 1980-2016	73
2.4	Relations entre les facteurs anthropiques et les dynamiques de populations	75
2.5	Influences des facteurs anthropiques sur la dynamique des populations et traits des espèces	76
3.1	Processus d'assemblage des communautés et coabondance des espèces	100
3.2	Du suivi des oiseaux aux indices de réseaux d'associations	103
3.3	Déroulé de l'estimation des réseaux d'association entre espèces	105
3.4	Indices de réseau en fonction de la β -diversité et l'IGC	112
3.5	Des données spatio-temporelles aux associations interspécifiques	121
3.6	Valeurs des associations spatiales et temporelles	128
3.7	Régression par quantiles des associations entre espèces sur les distances de niche	130
3.8	Variation temporelle de la connectance dans les communautés d'oiseaux entre 2001 et 2017	132
4.1	Effets multiples des pressions anthropiques sur les communautés d'oiseaux	150
4.2	Distribution spatiale des tendances des facteurs anthropiques	155
4.3	Tendances et relation entre la connectance et l'IGC	156

4.4	Effets des facteurs anthropiques sur la tendance de la connectance	158
4.5	Effets des facteurs anthropiques sur la tendance de l'IGC	159
5.1	Compromis socio-environnemental	177
5.2	Distribution spatiale de l'ISE dans le monde	183
5.3	Relations entre l'indice socio-environnemental et les indices externes	185
5.4	Relations entre les changements des scores sociaux et environnementaux de l'ISE et les changements dans les indices externes	186
6.1	Relations théoriques entre l'environnement, le bien-être social et l'économie	204
6.2	Déroulé des analyses	205
6.3	Distribution et relations observées entre la biodiversité, l'économie et le bien-être social	211
6.4	Volonté de changement et résistances en fonction des conditions environnemen- tales et du bien-être	212
6.5	Indicateur de biodiversité en fonction de la naturalité et de la compensation	214
1	Synthèse des résultats	230

Liste des tableaux

1.1	Pourcentages de classifications correctes	51
3.1	Relations entre les indices de réseaux et la β -diversité et l'IGC	114
4.1	Effets des facteurs anthropiques sur la tendance de la connectance	157
4.2	Effets des facteurs anthropiques sur la tendance de l'IGC	158
5.1	Les onze indicateurs sociaux et les sept indicateurs biophysiques avec leur seuil	179
5.2	Effets du PIB et du changement de PIB sur le changement de l'ISE	184
5.3	Effets de la densité de population et du changement de densité sur le changement de l'ISE	187
5.4	Effets du IDD et du changement de IDD sur le changement de l'ISE	188
6.1	Effets de la dégradation anthropique et du bien-être social sur la volonté de changement et les actions de résistance	213
6.2	Effets de la compensation et de la naturalité sur l'indicateur de biodiversité	214

Introduction générale

« Biotic diversity has intrinsic value, irrespective of its instrumental or utilitarian value. This normative postulate is the most fundamental. In emphasizing the inherent value of nonhuman life, it distinguishes the dualistic, exploitive world view from a more unitary perspective : Species have value in themselves, a value neither conferred nor revocable, but springing from a species' long evolutionary heritage and potential or even from the mere fact of its existence. »

Michael E. Soulé, *What is Conservation Biology?*

Ainsi s'éteignit un nouveau pan de son monde. Dans ce petit coin de France, la Perdrix rouge (*Alectoris rufa*) n'entendrait plus la Perdrix grise (*Perdix perdix*) et n'aurait plus à lui répondre. Elle-même était une survivante, sa compagnie s'étant considérablement réduite en quelques années. Il est vrai que les insectes se faisant rares pour les jeunes et ces nouvelles graines enrobées laissant une amertume étrange, cela ne facilitaient ni la survie des portées ni la longévité des adultes. Alors qu'elle regagnait un buisson, elle se mit sur ses gardes avant de réaliser que le son qui lui parvenait n'était que ce chant toujours plus courant, le lancinant roucoulement de tourterelles turques (*Streptopelia decaocto*). L'une d'elles survola la plaine, grande culture qui s'étendait presque à perte de vue depuis le remembrement récent qui avait suivi un départ à la retraite ou un suicide. Le bénéficiaire avait été un voisin qui figurait déjà parmi les plus grosses exploitations de la région, mais cette nouvelle acquisition allait lui permettre de renégocier son contrat avec la multinationale qui lui fournissait semences et intrants. Et puis cela évitait autant l'extension des zones construites du village que l'implantation d'un concurrent avec des méthodes de production plus prisées par le marché. Avec un peu de chance, on pourrait même requalifier cette nouvelle parcelle en stockage de carbone et participer ainsi à la lutte contre le réchauffement climatique. Un plan gagnant/gagnant, de quoi en remonter à ceux qui tentaient d'enrayer la construction de la nouvelle route à coup de sucre dans les réservoirs des engins de chantier, sous-prétexte d'empêcher la destruction de quelques Rolliers d'Europe (*Coracias garrulus*). Eux non plus, bientôt, la Perdrix rouge ne les entendrait plus chanter.

Cette fiction pourrait avoir lieu dans mille endroits (voir Fig. 1), mais son message est d'exprimer que, ce que l'on appelle déclin de la biodiversité est une notion aux multiples facettes. Quoique bien saisi par des rapports et des études toujours plus nombreux, ce déclin garde des zones d'ombre sur lesquelles on commence seulement à lever le voile. C'est à dissiper l'ombre sur trois de ces faces cachées qui, chacune, illustre la complexité de la biodiversité, que s'attelle cette thèse.

Dynamiques complexes du déclin de la biodiversité et des pressions qui l'engendrent

Le déclin de la biodiversité est rappelé au début de la plupart des articles de biologie de la conservation et l'état actuel des connaissances a été traité de façon exhaustive au travers des rapports intergouvernementaux (IPBES, 2019). Aussi, plutôt que de proposer une nouvelle version concise d'une description des bouleversements qui affectent la biodiversité en général, je me propose plus spécifiquement de mettre en lumière certaines des faces cachées de ce déclin en commençant par l'importance de la non-linéarité dans les dynamiques de populations comme dans

celles des pressions anthropiques. Je m'intéresserai ensuite au *devenir des interrelations* que partagent les espèces au sein des communautés dans un monde perturbé. Enfin, je m'attellerai à faire émerger les *soubassements socio-économiques* du déclin de la biodiversité.

Le déclin de la biodiversité est principalement abordé de façon linéaire

Malgré les multiples façons d'appréhender le déclin de la biodiversité, à travers les listes d'espèces menacées (UICN, 2020) ou la fragmentation des habitats (FAHRIG, 2003), l'indicateur le plus étudié reste l'échelon des populations et de leur abondance dont on peut percevoir de façon tangible l'affaiblissement voire l'extinction. Bien que les réponses entre espèces soient variées (LEUNG et collab., 2020), chez certains vertébrés terrestres, ce déclin a pu être estimé à une chute de plus de 60% (WWF, 2020) via l'Indice de Planète Vivante. Par exemple, dans le cas des oiseaux, l'avifaune de l'Amérique du Nord se serait appauvrie de plus de 3 milliards d'individus depuis 1970, soit une baisse de près de 30% de l'abondance des populations (ROSENBERG et collab., 2019).

Ces chiffres, quoique marquants, sont symptomatiques de la propension à quantifier de façon linéaire le déclin de la biodiversité. Que ce soit au travers de la pente d'une régression linéaire ou par une baisse rapportée en pourcentage, les méthodes linéaires sont de loin les plus utilisées pour chiffrer l'évolution temporelle de l'état de la biodiversité (CHRISTENSEN et collab., 2014; DONALD et collab., 2007; REIF, 2013; SÁNCHEZ-BAYO et WYCKHUYS, 2019). Cela s'explique par le fait que ces estimateurs sont à la fois simples d'utilisation et d'interprétation, cette dernière se limitant à trois possibilités, une amélioration, un *statu quo* ou une dégradation.

Or, être capable de différencier ces trois possibilités est un prérequis pour la biologie de la conservation qui s'intéresse spécifiquement aux dynamiques des espèces et des écosystèmes dans un monde perturbé (SOULÉ, 1985). Elles rendent non seulement possible l'exploration d'un lien direct entre la dynamique des espèces et les pressions anthropiques, mais elles permettent aussi de cibler les espèces prioritaires du point de vue de la conservation ainsi que l'évaluation des politiques de protection de la nature.

La non-linéarité est présente dans la dynamique et la réponse des espèces

Cependant, s'en tenir à une approche linéaire pour concevoir et suivre le déclin de la biodiversité est problématique pour plusieurs raisons. D'une part, la non-linéarité dans la dynamique des populations est fréquente, voire majoritaire dans certains taxons (CLARK et LUIS, 2020). En effet, même lorsque l'on se trouve dans des cas où la population ne subit ni déclin ni accroissement sur le long terme, elle peut souvent osciller autour d'une valeur moyenne. Une telle non-linéarité est d'ailleurs reconnue depuis longtemps en modélisation des dynamiques de populations (en par-

ticulier dans les modèles de Lotka-Volterra, LOTKA (1925)) où les paramètres tels que le taux de croissance et le bruit stochastique renforcent la complexité des séries temporelles modélisées et les rapprochent des données observées (MAY, 2004). De manière symétrique, les méthodes qui cherchent à décrire le mieux possible les séries temporelles observées, ont justement pour objectif de caractériser la profusion de la non-linéarité dans les dynamiques de populations. Elles viennent ainsi compléter l'estimation linéaire par une pluralité d'approches, reposant notamment sur des régressions polynomiales (CUNNINGHAM et OLSEN, 2009), des modèles additifs généralisés (FEWSTER et collab., 2000) ou des espaces d'état (PASCUAL et ELLNER, 2000; TURCHIN et TAYLOR, 1992).

D'autre part, la réponse des populations face aux perturbations anthropiques et donc, par extension, celle des écosystèmes qu'elles composent, peut aussi être fortement non-linéaire (SCHEFFER et collab., 2001). Il en ressort que la non-linéarité dans le suivi de l'évolution temporelle de la biodiversité se doit d'être prise en compte au risque de passer sous silence des dynamiques secondaires par rapport à la tendance générale à l'augmentation ou la diminution. Or ces dynamiques secondaires, notamment à l'accélération ou la décélération, sont pourtant tout aussi essentielles du point de vue de la conservation.

Allier non-linéarité et conservation : quantifier les trajectoires

Idéalement, dans un objectif de conservation, c'est la forme générale des séries temporelles, c'est-à-dire la trajectoire, qui doit pouvoir être mesurée de façon intelligible. Or, les méthodes linéaires cachent le plus souvent cette forme générale en réduisant à une tendance la trajectoire que l'on souhaite caractériser. En effet, avant qu'un changement linéaire ne puisse être détecté dans la dynamique d'une population, sa trajectoire peut adopter différentes formes dont les implications en conservation peuvent être opposées. Par exemple, le déclin accéléré d'une espèce nécessite probablement des mesures de protection plus drastiques qu'un déclin décéléré qui peut déjà être le symptôme des premiers effets d'une politique de conservation efficace. Par conséquent, il est crucial, au-delà des simples tendances, de préciser la trajectoire des populations afin de suivre, en particulier, la réussite ou l'échec des politiques de conservation.

D'un autre côté, les méthodes traitant spécifiquement la non-linéarité pour elle-même, c'est-à-dire dans une optique de description exhaustive des dynamiques, manquent d'intelligibilité et perdent ainsi en opérabilité pour la conservation. En effet, la précision dans la description de la dynamique apportée par ces approches non-linéaires se fait principalement aux dépens de l'aspect paramétrique de ces méthodes : l'ajustement aux données requiert une liberté dans les paramètres du modèle qui n'est autorisée que par des approches non-paramétriques. En conséquence, les trajectoires dont la non-linéarité est précisément évaluée ne peuvent ni être comparées entre

elles, ni être qualifiées de façon directement intelligible (par exemple une augmentation vs. une diminution). L'utilité de telles approches réside donc dans leur capacité de description précise des trajectoires qui peut être le but recherché dans l'étude et la conservation de certaines espèces, en particulier pour localiser des points de bifurcation des trajectoires. Cet objectif peut aussi être atteint via une extension des approches linéaires (MUGGEO, 2008; RODIONOV et OVERLAND, 2005). Cependant, les méthodes d'estimation de la non-linéarité n'ont pas non été conçues pour synthétiser la forme des trajectoires au-delà de l'identification de ces points de changement particuliers et sont donc limitées pour suivre l'état des dynamiques de la biodiversité et les comparer entre plusieurs espèces.

Il en résulte qu'une méthode adéquate de l'évolution temporelle des populations doit pouvoir à la fois suivre leur tendance générale (augmentation, diminution ou *statu quo*) mais aussi l'accélération, la décélération ou le renversement de cette tendance, et ce, de façon paramétrique afin d'autoriser, en particulier, une comparaison entre espèces. Une telle approche n'a pas pour vocation de remplacer l'une ou l'autre des approches linéaire et non-linéaire, mais vient compléter le spectre d'analyse disponible pour la biologie de la conservation.

Coupler pression et réponse dans le temps et l'espace

Au-delà de l'évaluation du déclin de la biodiversité, la non-linéarité doit aussi être envisagée du côté des pressions anthropiques qui en sont à l'origine. Plus largement, c'est même l'analyse temporelle de ces perturbations qui doit devenir un axe central de la biologie de la conservation. En effet, si l'analyse de l'évolution temporelle de l'état de la biodiversité s'est principalement limitée à une conception linéaire, l'examen des pressions est resté, lui, borné en grande majorité à une analyse spatiale. Par exemple, pour déterminer les pressions qui influent sur une population de Perdrix rouge, pour reprendre l'exemple initial, une analyse spatiale va comparer le nombre d'individus dans un milieu perturbé (par exemple avec une forte artificialisation des terres) par rapport au nombre d'individus dans un milieu non perturbé (par exemple, où le taux d'artificialisation est faible). Une analyse temporelle va utiliser le fait que la pression (ici le taux d'artificialisation, mais on peut aussi penser à l'intensification des pratiques agricoles, et en particulier pour les perdrix, à la chasse) puisse être accentuée ou relâchée au cours du temps et que la taille de la population varie aussi dans le temps pour déterminer l'influence de la pression. Implicitement, l'analyse spatiale fait l'hypothèse que les différents milieux ont atteint un équilibre et qu'ils représentent les différentes étapes successives de l'évolution temporelle que pourrait connaître un même milieu. Elle gomme donc les différences dans l'histoire de chaque site, comme par exemple l'existence d'une population source de Perdrix rouge à proximité ou des pressions anthropiques fortes autour du site préservé qui empêche toute recolonisation par cette espèce bien que les conditions

locales soient favorables.

La focalisation sur l'espace est due principalement à l'émergence d'un questionnement sur les conséquences, pour la biodiversité, de la perte et de la fragmentation des habitats causées par les activités humaines, qui a accompagné la naissance de la macro-écologie (BROWN et MAURER, 1989) et de la biologie de la conservation (SOULÉ, 1985). De surcroît, la disponibilité des données a aussi joué un rôle puisque les grands jeux de données furent rapidement accessibles dans l'espace, alors que les séries temporelles ne commencent que depuis une décennie à être suffisamment longues et disponibles sur des échelles assez larges pour pouvoir être utilisées en macro-écologie (par exemple BioTIME (DORNELAS et collab., 2018)).

Toutefois, l'extension spatiale des pressions humaines s'est accompagnée d'une intensification des modifications environnementales locales plus ou moins marquée dans les endroits déjà dégradés (VENTER et collab., 2016). De surcroît, certaines pressions anthropiques ne peuvent pas être cernées uniquement dans l'espace, car leur composante temporelle est fondamentale, comme dans le cas du changement climatique. En effet, les variations de température et de précipitation qui existent entre des latitudes et des altitudes différentes peuvent difficilement servir de guide pour estimer l'impact du changement climatique sur les espèces. Même si les modèles utilisés pour anticiper l'impact du changement climatique sur les espèces utilisent ces gradients pré-existants, l'intensité de la modification du climat, sa rapidité et les capacités de dispersion et d'adaptation des espèces rendent une approche temporelle indispensable. Comme en réponse aux modifications temporelles de toutes ces pressions anthropiques, les dynamiques de la biodiversité sont profondément remodelées, la question de la temporalité devient par conséquent un point central de la biologie de la conservation qui doit, dorénavant, coupler macro-écologie spatiale et écologie temporelle (WOLKOVICH et collab., 2014).

Néanmoins, jusqu'alors, l'utilisation de gradients environnementaux dans l'espace afin d'en déduire les effets d'une pression dans le temps est restée majoritaire. Pourtant, cette hypothèse de la substitution du temps par l'espace (STE), a plusieurs limites (DAMGAARD, 2019). D'une part, cela postule que dans les différents réplicats spatiaux la biodiversité a atteint un équilibre et que les espèces qui y vivent ne sont pas sujettes aux dettes d'extinction (JACKSON et SAX, 2010; KUUS-SAARI et collab., 2009; TILMAN et collab., 1994). Ce dernier phénomène, lié à la persistance d'une espèce malgré la très forte dégradation de son habitat, s'explique notamment par la survie d'individus au stade phénologique le plus résistant, par des dynamiques source/puits en provenance d'autres populations ainsi que par la stochasticité des processus qui gouvernent la disparition des petites populations (HYLANDER et EHRLÉN, 2013). Or le fait qu'il y ait, par exemple, peu de Perdrix grises dans une parcelle où l'intensité des pratiques agricoles (utilisation d'intrants et paysages simplifiés) est élevée ne permet pas d'anticiper une baisse immédiate et proportionnelle au

niveau de la pression dans une autre parcelle en cours d'intensification, puisque les individus ne vont pas forcément tous se déplacer ou mourir directement et que l'histoire et la géographie du site peuvent aussi moduler la réponse de cette espèce (par exemple l'existence de talus naturels pour la nidification et la productivité primaire du site). D'autre part, au travers de la STE, on présume qu'un instantané des pressions dans l'espace donne une vision fidèle de l'influence réelle des pressions sur la biodiversité. Or, les pressions anthropiques peuvent très bien être relâchées là où elles furent plus intenses par le passé et s'accroître là où elles étaient plus minimales. En effet, la conversion à des pratiques moins intensives ou le délaissement de friches périurbaines peuvent rendre de nouveau habitables certaines zones pour les espèces des milieux agricoles comme les perdrix. À l'inverse, l'artificialisation ou l'intensification des pratiques agricoles, voire, passé un certain stade de déprise agricole, la régénération de la forêt entraînant une fermeture du milieu rendent peu propices des terres précédemment habitables par ces espèces. En dernier lieu, la principale limite de la STE vient du fait que, comme nous l'avons précisé, certaines perturbations, par exemple les conséquences du changement climatique (modification de la température et des précipitations) doivent par essence être mesurées dans le temps. Par exemple, le gradient de température que caractérise la présence de Perdrix rouge en Europe occidentale peut ne pas suffire à anticiper l'impact réel du changement climatique sur cette espèce, notamment du fait des modifications des précipitations et des températures sur l'abondance d'insectes pour les jeunes et sur la disponibilité des graines et les rendements des végétaux pour les adultes.

L'écologie temporelle connaît donc un essor, notamment grâce à la disponibilité de plus en plus importante des données temporelles, principalement dans les pays occidentaux, qui est en passe de permettre de s'affranchir de la STE et d'éclaircir les points d'ombre laissés par les limites propres à l'approche spatiale lorsque cette dernière est utilisée seule. Parmi ces bases de données possédant une large couverture spatiale et couvrant une période de temps conséquente, celles issues des données de suivi des oiseaux communs figurent en bonne place et ouvrent, de plus, des perspectives intéressantes en conservation. Ces données sont en effet disponibles depuis plusieurs décennies dans la plupart des pays occidentaux (notamment en Europe et aux États-Unis) et bénéficient d'une précision spatiale et d'un protocole standardisé qui permettent, à la fois, de suivre précisément la dynamique temporelle des espèces et leur distribution spatiale. Les oiseaux communs fournissent, en outre, des indications sur l'ensemble des milieux dont ils dépendent au point qu'ils sont utilisés pour concevoir des indicateurs de biodiversité notamment à l'échelle européenne. Les résultats issus de ces données font d'ailleurs régulièrement la une des médias pour illustrer le déclin de la biodiversité, tant parce qu'ils sont aisément compréhensibles que parce que la disparition locale des oiseaux reflète un aspect tangible de ce déclin, faisant écho à l'ouvrage précurseur de [CARSON \(1962\)](#).

Pour autant, lier les tendances de la biodiversité à celles des pressions qui l'affectent reste complexe. En effet, les processus qui influencent la dynamique des populations sont nombreux et peuvent être corrélés dans l'espace et le temps, empêchant ainsi de distinguer celui qui est réellement à l'origine de la réponse biologique. En outre, les pressions qui s'appliquent sur les communautés biologiques n'ont pas seulement un effet additif, mais peuvent aussi bien agir en synergie que de façon antagoniste (BROOK et collab., 2008) compliquant d'autant l'interprétation et les mesures de conservation. Par exemple, comme les espèces sont impactées au travers de leurs traits, une même espèce, soumise à des cocktails de pressions différents en plusieurs endroits distincts, peut présenter des dynamiques temporelles très variables dans l'espace. Cela n'empêche pas qu'un *syndrome de trait*, c'est-à-dire un ensemble de traits d'histoire de vie, permette en général de dégager les espèces les plus à risque. C'est pourquoi l'approche spatiale garde toute son importance au côté de l'analyse temporelle.

Enfin, si l'analyse combinée des tendances des espèces et des pressions permet d'éclairer l'effet de ces dernières sur la biodiversité, elle reste principalement corrélative. Dépasser cette approche corrélative, c'est-à-dire, tendre vers la mise en évidence d'une causalité entre la pression et la réponse de la biodiversité requiert une méthode quasi-expérimentale. En effet, c'est l'existence d'un contrôle qui permet en général de déterminer un lien de cause à effet dans une expérience. En macro-écologie, l'expérience sort du cadre du laboratoire mais cela n'empêche pas d'utiliser les *expériences naturelles* (GASTON et BLACKBURN, 1999) que forment, par exemple, les pressions anthropiques ou des événements climatiques extrêmes pour faire des mesures avant-après impacts (CHEVALIER et collab., 2019). De manière parallèle, la dynamique des systèmes propose d'explorer un autre aspect de la causalité en utilisant l'information contenue dans les séries temporelles, ce qui peut notamment servir dans le cas où les pressions ou les modifications des conditions environnementales ne sont pas ponctuelles mais graduelles ou cycliques (EVANS et collab., 2016; WANG et collab., 2018). Aussi, se sont développées récemment des approches qui s'évertuent à mettre au jour et à quantifier les liens de causalité entre pressions et réponses que ce soit en s'approchant des conditions expérimentales, notamment via l'élimination des facteurs confondants (LI et collab., 2020) ou en se reposant sur la causalité au sens de la dynamique des systèmes, via l'analyse statistique des séries temporelles (SUGIHARA et collab., 2012).

Ainsi, la première zone d'ombre du déclin de la biodiversité, à savoir la complexité de la réponse des populations aux pressions anthropiques peut être éclairée par la prise en compte de l'importance de la non-linéarité dans l'estimation des dynamiques des populations et de l'aspect temporel de l'impact des pressions anthropiques sur la biodiversité, en plus de leurs gradients spatiaux.

Le devenir incertain des réseaux d'interactions

Un deuxième point d'ombre du déclin de la biodiversité est lié aux interdépendances qui existent entre les espèces. Initialement, la biologie de la conservation et la macro-écologie se sont principalement intéressées aux espèces et à leurs populations. Pourtant depuis **HUMBOLDT (1845)**, **DARWIN (1859)** et **HAECKEL (1866)**, c'est-à-dire aux origines de l'écologie moderne, les interactions forment le socle même de l'étude du vivant. Tout un pan de l'écologie s'est par conséquent concentré sur l'échelon de la communauté biotique, comprise comme un ensemble d'individus d'espèces différentes qui se trouvent en même temps et au même endroit et qui interagissent entre eux (**LEOPOLD, 1949**). Ces développements, alliés aux réflexions sur la notion de niche écologique menées par Elton et Huntchinson dans la lignée de l'*Umwelt* de von Uexküll (**SALTHER, 2001**; **TØNNESSEN, 2009**; **VON UEXKÜLL, 1926**), à savoir l'existence d'un monde propre à chaque organisme, construit au travers des capacités sensorielles propres à l'organisme, ont permis de mettre en évidence le caractère existentiel des interactions pour le vivant. Ainsi, le monde propre de la Perdrix grise s'étend des lisières de haies qui la protègent lorsqu'elle voit la silhouette de l'Autour des palombes (*Accipiter gentilis*) perché sur une branche lors des longues journées d'été, au contact rassurant de sa compagnie dans les champs gelés lorsque son monde se rétrécit et qu'elle doit échapper au renard au cœur des froides nuits hivernales. Les espèces ne vivent pas hors-sol, déconnectées les unes des autres mais, au contraire, les interdépendances entre espèces participent précisément de leur survie et de la notion même d'espèce.

Une écologie des réseaux peu reprise en biologie de la conservation

Depuis trois décennies, dans la lignée de l'écologie des communautés, l'écologie des réseaux a connu une croissance très rapide (**BORRETT et collab., 2014**; **INGS et collab., 2009**). Décrivant les communautés biologiques sous forme de réseaux dont les nœuds sont les espèces et les liens sont les interactions (**NEWMAN et collab., 2006**), l'écologie des réseaux a permis de passer d'assemblages d'espèces isolées à des communautés d'espèces interconnectées, principalement pour trois grands types de réseaux, trophiques (**COHEN et collab., 1993**), hôte-parasites (**VÁZQUEZ et collab., 2005**) et mutualistes (**BASCOMPTE et collab., 2003**). Cela a été rendu possible en partie par la maturité de la théorie des graphes qui est au fondement de la formalisation mathématique des réseaux écologiques (**BRANDES, 2005**). De surcroît, l'essor des données empiriques, de terrains et de laboratoire, a donné lieu à une reconstitution de plus en plus détaillée des réseaux, d'abord trophiques (**PAINE, 1980**) puis à couches multiples, incluant ainsi une diversité de nature d'interactions (**PILOSOF et collab., 2017**).

La biologie de la conservation s'intéresse depuis longtemps à l'échelon communauté (**REM-**

SEN, 1994). Cependant, les données empiriques concernant des ensembles de populations, notamment à large échelle, ont le plus souvent été analysées comme des assemblages d'individus ou d'espèces isolées sans prendre en considération les relations écologiques qui les relient. La biologie de la conservation n'a que plus récemment entrepris d'intégrer le point de vue l'écologie des réseaux (TYLIANAKIS et collab., 2010) mais cela reste cantonné à certains types de réseaux et d'interactions (mutualistes avec des interactions plante-pollinisateur et trophiques avec des interactions proie-prédateur en particulier). Une autre facette du déclin de la biodiversité reste donc encore en partie dans l'ombre : le devenir des interactions dans un monde perturbé.

L'étude du devenir des interactions est pourtant cruciale sur au moins deux plans. D'une part, les modèles théoriques supposent que les interactions entre espèces jouent un rôle central parmi les processus écologiques impliqués dans la réponse des communautés aux pressions anthropiques, en particulier par rapport à la stabilité de ces communautés (SAINT-BÉAT et collab., 2015). D'autre part, les études empiriques montrent depuis longtemps que les interactions elles-mêmes sont impactées, notamment du fait des activités humaines, et peuvent ainsi disparaître (JANZEN, 1971). Or, ces modifications au niveau des interactions ne sont pas forcément similaires à celles qui affectent les espèces, mais peuvent être plus prononcées (VALIENTE-BANUET et collab., 2015). Pour continuer de filer notre exemple initial, la destruction de larves de symphytes dans un champ de colza voisin peut renforcer l'interaction trophique de la Perdrix grise sur les fourmis pour nourrir sa portée (WARREN et collab., 2017). La diminution potentielle de la population locale de Perdrix grise par rapport à la Perdrix rouge moins dépendante des arthropodes (GREEN, 1984) va ensuite influencer sur le comportement de cette dernière qui aura moins à défendre son territoire (RINAUD et collab., 2020). Du point de vue de la conservation, cela signifie à la fois qu'un pan entier du déclin de la biodiversité reste ignoré lorsqu'on se focalise sur le destin des espèces, mais aussi que la prise en compte et le suivi des interactions peut permettre d'anticiper et de prévenir des modifications impactant les espèces.

Dans ce contexte, l'hypothèse d'un lien positif entre la stabilité d'une communauté et la complexité du réseau d'interactions qui la structure, c'est-à-dire la capacité d'une forte diversité d'espèces et d'interactions à tamponner les effets des perturbations sur la persistance de la communauté, reste très discutée (LANDI et collab., 2018). L'ampleur de ce débat s'explique par le fait que, dans un monde perturbé, la stabilité (dont une définition peut être la capacité à retrouver un fonctionnement initial après une perturbation) des communautés, et plus largement des écosystèmes, devient une caractéristique cruciale à cerner. La pierre d'achoppement au cœur de cette controverse est que la formalisation mathématique d'un réseau écologique tend à montrer une instabilité croissante avec la complexité du réseau (MAY, 1974) là où les observations de terrain donnent une vision inverse, les communautés les plus stables dans le temps étant souvent les

plus complexes (MACARTHUR, 1955). Ainsi, les approches théoriques voire expérimentales, mais restreintes, l'ont tour à tour soit réfutée soit validée, à cause notamment de la grande diversité de mesures de la complexité et de la stabilité (SAINT-BÉAT et collab., 2015). La résolution de ce débat passe probablement par la reconnaissance que le lien complexité-stabilité dépend principalement du contexte et des mesures utilisées. Il est, de ce fait, peu probable que ce débat soit tranché grâce à une approche macro-écologique, mais il souligne en revanche l'importance que peut avoir une modification des interactions pour le devenir d'une communauté dans son ensemble (LOREAU et DE MAZANCOURT, 2013).

L'étude du réseau d'interactions se révèle par conséquent essentielle au suivi des communautés dans un monde perturbé, et ce, principalement parce que l'approche par réseau en permettant de suivre à la fois les espèces et les liens qui les relie, évite de laisser dans l'ombre certaines des conséquences du déclin de la biodiversité. La théorie des graphes fournit en effet de nombreuses mesures qui permettent de déterminer les caractéristiques du réseau (BARABÁSI, 2003). Si une pléthore d'indicateurs peut nuire à l'interprétation comme dans le cas du lien entre complexité et stabilité, la diversité des métriques disponibles autorise le suivi de caractéristiques précises du réseau qui peuvent être des variables d'intérêt pour la conservation. Là encore, l'utilisation des données de suivi des oiseaux communs fournit un précieux outil, puisqu'il existe de nombreux exemples d'interactions documentées entre ces espèces d'oiseaux, ce qui permet d'envisager de mesurer des interrelations possédant un réel sens écologique et de suivre leurs modifications dans le temps et l'espace.

De la difficulté d'estimer les interactions en biogéographie de la conservation

L'un des freins majeurs à l'incorporation des interactions en biologie de la conservation à large échelle vient de la mesure des interactions elles-mêmes. Cette dernière dépend des organismes concernés et des échelles spatiales et temporelles qui leur sont propres. Cependant, évaluer les interactions qui existent entre espèces peut classiquement se faire par observation sur le terrain (par exemple pour les interactions plante/pollinisateur (CARADONNA et collab., 2017)) ou par expérience en laboratoire (par exemple pour les interactions entre micro-organismes (HARCOMBE, 2010)). Pour autant, l'analyse des interactions aux larges échelles spatiales et temporelles qui caractérisent la macro-écologie, rend compliqués la mesure et le suivi des interactions interspécifiques, *a fortiori* entre un grand nombre d'espèces, car la quantité d'interactions à évaluer croît avec le carré du nombre d'espèces. Ainsi, dans une communauté formée par des Perdrix rouges, des Perdrix grises, des Tourterelles turques et des larves de symphytes, il y aurait six interactions interspécifiques à évaluer. Si l'on rajoute une Renouée (*Polygonum sp.*) dont les graines sont consommées par les perdrix et les tourterelles, on a alors dix interactions à estimer.

Une interaction interspécifique correspond à un échange entre deux individus d'espèces différentes, qui peut être de formes et de natures très diverses. Les interactions peuvent être classées selon leur effet sur les espèces en présence (mutualisme, facilitation, parasitisme, prédation, commensalisme, amensalisme, compétition) et selon leur nature (trophique, non-trophique, hôte/parasite, plante/pollinisateur, sociale) (voir notamment [MORALES-CASTILLA et collab. \(2015\)](#)). Les conséquences d'une interaction sur la dynamique des espèces qui la partagent peuvent donc être très variées, d'autant qu'il peut exister non pas une seule, mais une diversité d'interactions entre deux espèces. Or, ce sont ces conséquences qui seront potentiellement visibles dans les données de suivi et qui permettront d'inférer *a posteriori* l'existence d'un effet net d'une espèce sur l'autre comme étant la résultante de l'ensemble des interactions qui ont eu lieu.

À cela, s'ajoute le fait que les interactions sont loin d'être le seul facteur impactant la répartition et l'évolution de l'abondance des populations. En effet, à la fois des processus historique et génétique (regroupés sous le terme de phylogéographie ([KRAFT et collab., 2007](#))), mais aussi aléatoire ([HUBBELL, 2001](#)) et environnementaux ([HILLERISLAMBERS et collab., 2012](#)) régissent également la répartition et le devenir des populations. De plus, l'effet d'une espèce, mettons la Renouée, sur deux autres espèces, disons la Perdrix rouge et la Tourterelle turque, peut induire un lien apparent entre la dynamique de la Perdrix et de la Tourterelle ou modifier la relation qui les unit ([HARRIS, 2016](#)). Outre les processus abiotiques, ces interactions indirectes doivent donc aussi être prises en compte lorsque les données de suivi sont le seul outil à disposition pour évaluer les interactions entre espèces.

Enfin, la force et l'effet d'une interaction entre deux espèces ne sont pas nécessairement constants dans le temps ([DEYLE et collab., 2016](#)) ni dans l'espace ([EARLY et KEITH, 2019](#)). La disponibilité des ressources, la densité des populations, la phénologie des espèces, la distance entre organismes sessiles, entre autres, peuvent jouer à la fois sur l'existence, la force et la nature d'une interaction. Il en découle que la mesure des interactions doit prendre en compte cette variabilité spatiale et temporelle ([TRØJELSGAARD et OLESEN, 2016](#)).

L'ensemble des difficultés à estimer les interactions et leur variabilité spatiale et temporelle n'ont permis que très récemment d'envisager d'étudier les variations temporelles de la structure des réseaux d'interaction, et ce, pour des types d'interactions bien définis (par exemple les interactions plante/animal ([CARADONNA et collab., 2020](#))). Il en résulte que la majorité des études qui tentent de percevoir l'influence des pressions anthropiques sur les réseaux d'interactions ont dû utiliser la substitution du temps par l'espace (STE) et donc regarder les différences entre réseaux le long de gradients de pression spatiaux ([TYLIANAKIS et MORRIS, 2017](#)). A large échelle, le devenir des réseaux d'interaction face à l'intensification des perturbations anthropiques reste donc méconnu.

Associations entre espèces

Considérant les réserves qui conditionnent *a priori* la possibilité de mesure des interactions en macro-écologie, de multiples intermédiaires ont tout de même été proposés pour estimer ces interactions entre espèces à partir de l'abondance et de la dynamique de ces dernières. Parmi les intermédiaires les plus utilisés, les associations entre espèces correspondent à la corrélation statistique spatiale ou temporelle qui peut être mesurée entre deux espèces à partir des données de suivi à large échelle (D'AMEN et collab., 2018).

En se fondant sur ce que l'on peut raisonnablement attendre des règles qui régissent l'assemblage des communautés, c'est-à-dire en prenant en considération les processus abiotiques qui expliquent la présence des espèces dans les communautés, il est en théorie possible d'extraire le processus biotique qui y participe aussi, à savoir les interactions elles-mêmes (MORUETA-HOLME et collab., 2016). Si l'on redescend de la communauté au niveau de l'espèce, l'importance des différents processus biotiques et abiotiques dans sa distribution se traduit par le concept de la niche écologique. Initialement, GRINNELL (1917) définit la niche comme un créneau, au sens d'espace de variables biophysiques, délimité par l'ensemble des processus abiotiques et biotiques et dans lequel vient s'insérer l'espèce. Par la suite, ce concept fut prolongé en deux visions, l'une proposée par ELTON (1927) qui met l'accent sur le milieu d'interaction dont dépend l'espèce et l'autre avancée par HUTCHINSON (1957) qui formalise la notion initiale de *créneau*, en un hypervolume avec autant d'axes qu'il y a de conditions déterminant la présence et la valeur sélective de l'espèce. Cet hypervolume correspond alors à la niche fondamentale dans laquelle l'espèce pourrait exister, mais cette dernière n'en occupe le plus souvent qu'une partie, la niche réalisée, du fait notamment des processus de compétitions. En effet, HUTCHINSON (1978) a ensuite précisé son concept en dissociant les variables *scénopoétiques*, qui posent le cadre des conditions environnementales qui permettent l'existence de l'espèce et qui se rapprochent de la niche de Grinnell (SOBERÓN, 2007), des variables *bionomiques* comme les ressources, c'est-à-dire sur lesquelles l'espèce peut avoir un impact et peut interagir notamment via la compétition avec d'autres espèces, et qui se rapprochent de la vision eltonienne de la niche et du milieu d'interaction (MCGILL et collab., 2006). Or ces deux types de niches grinellienne et eltonienne, ou, dit autrement, établies sur les variables scénopoétiques et bionomiques, auxquelles se rajoutent les capacités de dispersion et la phylogéographie de l'organisme, déterminent sa distribution spatiale et temporelle (GRAVEL et collab., 2019; GUISAN et THUILLER, 2005). Il en résulte que si l'on tient compte de tous les paramètres abiotiques (notamment phylogéographie, stochasticité, et dispersion) et des facteurs biologiques liés au milieu (par exemple disponibilité en ressources et en sites de reproduction), ce qu'il reste de variabilité dans la présence d'une espèce est liée à son milieu d'interaction.

Dans les faits, la majorité des études qui ont porté sur l'estimation des associations entre es-

pèces se sont focalisées sur un nombre limité de processus abiotiques (GOTELLI, 2000). Même les méthodes les plus avancées (MORUETA-HOLME et collab., 2016) ont mis en évidence des associations dont le sens biologique, c'est-à-dire la concordance avec les interactions, a été régulièrement remis en question (BLANCHET et collab., 2020; FREILICH et collab., 2018). Ce décalage entre associations et interactions a notamment été rapporté en comparant les réseaux d'associations obtenus avec les réseaux d'interactions observés (BARNER et collab., 2018). Il s'explique par la difficulté à estimer des associations asymétriques, par la dilution du signal biologique présent dans les patrons de distribution des espèces en fonction de l'échelle spatiale et du nombre d'espèces considérées et par la limitation tant dans le calcul des associations que dans l'observation des interactions de l'estimation des variations spatiales et temporelles des liens qui unissent les espèces.

En parallèle de cette approche fondée sur les données spatiales, s'est développé un autre procédé d'estimation des interactions à partir des données temporelles. En effet, indépendamment de la validité biologique des associations spatiales, leur limite intrinsèque tient au fait qu'elles sont fixes dans le temps alors que les interactions sont, elles, amenées à varier au cours du temps. L'estimation de la variation temporelle des interactions a pu voir le jour récemment (USHIO et collab., 2018) en particulier grâce à l'utilisation en écologie de méthodes d'analyse de séries temporelles plus anciennes dont l'objectif est d'examiner la causalité entre ces séries temporelles (SUGIHARA, 1994). La reconstruction d'espaces d'état à partir des séries temporelles permet tout à la fois de faire ressortir cette causalité si elle existe, donc l'interaction d'une espèce sur l'autre (SUGIHARA et collab., 2012), mais aussi de quantifier les différentes valeurs prises par cette interaction au cours du temps (DEYLE et collab., 2016).

Néanmoins, là encore des limites demeurent quant à la mesure des interactions dans le temps. Certains des facteurs qui jouent sur la distribution spatiale des espèces peuvent aussi impacter leurs dynamiques et, s'ils ont le même effet (ou un effet antagoniste) sur plusieurs espèces, provoquer des corrélations artéfactuelles. Par exemple, l'effet mis en évidence par MORAN (1953), caractérise un facteur environnemental capable de gouverner la dynamique de deux espèces, ou de deux populations éloignées dans l'espace, au travers de variations synchrones de température, de précipitations ou de productivité à large échelle comme l'ENSO (El Niño Southern Oscillation). En théorie, les méthodes comme la cartographie convergente croisée (en anglais *convergent cross mapping*) sont censées pouvoir se débarrasser de ce type de biais, mais l'application de ces méthodes à des séries temporelles empiriques qui sont souvent sous l'influence de multiple facteurs doit encore faire ses preuves (COBEY et BASKERVILLE, 2016). Ce, d'autant que le bruit associé aux données empiriques peut même empêcher toute détection d'interactions et que la longueur des séries temporelles à large échelle est rarement suffisante pour tirer pleinement parti de ces ap-

proches temporelles.

Par conséquent, les approches visant à inférer les interactions à partir de données spatiales ou temporelles ont chacune leurs limites propres, mais peuvent aussi être comprises comme complémentaires. En effet, l'information contenue dans la dynamique temporelle des espèces peut venir compléter l'interprétation des associations statistiques qui peuvent être trouvées dans l'espace. Par exemple, si deux espèces comme la Perdrix rouge et la Perdrix grise se trouvent moins souvent au même endroit que ce qui pourrait être attendu seulement en considérant les processus abiotiques et l'habitat, cela peut être le signe soit qu'il existe un effet net, donc au moins une interaction entre ces deux espèces, soit que les effets d'autres processus expliquant la distribution spatiale, comme la pression de prédation ou un grain d'habitat plus fin, n'ont pas été entièrement retirés. Si la répulsion visible dans les données spatiales est confirmée par l'approche temporelle notamment comme un lien négatif entre les deux séries temporelles, alors il est probable qu'il y ait réellement une interaction. Cette dernière étant négative dans l'espace et temps, elle influe négativement sur la dynamique des deux espèces lorsqu'elles coexistent et peut aller jusqu'à une ségrégation spatiale, et peut par exemple correspondre à de la compétition, qui en cas de ressources limitées peut entraîner une exclusion compétitive. A l'inverse, si l'approche temporelle ne montre aucun lien entre les deux séries temporelles alors il est probable que l'association spatiale soit le reflet d'un facteur abiotique ou environnemental qui n'est pas totalement pris en compte dans l'estimation des associations. Cela peut par exemple être le cas si l'on analyse la distribution spatiale de la Tourterelle turque et de la Perdrix rouge sans distinguer finement les milieux ouverts et semi-ouverts. Ce double filtre est aussi très conservateur puisqu'il ne fait ressortir que les associations qui sont relativement constantes dans la période et la zone géographique étudiées. Pour s'assurer de capturer une partie de la variabilité spatiale et temporelle de chaque association (EARLY et KEITH, 2019), la combinaison des approches spatiale et temporelle doit donc être appliquée à des échelles spatiales et temporelles adéquates.

Il faut aussi noter qu'une des caractéristiques des réseaux d'associations en macro-écologie est de se développer grâce aux outils fournis par l'écologie des réseaux (d'interactions) sans toutefois pouvoir en partager l'ensemble des attendus théoriques. En effet, comme nous l'avons mentionné, la nature des associations correspond, au mieux, à un effet net des interactions entre espèces. Il en découle que les théories issues des modélisations et des études empiriques portant sur un type de réseau regroupant des interactions d'une même nature (principalement les réseaux trophiques, plante/pollinisateur ou hôte/parasite) ne sont pas nécessairement valables ou pertinentes pour les réseaux d'associations. Par exemple, l'imbrication des interactions, c'est-à-dire le fait que les espèces qui interagissent avec les espèces spécialistes constituent un sous-ensemble des espèces qui interagissent avec les espèces généralistes (TYLIANAKIS et collab., 2010), est censé

limiter l'impact d'une perte de spécialistes pour le fonctionnement d'un réseau mutualiste (par exemple plante / pollinisateur). Or, dans l'optique où un réseau d'associations reflète l'effet net des interactions, donc la résultante d'interactions mutualistes et antagonistes prenant place à des échelles spatiales et temporelles variées (BARNER et collab., 2016), les attendus théoriques quant à l'impact d'une modification de ce réseau d'associations sur le devenir de la communauté sont par conséquent limités. Pour autant, mettre en lumière les changements qui affectent les réseaux d'associations en parallèle de ce qui peut être observé au niveau des espèces n'en reste pas moins nécessaire pour éclairer cette deuxième facette du déclin de la biodiversité.

Déterminants socio-économiques du déclin, un manque de lien avec les données empiriques

J'aimerais maintenant prendre un peu plus de recul pour parler d'un troisième point d'ombre du déclin de la biodiversité. Il ne se situe, en effet, pas au même plan que les deux premières zones d'ombres dont je viens de faire la présentation. C'est probablement à la lecture des œuvres de Humbolt (WULF, 2015) que j'ai saisi la profondeur historique de ce qu'on nomme déclin de la biodiversité et destruction de la nature, mais aussi et surtout du fait que cette destruction soit inextricablement liée au modèle de développement suivi par les sociétés occidentales. Il m'est alors apparu que de ne traiter que des pressions directes des activités humaines sur la nature sans les replacer dans le modèle socio-économique qui les engendre n'avait pas grand sens. Puisque depuis le début du XIX^{ème} siècle, le constat avait été dressé par l'un des plus grands scientifiques de son temps que « l'activité industrielle des nations dépouille peu à peu la terre » (HUMBOLDT, 1849), alors ce lien entre modèle de développement et déclin de la biodiversité, peut-être tellement évident qu'il en était implicite dans toute recherche en biologie de la conservation, méritait d'être explicitement approché. En continuant avec notre exemple, si les populations de Perdrix rouges et grises sont détruites, entre autres, par l'intensification accrue des pratiques agricoles, cette intensification se fait dans un cadre où le rendement à l'hectare doit être augmenté pour que la ferme puisse continuer à être rentable et compétitive, afin que les gains nationaux à l'export puissent couvrir l'import d'autres productions et biens, etc. Outre les interrelations entre espèces au sein des communautés, c'est donc aussi la mise en lumière du cadre socio-économique et des liens qu'il entretient avec les pressions qui est à même de nous faire comprendre le déclin de la biodiversité.

La plongée dans la littérature économique, résonnant encore des échos des batailles passées des années 1970s autour des *Limites à la croissance* (MEADOWS et collab., 1972) et qui débouchèrent sur la notion de développement durable (DD) (BRUNDTLAND et collab., 1987) et de capital

naturel, clivant le champ économique entre durabilité faible et durabilité forte (LARRÈRE et LARRÈRE, 2020), n'a fait que confirmer la nécessité d'analyser les liens entre modes de développement, soutenabilité du système socio-économique et déclin de la biodiversité. La notion de capital naturel vise à nommer en termes économiques les ressources naturelles et le fonctionnement des écosystèmes et débouche sur la notion des services écosystémiques rendus à l'humain par la nature, introduite lors de l'Évaluation des écosystèmes pour le millénaire (SARUKHÂN et collab., 2005). Outre les problématiques de quantifications du capital et des services (MARIS, 2015), c'est la question de l'équivalence entre capital naturel et capital productif qui sépare la vision de la durabilité faible de la durabilité forte. La première soutient que le capital naturel peut être remplacé par du capital productif, là où pour la seconde, cette substitution est impossible car le capital productif nécessite matière et énergie extraites de l'environnement et que la dégradation du capital naturel ne peut, bien souvent, pas être inversée (PELENC et BALLETT, 2015). Or la compréhension de la durabilité qui est retenue parmi ces deux visions opposées a une incidence directe sur ce qui est entendu sous le terme de DD (MARIS, 2015), ce qui a des conséquences immédiates sur la préservation de l'environnement puisque le DD reste la réponse dominante au niveau international pour stopper les dégradations environnementales tout en poursuivant le développement économique. A l'intérieur de la zone d'ombre que représente le lien entre modèle socio-économique et déclin de la biodiversité, émerge donc un questionnement supplémentaire sur l'efficacité du DD posé comme voie de sortie à la destruction de la nature. C'est donc la mise en lumière, d'une part, de ce point d'ombre plus général concernant l'impact du mode de développement sur le déclin de la biodiversité, et d'autre part, du questionnement plus particulier sur le DD qui m'ont animé dans la troisième partie de ma thèse.

Mise en contexte

Pour bien saisir ces deux aspects, il convient de prendre un peu de recul historique. L'ampleur des bouleversements qui affectent la biodiversité est, en effet, l'un des symptômes de l'entrée dans l'époque contemporaine, marquée par l'événement Anthropocène (BONNEUIL et FRESSOZ, 2013). Un des marqueurs principaux de cette époque perturbée fut la *grande accélération* (STEFFEN et collab., 2015) caractérisée par la croissance exponentielle des productions agricoles et industrielles ainsi que de la population qui eut lieu dans diverses parties du monde à partir du milieu du XX^{ème} siècle. Tout comme les autres manifestations consécutives à cette grande accélération (réchauffement climatique, dérèglement des cycles bio-géochimique, transformations des terres, accaparement de la productivité primaire des écosystèmes et de l'eau douce), le déclin de la biodiversité, déjà souligné localement aux XVIII et XIX^{ème} siècle, a donc lui-aussi subi une accélération intrinsèquement liée à l'irrépressible accroissement des flux de matière et d'énergie

extraits et rejetés dans le milieu naturel par une partie des sociétés humaines.

L'étendue de ces changements (GEMENNE et RANKOVIC, 2019) et la perspective apportée par la dynamique des systèmes (MEADOWS et collab., 1972) ont conduit à la formalisation de limites planétaires (ROCKSTRÖM et collab., 2009). Pour autant, ces dernières restent principalement utilisées dans des récits dépolitisés des bouleversements en cours, c'est-à-dire pour porter des politiques de transitions écologiques au sein de sociétés capitalistes occidentales, alors même que l'existence de ces limites remet en cause les fondements économiques du capitalisme, notamment la substituabilité des ressources et donc la régulation par le marché (GEORGESCU-ROEGEN, 1975). Cette notion de dépolitisation est latente depuis le rapport Brundtland (BRUNDTLAND et collab., 1987) et la Déclaration de Rio (UN, 1992) qui y fait suite et dans lesquels le développement durable (DD) est posé comme voie d'accès, sans alternative, à un modèle de développement fondé sur trois piliers que sont la croissance économique, l'amélioration du bien-être social et la préservation de l'environnement (PURVIS et collab., 2019). L'utilisation de la notion de services écosystémiques pour quantifier la valeur et donc mesurer les pertes de *capital naturel* introduite lors de l'Évaluation des écosystèmes pour le millénaire (SARUKHÂN et collab., 2005) s'inscrit dans la même lignée de préservation des écosystèmes pour le bien-être humain en incorporant cette préservation dans la sphère économique et sans remise en cause du modèle de développement (ADELMAN, 2018). Or la capacité du DD dans son acceptation la plus répandue, c'est-à-dire sans transformation fondamentale des sociétés et des modes de production et de consommation à lutter efficacement contre le changement climatique et le déclin de la biodiversité est de plus en plus remise en cause à mesure que ces bouleversements s'aggravent (IPBES, 2019; IPCC, 2018).

Outre l'aspect environnemental, la capacité du développement à maintenir son troisième pilier qu'est le bien-être social pose question depuis la mise en évidence des limites sociales de la croissance (HIRSCH, 1976) en parallèle de l'observation de la stagnation du bien-être dans les sociétés en croissance (EASTERLIN, 1974). Cette stagnation du bien-être et l'essoufflement du discours du DD vont de pair avec un accroissement des luttes locales, tant dans les pays occidentaux que dans les pays du Sud face aux projets de développement (MARTINEZ-ALIER, 2021) et une volonté de prise en compte du déclin de la biodiversité via l'espace politique (CAZALIS et PRÉVOT, 2019). L'approche des limites planétaires a donc été couplée à des seuils sociaux, afin de définir un espace à la fois socialement juste et écologiquement viable à l'intérieur duquel les sociétés humaines pourraient s'épanouir (RAWORTH, 2013). Pourtant, malgré les limites tant sociales qu'environnementales du DD et surtout malgré la dégradation continue de l'état de la nature depuis que ce concept est porté, le DD reste largement utilisé, en particulier pour guider les politiques publiques. Toutefois, les tests empiriques quant à sa capacité réelle à endiguer voire à inverser le déclin de la biodiversité manquent, et au vu de l'état actuel du déclin de la biodiversité, et de l'in-

tensification des menaces qui pèsent sur elle comme le changement climatique (IPCC, 2021), la pertinence même du concept de DD est remise en question (BOURG, 2019).

Des approches économiques aveugles face au déclin de la biodiversité

Comme nous l'avons présenté précédemment, bien que le déclin de la biodiversité soit caractérisé par des dynamiques complexes pour partie peu prises en compte, les pressions anthropiques qui l'engendrent directement sont de mieux en mieux cernées. Cependant, l'absence d'un indicateur évident de l'état de la biodiversité à l'échelle mondiale a rendu délicate toute estimation d'un seuil de déclin de biodiversité, contrairement aux seuils qui ont pu être quantifiés pour d'autres limites planétaires comme les cycles biogéochimiques (MONTROYA et collab., 2018b). Plus généralement, si l'absence d'indicateur généralisable à l'ensemble de la planète n'a, certes, pas empêché l'émergence d'indices plus spécifiques comme le risque d'extinction (MARQUES et collab., 2019) pouvant être analysés au regard de la croissance économique, elle a limité les passerelles entre déclin de la biodiversité et modèles de développement, contrairement au foisonnement d'analyses liant empreinte matérielle ou émissions de CO₂ à la croissance économique (KARAKAYA et collab., 2021; LIU et collab., 2019). Or, une fois que l'on est capable de quantifier le déclin de la Perdrix grise et de la Perdrix rouge, d'estimer les modifications que cela entraîne dans leurs interrelations et de pointer du doigt une pression comme l'intensification agricole et ces conséquences, on peut se poser la question de savoir ce qui conduit à cette intensification, quels raisonnements socio-économiques en sont à l'origine.

L'incorporation du déclin de la biodiversité dans les approches économiques mondiales est par conséquent cruciale, car, malgré les liens tangibles entre déclin de la biodiversité et modèles de développement au niveau international (MARQUES et collab., 2019), les approches socio-économiques mesurant le développement des sociétés demeurent aveugles au dépassement des limites biophysiques. Ces approches font par conséquent la part belle au mode de vie *dominateur* (en anglais, *imperial mode of living* BRAND et WISSEN (2017)) caractéristique des pays occidentaux et qui se traduit par une appropriation illimitée et disproportionnée des ressources naturelles allant de pair avec l'exploitation d'une main d'œuvre bon marché dans les pays étrangers, sans considérer les dommages engendrés sur la planète (KOLASI, 2018; MARQUES, 2020). Le rôle sous-jacent du mode de développement dans le déclin de la biodiversité reste donc ignoré par les approches macro-économiques et le restera tant que les indicateurs de développement ne prendront pas en compte les impacts environnementaux. De premières tentatives se sont fait jour récemment pour combler ce manque. Par exemple, l'Indice de Développement Durable (IDD, HICKEL (2020) et voir aussi BIGGERI et MAURO (2018)) améliore l'Indice de Développement Humain (IDH) en y ajoutant certaines limites biophysiques (émission de CO₂ et empreinte matérielle). Cependant, cet indice

ne formalise pas complètement l'espace juste et soutenable proposé par RAWORTH (2013) (sous le nom de *doughnut economics*) et exploré de façon empirique pour l'ensemble des pays depuis O'NEILL et collab. (2018), ni ne s'émancipe du PIB (car il repose toujours sur le Produit National Brut (PNB)) dont les limites sont reconnues depuis son origine (KUZNETS, 1934).

Dans cette perspective, évaluer les conséquences socio-environnementales du développement actuel comme d'une potentielle mise en pratique des changements de paradigme proposés par les théories hétérodoxes, nécessite toutefois d'être capable de suivre la trajectoire écologique et sociale des sociétés, notamment de celles qui ont d'ores et déjà dépassé les seuils biophysiques. Pour ce faire, utiliser un panel d'indicateurs spécifiques peut permettre de cibler le ou les points de dépassement et les acquis sociaux à atteindre. Néanmoins, tant qu'ils ne seront pas couplés à un indicateur synthétique qui résume la position des nations par rapport à l'espace socialement juste et environnementalement soutenable, ces indicateurs resteront marginaux dans l'orientation des politiques publiques.

Pour autant, les prémisses théoriques des limites biophysiques qui participent de la définition de l'espace juste et soutenable sur lequel fonder un tel indicateur synthétique restent discutées. En effet, la possibilité de mesurer plusieurs des limites planétaires proposées par ROCKSTRÖM et collab. (2009) ainsi que leur assimilation à des points de basculement est toujours questionnée notamment parce que l'approche mondiale gomme les spécificités locales (BROOK et collab., 2013), en particulier dans le cas de la biodiversité (MONTROYA et collab., 2018a). De même, la définition des seuils sociaux reste ancrée dans une conception occidentale du développement dont l'universalisme est critiqué par le post-développement. Les notions qualitatives de seuil et de limite ne doivent donc pas oblitérer celles, quantitatives, d'intensité de dépassement. Par surcroît, une approche agrégeant indices sociaux et environnementaux tend à rendre équivalent environnement et développement social et risque de retomber dans le piège de la durabilité faible (à savoir considérer comme étant sans conséquence une amélioration sociale qui se ferait aux dépens de la biosphère), si elle est utilisée seule.

Par conséquent, intégrer dans les indicateurs socio-économiques la responsabilité du modèle de développement dans le déclin de la biodiversité passe par la construction d'un indice synthétisant l'espace juste et soutenable tout en conservant les informations quantitatives aux côtés des seuils qualitatifs, et en pouvant être utilisé comme un complément à l'ensemble des indicateurs sociaux et biophysiques déjà disponible.

Le développement durable, une voie de sortie ?

Une extension possible de l'approche globale visant à identifier les liens entre modèle socio-économique et dégradation de l'environnement, est de venir tester de façon formelle les soubas-

sements théoriques et l'efficacité de la réponse officielle au déclin de la biodiversité que constitue le développement durable (DD).

Ainsi, réussir, dans un premier temps, à tester de façon empirique les attendus théoriques du DD à l'aune du déclin de la biodiversité est crucial. En effet, si la possibilité de poursuivre le développement économique tout en conservant l'intégrité de la planète, donc la biodiversité, est questionnée depuis des décennies (MEADOWS et collab., 1972), la vision opposée, portée par le DD depuis le rapport Brundtland (BRUNDTLAND et collab., 1987), demeure prédominante. Le DD a ainsi été décliné en objectifs (Objectifs de développement durable (UN, 2015)) qui reposent explicitement sur le fait que croissance économique (Objectif 8) et préservation des écosystèmes puissent aller de pair (Objectif 15) (HICKEL, 2019). Cela suppose, entre autres, l'existence d'une Courbe de Kuznets Environnementale (CKE) (KAJKA et ZERVAS, 2013) entre biodiversité et croissance économique, à savoir une courbe en U, où dans un premier temps l'impact sur la biodiversité s'accroît avec le développement du fait de ses externalités négatives, puis la dématérialisation de l'économie et l'investissement dans la conservation, entre autres, permettent d'inverser la relation pour la rendre positive, la biodiversité *augmentant* avec le développement. Cependant, les rares tests empiriques de cette hypothèse ont souligné sa trop grande simplicité (MILLS et WAITE, 2009). Il en résulte que mettre au jour la relation qui relie état de la biodiversité et niveau de développement, et donc tester la possibilité d'un DD dans un contexte précis, est central pour, à la fois, remettre les facteurs directs du déclin de la biodiversité dans leur contexte, et s'assurer de la validité des fondements théoriques qui gouvernent actuellement à la protection de la nature.

Plus formellement, le DD s'inscrit dans une vision anthropocentrée de la conservation de la biodiversité (cette dernière participant au bien-être des humains) et l'équivalence entre ses trois piliers économique, sociétal et environnemental l'inclut dans le courant de la durabilité faible (NORTON, 2005). Cela implique donc que la biodiversité n'a pas à être préservée pour elle-même, mais qu'assurer la continuité du capital naturel et surtout des services écosystémiques dont la société bénéficie peut suffire. En outre, comme nous l'avons vu, la durabilité faible postule l'existence d'un capital naturel et sa fongibilité, c'est-à-dire son équivalence avec le capital productif (SOLOW, 1991). Tout comme ce dernier, le capital naturel serait reproductible ou remplaçable grâce aux progrès technologiques et la perte de biodiversité liée aux projets de développement pourrait donc être compensée via des mesures compensatoires qui sont mises en œuvre dans la troisième étape de la démarche Éviter-Réduire-Compenser, lorsque les tentatives de diminution et de réduction des impacts environnementaux ont atteint leurs limites. Le DD repose de surcroît sur l'hypothèse que le bien-être social est un corollaire du développement économique et donc que la croissance économique pouvant être utilisée comme estimateur du bien-être, elle serait à rechercher (NORDHAUS et TOBIN, 1973). Il en résulte que le DD repose sur l'hypothèse forte de

découplage absolu entre la croissance économique, comprise comme celle du bien-être, et ses impacts environnementaux, en particulier concernant la biodiversité (MORANTA et collab., 2021). Néanmoins, aucun exemple de découplage absolu ne vient étayer cette hypothèse, que ce soit au niveau de l’empreinte matérielle ou des émissions de CO₂ (PARRIQUE et collab., 2019) et les tests empiriques quant au découplage au niveau de l’impact sur la biodiversité manquent aussi. Une des conséquences de cette idéologie et, plus encore, du décalage entre ses attendus et les résultats observés a été la scission de la biologie de la conservation (qui postule depuis l’article fondateur de SOULÉ (1985) que la biodiversité a une valeur intrinsèque) du fait de l’émergence d’un *nouveau mouvement de conservation* (KAREIVA et FULLER, 2016) qui embrasse la durabilité faible et l’anthropocentrisme et qui entre de ce fait en opposition frontale avec la proposition initiale de la biologie de la conservation (MILLER et collab., 2014).

Sur le plan socio-économique, parallèlement à l’essor du DD, l’écologie politique a proposé une autre lecture du rôle du modèle de société, non seulement dans les bouleversements climatiques, mais aussi dans l’atteinte à la biodiversité (GOLDSMITH, 1972). En économie, plus particulièrement, des courants de pensées rattachés à l’économie hétérodoxe ont proposé de replacer l’économie comme faisant partie de la société, elle-même dépendant de son environnement et donc de l’état de la biodiversité (SPASH, 1999). Là où le DD continue à prôner la croissance économique en distinguant croissance vertueuse (ou verte) et croissance non-soutenable, un panel de courants ont remis en cause ce dogme, que ce soit en s’affranchissant du PIB dans l’orientation des politiques publiques (*acroissance*, VAN DEN BERGH (2011)), en préconisant une diminution des flux de matière et d’énergie dans les pays du Nord et une redistribution de la richesse (*décroissance* LATOUCHE (2009); PARRIQUE (2019)) pour atteindre un *état stationnaire* soutenable (DALY, 1974), voire en remettant en cause la notion occidentale de développement pour les pays des Suds (*post-développement* DEMARIA et KOTHARI (2017); GERBER et RAINA (2018)). Pour ces différents courants théoriques post-croissance (TPC), comme la croissance économique est fondée sur des flux de matière et d’énergie, une économie en expansion aura par définition un impact négatif sur la biodiversité, localement ou indirectement de façon importée. Par surcroît, la légitimation de la croissance comme pourvoyeuse de bien-être social ne tiendrait plus du fait de la décorrélation observée depuis plusieurs décennies et théorisée sous la notion de paradoxe d’EASTERLIN (1974) : au-delà d’un seuil de croissance économique, le bien-être social stagne voire décline. Les conséquences socio-environnementales, en particulier sur la biodiversité, des politiques de croissance finiraient par dépasser les avantages socio-économiques participant au bien-être. Cela implique que la taille de la société et le niveau de bien-être admettent également des limites, car la capacité de production des secteurs secondaire et tertiaire dans une société dépend directement de l’excédent énergétique du secteur primaire extractiviste (KALLIS, 2013).

Chacun de ces courants socio-économiques, DD et TPC, embarque ainsi avec lui une vision des relations économie-société-environnement qui se répercute directement dans les politiques de conservation de la biodiversité, dans les choix sociétaux et, partant, dans la vie des citoyens. Par conséquent, relier les indices de biodiversité aux attendus des différents courants, et principalement au DD prédominant, permet non seulement de tester les fondements théoriques, mais aussi d'évaluer l'efficacité pratique pour stopper et renverser le déclin de la biodiversité tout en considérant le bien-vivre de la société. Que ce soit au niveau international ou plus localement, la mise en lumière des déterminants socio-économique du déclin de la biodiversité semble donc à portée de main.

Objectifs et questions de recherche

Cette thèse s'organise en trois parties divisées chacune en deux chapitres (Figure 1). Comme nous avons pu le voir dans cette introduction, le déclin général de la biodiversité recèle des réalités complexes dont certaines sont encore peu explorées. L'une des principales est la prise en compte de la complexité temporelle des dynamiques de populations, à savoir l'incorporation, en conservation, de la forme générale des trajectoires des variables écologiques et particulièrement des populations, par-delà leur simple augmentation ou diminution. La première partie (Figure 1P.1) s'intéressera donc à **la complexité temporelle des dynamiques de populations en lien avec les impacts des activités humaines, c'est-à-dire au déclin de la biodiversité vu sous l'angle des espèces**. Le premier chapitre s'attachera à caractériser de façon formelle ces patrons non-linéaires en prenant comme exemple les populations d'oiseaux communs en France (Figure 1Ch.1). Dans le deuxième chapitre, on proposera une explication des dynamiques temporelles et non-linéaires des espèces en explorant les liens qu'entretiennent les dynamiques des populations d'oiseaux communs avec celles des pressions anthropiques à l'échelle de l'Europe (Figure 1Ch.2).

S'ajoutant à la question de la temporalité, nous avons mis en avant dans l'introduction l'importance de considérer non seulement les espèces, mais aussi les liens qui les unissent au travers des interactions. La deuxième partie (Figure 1P.2) sera ainsi consacrée à mettre en lumière la complexité biologique des communautés, c'est-à-dire à **prendre en compte à la fois les espèces et les interactions entre espèces dans le déclin de la biodiversité**. Le troisième chapitre sera dédié à l'obtention d'estimations des liens entre espèces, les associations, à partir de données macro-écologiques détaillant des assemblages d'oiseaux communs en France. Comme les espèces, ces interactions sont amenées à être modifiées par la restructuration des communautés, conséquemment à l'intensification des pressions humaines (Figure 1Ch.3). Dans le quatrième chapitre, on analysera par conséquent l'influence des activités anthropiques sur les réseaux d'associations

entre espèces en lien avec les modifications de la composition en espèces des communautés (Figure 1Ch.4).

Comme nous avons aussi pu le voir dans l'introduction, la focalisation sur une étendue spatiale donnée, l'Europe occidentale en particulier, ne doit pas faire oublier que ce que nous avons appelé pressions anthropiques ou activités humaines sont en réalité les symptômes et les caractéristiques d'un type de développement correspondant au mode de vie *dominateur*. Pour contrer ces effets néfastes sans remettre en cause pour autant le modèle économique, le développement durable a été proposé comme l'alternative incontournable. La troisième partie (Figure 1P.3) sera par conséquent consacrée à **l'analyse des liens entre modes de développement et déclin de la biodiversité**. Dans le cinquième chapitre, je m'efforcerai de présenter un indice combinant limites environnementales et sociales afin de mettre en lumière les relations entre déclin de la biodiversité et modèle socio-économique et de sortir de la logique qui fixe comme but l'accession de tous les pays au mode de vie dominateur (Figure 1Ch.5). Enfin, le sixième et dernier chapitre proposera de suivre les liens mis en avant dans le chapitre précédent et, dès lors, de tester empiriquement, à l'échelle de la France, les hypothèses sous-jacentes au développement durable et à son efficacité (Figure 1Ch.6).

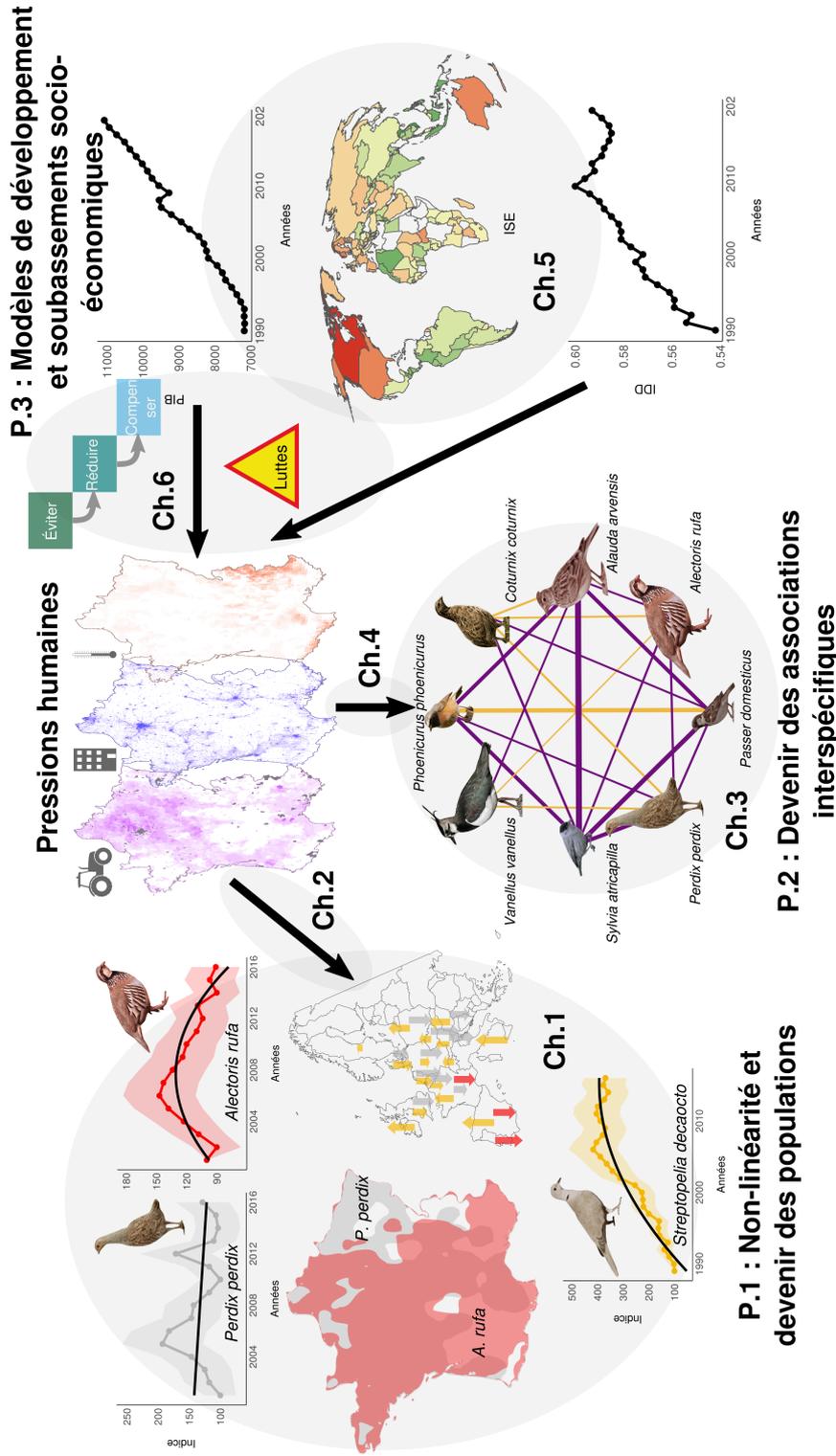


FIGURE 1 – Agencement des chapitres autour des zones d'ombre du déclin de la biodiversité. La première partie (P.1) s'attache à mettre en lumière une des zones d'ombre du déclin de la biodiversité : l'importance de la non-linéarité dans l'estimation des dynamiques de la biodiversité à l'échelle des populations. Elle se compose des deux premiers chapitres dont le premier (Ch. 1) se concentre sur la formalisation de la non-linéarité dans les populations. Pour exemple, sur la figure, sont montrées la distribution et les tendances en France de deux espèces en déclin, la Perdrix rouge (*Alectoris rufa* en rouge) et la Perdrix grise (*Perdix perdix* en gris), ainsi que d'une espèce en augmentation, la Tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*, en jaune). Le deuxième chapitre (Ch. 2) fait le lien entre pressions anthropiques, notamment l'intensification de l'agriculture (en magenta), l'urbanisation (en bleu) et le changement climatique (en rouge) et réponses des populations à l'échelle de l'Europe. Les tendances des trois mêmes espèces dans différents pays d'Europe sont présentées. La deuxième partie (P.2) s'intéresse à une seconde zone d'ombre du déclin de la biodiversité qu'est le devenir des interrelations qui relient les espèces dans les communautés. Elle regroupe les troisième et quatrième chapitres. Le troisième chapitre (Ch. 3) s'attache à faire émerger les associations qui existent entre les espèces dans les communautés et fait le lien avec l'homogénéisation biotique. Un exemple de réseau d'associations des milieux agricoles est présenté sur la figure avec huit espèces reliées par des associations positives (jaune) et négatives (violet). Le quatrième chapitre (Ch. 4) analyse l'impact des pressions humaines sur ces réseaux d'associations à l'échelle de la France. La troisième partie (P.3) est centrée sur une dernière zone d'ombre du déclin, à savoir ses sous-bassements socio-économiques et l'impact des modèles de développement. Elle est formée par les deux derniers chapitres. Le cinquième chapitre (Ch. 5) revient sur le compromis entre développement et impact environnemental, et le découplage entre croissance économique et bien-être social à l'échelle mondiale. L'évolution du produit intérieur brut (PIB) par habitant (en \$US constant) et de l'indice de développement durable (IDD) sont présentés ainsi que la distribution mondiale de l'indice socio-environnemental (ISE) proposé au Ch.5. Le sixième chapitre (Ch. 6) poursuit cette réflexion dans le cas français et évalue les capacités du développement durable à faire diminuer les pressions anthropiques et donc stopper le déclin de la biodiversité en regard d'autres propositions sociétales.

Références

- ADELMAN, S. 2018, «The sustainable development goals, anthropocentrism and neoliberalism», dans *Sustainable Development Goals*, Edward Elgar Publishing. 18
- BARABÁSI, A.-L. 2003, «Linked : The new science of networks», . 11
- BARNER, A. K., K. E. COBLENTZ, S. D. HACKER et B. A. MENGE. 2018, «Fundamental contradictions among observational and experimental estimates of non-trophic species interactions», *Ecology*, vol. 99, n° 3, p. 557–566. 14
- BARNER, A. K., S. D. HACKER, B. A. MENGE et K. J. NIELSEN. 2016, «The complex net effect of reciprocal interactions and recruitment facilitation maintains an intertidal kelp community», *Journal of Ecology*, vol. 104, n° 1, p. 33–43. 16
- BASCOMPTE, J., P. JORDANO, C. J. MELIÁN et J. M. OLESEN. 2003, «The nested assembly of plant–animal mutualistic networks», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 100, n° 16, p. 9383–9387. 9
- BIGGERI, M. et V. MAURO. 2018, «Towards a more ‘sustainable’ human development index : Integrating the environment and freedom», *Ecological indicators*, vol. 91, p. 220–231. 19
- BLANCHET, F. G., K. CAZELLES et D. GRAVEL. 2020, «Co-occurrence is not evidence of ecological interactions», *Ecology Letters*, vol. 23, n° 7, p. 1050–1063. 14
- BONNEUIL, C. et J.-B. FRESSOZ. 2013, *L'événement Anthropocène : La Terre, l'histoire et Nous*, Média Diffusion. 17
- BORRETT, S. R., J. MOODY et A. EDELMANN. 2014, «The rise of network ecology : Maps of the topic diversity and scientific collaboration», *Ecological Modelling*, vol. 293, p. 111–127. 9
- BOURG, D. 2019, «De l'économie circulaire à l'écologie intégrale», *Futuribles*, , n° 1, p. 5–16. 19
- BRAND, U. et M. WISSEN. 2017, «The imperial mode of living», *The Routledge handbook of ecological economics : Nature and society*, p. 152–161. 19
- BRANDES, U. 2005, *Network Analysis : Methodological Foundations*, vol. 3418, Springer Science & Business Media. 9
- BROOK, B. W., E. C. ELLIS, M. P. PERRING, A. W. MACKAY et L. BLOMQUIST. 2013, «Does the terrestrial biosphere have planetary tipping points?», *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 28, n° 7, doi :10.1016/j.tree.2013.01.016, p. 396–401, ISSN 0169-5347. 20
- BROOK, B. W., N. S. SODHI et C. J. BRADSHAW. 2008, «Synergies among extinction drivers under global change», *Trends in ecology & evolution*, vol. 23, n° 8, p. 453–460. 8
- BROWN, J. H. et B. A. MAURER. 1989, «Macroecology : The Division of Food and Space Among Species on Continents», *Science*, vol. 243, n° 4895, doi :10.1126/science.243.4895.1145, p. 1145–1150, ISSN 0036-8075, 1095-9203. 6
- BRUNDTLAND, G. H., M. KHALID, S. AGNELLI, S. AL-ATHEL et B. CHIDZERO. 1987, «Our common future», *New York*, vol. 8. 16, 18, 21
- CARADONNA, P. J., L. A. BURKLE, B. SCHWARZ, J. RESASCO, T. M. KNIGHT, G. BENADI, N. BLÜTHGEN, C. F. DORMANN, Q. FANG et J. FRÜND. 2020, «Seeing through the static : The temporal dimension of plant–animal mutualistic interactions», *Ecology Letters*. 12
- CARADONNA, P. J., W. K. PETRY, R. M. BRENNAN, J. L. CUNNINGHAM, J. L. BRONSTEIN, N. M. WASER et N. J. SANDERS. 2017, «Interaction rewiring and the rapid turnover of plant–pollinator networks», *Ecology letters*, vol. 20, n° 3, p. 385–394. 11
- CARSON, R. 1962, *Silent Spring*. 7
- CAZALIS, V. et A.-C. PRÉVOT. 2019, «Are protected areas effective in conserving human connection with nature and enhancing pro-environmental behaviours?», *Biological Conservation*, vol. 236, p. 548–555. 18
- CHEVALIER, M., \. LINDSTRÖM, T. PÄRT et J. KNAPE. 2019, «Changes in forest bird abundance, community structure and composition following a hurricane in Sweden», *Ecography*, vol. 42, n° 11, p. 1862–1873. 8
- CHRISTENSEN, V., M. COLL, C. PIRODDI, J. STEENBEEK, J. BUSZOWSKI et D. PAULY. 2014, «A century of fish biomass decline in the ocean», *Marine Ecology Progress Series*, vol. 512, p. 155–166. 3
- CLARK, T. J. et A. D. LUIS. 2020, «Nonlinear population dynamics are ubiquitous in animals», *Nature Ecology & Evolution*, vol. 4, n° 1, p. 75–81. 3
- COBEY, S. et E. B. BASKERVILLE. 2016, «Limits to causal inference with state-space reconstruction for infectious disease», *PloS one*, vol. 11, n° 12, p. e0169 050. 14
- COHEN, J. E., R. A. BEAVER, S. H. COUSINS, D. L. DEANGELIS, L. GOLDWASSER, K. L. HEONG, R. D. HOLT, A. J. KOHN, J. H. LAWTON et N. MARTINEZ. 1993, «Improving food webs», *Ecology*, vol. 74, n° 1, p. 252–258. 9

- CUNNINGHAM, R. et P. OLSEN. 2009, «A statistical methodology for tracking long-term change in reporting rates of birds from volunteer-collected presence-absence data», *Biodiversity and conservation*, vol. 18, n° 5, p. 1305–1327. 4
- DALY, H. E. 1974, «The economics of the steady state», *The American Economic Review*, vol. 64, n° 2, p. 15–21. 22
- D'AMEN, M., H. K. MOD, N. J. GOTELLI et A. GUISAN. 2018, «Disentangling biotic interactions, environmental filters, and dispersal limitation as drivers of species co-occurrence», *Ecography*, vol. 41, n° 8, p. 1233–1244. 13
- DAMGAARD, C. 2019, «A critique of the space-for-time substitution practice in community ecology», *Trends in ecology & evolution*. 6
- DARWIN, C. 1859, «On the Origin of Species by Means of Natural Selection (J. Murray, London)», . 9
- DEMARIA, F. et A. KOTHARI. 2017, «The Post-Development Dictionary agenda : Paths to the pluriverse», *Third World Quarterly*, vol. 38, n° 12, p. 2588–2599. 22
- DEYLE, E. R., R. M. MAY, S. B. MUNCH et G. SUGIHARA. 2016, «Tracking and forecasting ecosystem interactions in real time», *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 283, n° 1822, p. 20152258. 12, 14
- DONALD, P. F., F. J. SANDERSON, I. J. BURFIELD, S. M. BIERMAN, R. D. GREGORY et Z. WALICZKY. 2007, «International conservation policy delivers benefits for birds in Europe», *Science*, vol. 317, n° 5839, p. 810–813. 3
- DORNELAS, M., L. H. ANTAO, F. MOYES, A. E. BATES, A. E. MAGURRAN, D. ADAM, A. A. AKHMETZHANOVA, W. APPELTANS, J. M. ARCOS et H. ARNOLD. 2018, «BioTIME : A database of biodiversity time series for the Anthropocene», *Global Ecology and Biogeography*, vol. 27, n° 7, p. 760–786. 6
- EARLY, R. et S. A. KEITH. 2019, «Geographically variable biotic interactions and implications for species ranges», *Global Ecology and Biogeography*, vol. 28, n° 1, p. 42–53. 12, 15
- EASTERLIN, R. A. 1974, «Does economic growth improve the human lot? Some empirical evidence», dans *Nations and Households in Economic Growth*, Elsevier, p. 89–125. 18, 22
- ELTON, C. 1927, «Animal Ecology, 1927», *Sidgwick & Jackson, LTD, London*, p. 56. 13
- EVANS, A. L., N. J. SINGH, A. FRIEBE, J. M. ARNEMO, T. G. LASKE, O. FRÖBERT, J. E. SWENSON et S. BLANC. 2016, «Drivers of hibernation in the brown bear», *Frontiers in Zoology*, vol. 13, n° 1, doi :10.1186/s12983-016-0140-6, p. 7, ISSN 1742-9994. 8
- FAHRIG, L. 2003, «Effects of habitat fragmentation on biodiversity», *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, vol. 34, n° 1, p. 487–515. 3
- FEWSTER, R. M., S. T. BUCKLAND, G. M. SIRIWARDENA, S. R. BAILLIE et J. D. WILSON. 2000, «Analysis of population trends for farmland birds using generalized additive models», *Ecology*, vol. 81, n° 7, p. 1970–1984. 4
- FREILICH, M. A., E. WIETERS, B. R. BROITMAN, P. A. MARQUET et S. A. NAVARRETE. 2018, «Species co-occurrence networks : Can they reveal trophic and non-trophic interactions in ecological communities?», *Ecology*, vol. 99, n° 3, p. 690–699. 14
- GASTON, K. J. et T. M. BLACKBURN. 1999, «A critique for macroecology», *Oikos*, p. 353–368. 8
- GEMENNE, F. et A. RANKOVIC. 2019, *Atlas de l'anthropocène*, Presses de Sciences Po. 18
- GEORGESCU-ROEGEN, N. 1975, «Energy and economic myths», *Southern economic journal*, p. 347–381. 18
- GERBER, J.-F. et R. S. RAINA. 2018, «Post-growth in the global south? Some reflections from India and Bhutan», *Ecological economics*, vol. 150, p. 353–358. 22
- GOLDSMITH, E. 1972, *Blueprint for Survival*, vol. 7830, Houghton Mifflin. 22
- GOTELLI, N. J. 2000, «Null model analysis of species co-occurrence patterns», *Ecology*, vol. 81, n° 9, p. 2606–2621. 14
- GRAVEL, D., B. BAISER, J. A. DUNNE, J.-P. KOPELKE, N. D. MARTINEZ, T. NYMAN, T. POISOT, D. B. STOUFFER, J. M. TYLIANAKIS et S. A. WOOD. 2019, «Bringing Elton and Grinnell together : A quantitative framework to represent the biogeography of ecological interaction networks», *Ecography*, vol. 42, n° 3, p. 401–415. 13
- GREEN, R. E. 1984, «The feeding ecology and survival of partridge chicks (*Alectoris rufa* and *Perdix perdix*) on arable farmland in East Anglia», *Journal of Applied Ecology*, p. 817–830. 10
- GRINNELL, J. 1917, «The niche-relationships of the California Thrasher», *Auk*, vol. 34, n° 4, p. 427–433. 13
- GUISAN, A. et W. THUILLER. 2005, «Predicting species distribution : Offering more than simple habitat models», *Ecology letters*, vol. 8, n° 9, p. 993–1009. 13
- HAECKEL, E. 1866, *Generelle Morphologie Der Organismen. Allgemeine Grundzüge Der Organischen Formen-Wissenschaft, Mechanisch Begründet Durch Die von C. Darwin Reformirte Descendenz-Theorie, Etc.*, vol. 1. 9

- HARCOMBE, W. 2010, «Novel cooperation experimentally evolved between species», *Evolution : International Journal of Organic Evolution*, vol. 64, n° 7, p. 2166–2172. [11](#)
- HARRIS, D. J. 2016, «Inferring species interactions from co-occurrence data with Markov networks», *Ecology*, vol. 97, n° 12, p. 3308–3314. [12](#)
- HICKEL, J. 2019, «Is it possible to achieve a good life for all within planetary boundaries?», *Third World Quarterly*, vol. 40, n° 1, p. 18–35. [21](#)
- HICKEL, J. 2020, «The sustainable development index : Measuring the ecological efficiency of human development in the anthropocene», *Ecological Economics*, vol. 167, p. 106 331. [19](#)
- HILLERISLAMBERS, J., P. B. ADLER, W. S. HARPOLE, J. M. LEVINE et M. M. MAYFIELD. 2012, «Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory», *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, vol. 43, p. 227–248. [12](#)
- HIRSCH, F. 1976, *Social Limits to Growth*, Routledge. [18](#)
- HUBBELL, S. P. 2001, *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32)*, Princeton University Press. [12](#)
- HUMBOLDT, A., VON. 1845, *Cosmos Essai d'une Description Physique Du Monde*. [9](#)
- HUMBOLDT, A., VON. 1849, *Aspects of Nature, in Different Lands and Different Climates ; with Scientific Elucidations*, Lea and Blanchard. [16](#)
- HUTCHINSON, G. 1957, «Concluding remarks : Cold Sprig Harbor Symposia on Quantitative Biology», dans *Cold Sprig Harbor Symposia on Quantitative Biology : Yale University New Haven*, p. 66–77. [13](#)
- HUTCHINSON, G. E. 1978, *An Introduction to Population Ecology*, 504 : 51 HUT. [13](#)
- HYLANDER, K. et J. EHRLÉN. 2013, «The mechanisms causing extinction debts», *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 28, n° 6, doi :10.1016/j.tree.2013.01.010, p. 341–346, ISSN 0169-5347. [6](#)
- INGS, T. C., J. M. MONTOYA, J. BASCOMPTE, N. BLÜTHGEN, L. BROWN, C. F. DORMANN, F. EDWARDS, D. FIGUEROA, U. JACOB et J. I. JONES. 2009, «Ecological networks—beyond food webs», *Journal of Animal Ecology*, vol. 78, n° 1, p. 253–269. [9](#)
- IPBES. 2019, «Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services», cahier de recherche, E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, & H. T. Ngo (Eds.). IPBES Secretariat : Bonn, Germany. [2](#), [18](#)
- IPCC. 2018, «Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty», cahier de recherche, Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.). [18](#)
- IPCC. 2021, «Climate Change 2021 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.», cahier de recherche, [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T. K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press. [19](#)
- JACKSON, S. T. et D. F. SAX. 2010, «Balancing biodiversity in a changing environment : Extinction debt, immigration credit and species turnover», *Trends in ecology & evolution*, vol. 25, n° 3, p. 153–160. [6](#)
- JANZEN, D. H. 1971, «The deflowering of central America», . [10](#)
- KAİKA, D. et E. ZERVAS. 2013, «The Environmental Kuznets Curve (EKC) theory—Part A : Concept, causes and the CO2 emissions case», *Energy Policy*, vol. 62, doi :10.1016/j.enpol.2013.07.131, p. 1392–1402, ISSN 0301-4215. [21](#)
- KALLIS, G. 2013, «Societal metabolism, working hours and degrowth : A comment on Sorman and Giampietro», *Journal of Cleaner Production*, vol. 38, p. 94–98. [22](#)
- KARAKAYA, E., E. SARI et S. ALATAŞ. 2021, «What drives material use in the EU ? Evidence from club convergence and decomposition analysis on domestic material consumption and material footprint», *Resources Policy*, vol. 70, p. 101 904. [19](#)
- KAREIVA, P. et E. FULLER. 2016, «Beyond resilience : How to better prepare for the profound disruption of the Anthropocene», *Global Policy*, vol. 7, p. 107–118. [22](#)
- KOLASI, E. 2018, «The physics of capitalism», *Monthly Review*, vol. 70, n° 1, p. 29–43. [19](#)

- KRAFT, N. J., W. K. CORNWELL, C. O. WEBB et D. D. ACKERLY. 2007, «Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities», *The American Naturalist*, vol. 170, n° 2, p. 271–283. [12](#)
- KUUSAARI, M., R. BOMMARCO, R. K. HEIKKINEN, A. HELM, J. KRAUSS, R. LINDBORG, E. ÖCKINGER, M. PÄRTEL, J. PINO et F. RODA. 2009, «Extinction debt : A challenge for biodiversity conservation», *Trends in ecology & evolution*, vol. 24, n° 10, p. 564–571. [6](#)
- KUZNETS, S. 1934, «National Income, 1929-1932», dans *National Income, 1929-1932*, NBER, p. 1–12. [20](#)
- LANDI, P., H. O. MINOARIVÉLO, \. BRÄNNSTRÖM, C. HUI et U. DIECKMANN. 2018, «Complexity and stability of adaptive ecological networks : A survey of the theory in community ecology», dans *Systems Analysis Approach for Complex Global Challenges*, Springer, p. 209–248. [10](#)
- LARRÈRE, C. et R. LARRÈRE. 2020, *Le Pire n'est Pas Certain-Essai Sur l'aveuglement Catastrophique*, Premier Parallèle. [17](#)
- LATOUCHE, S. 2009, *Farewell to Growth*, Polity. [22](#)
- LEOPOLD, A. 1949, «A sand county almanac and sketches here and there», . [9](#)
- LEUNG, B., A. L. HARGREAVES, D. A. GREENBERG, B. MCGILL, M. DORNELAS et R. FREEMAN. 2020, «Clustered versus catastrophic global vertebrate declines», *Nature*, vol. 588, n° 7837, doi:10.1038/s41586-020-2920-6, p. 267–271, ISSN 1476-4687. [3](#)
- LI, Y., R. MIAO et M. KHANNA. 2020, «Neonicotinoids and decline in bird biodiversity in the United States», *Nature Sustainability*, p. 1–9. [8](#)
- LIU, H., M. LEI, N. ZHANG et G. DU. 2019, «The causal nexus between energy consumption, carbon emissions and economic growth : New evidence from China, India and G7 countries using convergent cross mapping», *PLOS ONE*, vol. 14, n° 5, doi:10.1371/journal.pone.0217319, p. e0217319, ISSN 1932-6203. [19](#)
- LOREAU, M. et C. DE MAZANCOURT. 2013, «Biodiversity and ecosystem stability : A synthesis of underlying mechanisms», *Ecology letters*, vol. 16, p. 106–115. [11](#)
- LOTKA, A. J. 1925, *Elements of Physical Biology*, Williams & Wilkins. [4](#)
- MACARTHUR, R. 1955, «Fluctuations of animal populations and a measure of community stability», *ecology*, vol. 36, n° 3, p. 533–536. [11](#)
- MARIS, V. 2015, «Le capital naturel, une image réduite des valeurs de la nature et des politiques environnementales», *La Revue du CGDD*, p. 33. [17](#)
- MARQUES, A., I. S. MARTINS, T. KASTNER, C. PLUTZAR, M. C. THEURL, N. EISENMENGER, M. A. HUIJBREGTS, R. WOOD, K. STADLER et M. BRUCKNER. 2019, «Increasing impacts of land use on biodiversity and carbon sequestration driven by population and economic growth», *Nature ecology & evolution*, vol. 3, n° 4, p. 628–637. [19](#)
- MARQUES, L. C. 2020, *Capitalism and Environmental Collapse*, Springer. [19](#)
- MARTINEZ-ALIER, J. 2021, «Mapping ecological distribution conflicts : The EJAtlas», *The Extractive Industries and Society*, doi:10.1016/j.exis.2021.02.003, ISSN 2214-790X. [18](#)
- MAY, R. M. 1974, *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, vol. 6, Princeton university press. [10](#)
- MAY, R. M. 2004, «Simple mathematical models with very complicated dynamics», *The Theory of Chaotic Attractors*, p. 85–93. [4](#)
- MCGILL, B. J., B. J. ENQUIST, E. WEIHER et M. WESTOBY. 2006, «Rebuilding community ecology from functional traits», *Trends in ecology & evolution*, vol. 21, n° 4, p. 178–185. [13](#)
- MEADOWS, D., D. MEADOWS et J. W. W. RANDERS. 1972, «The limits to growth», *A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind*, London : Earth Island Limited. [16](#), [18](#), [21](#)
- MILLER, B., M. E. SOULÉ et J. TERBORGH. 2014, «New conservation'or surrender to development», *Animal Conservation*, vol. 17, n° 6, p. 509–515. [22](#)
- MILLS, J. H. et T. A. WAITE. 2009, «Economic prosperity, biodiversity conservation, and the environmental Kuznets curve», *Ecological Economics*, vol. 68, n° 7, doi:10.1016/j.ecolecon.2009.01.017, p. 2087–2095, ISSN 0921-8009. [21](#)
- MONTOYA, J. M., I. DONOHUE et S. L. PIMM. 2018a, «Planetary boundaries for biodiversity : Implausible science, pernicious policies», *Trends in ecology & evolution*, vol. 33, n° 2, p. 71–73. [20](#)
- MONTOYA, J. M., I. DONOHUE et S. L. PIMM. 2018b, «Why a Planetary Boundary, If It Is Not Planetary, and the Boundary Is Undefined? A Reply to Rockström et al.», *Trends in ecology & evolution*, vol. 33, n° 4, p. 234. [19](#)
- MORALES-CASTILLA, I., M. G. MATIAS, D. GRAVEL et M. B. ARAÚJO. 2015, «Inferring biotic interactions from proxies», *Trends in ecology & evolution*, vol. 30, n° 6, p. 347–356. [12](#)

- MORAN, P. A. 1953, «The statistical analysis of the Canadian lynx cycle.», *Australian Journal of Zoology*, vol. 1, n° 3, p. 291–298. [14](#)
- MORANTA, J., C. TORRES, I. MURRAY, M. HIDALGO, H. HINZ et A. GOURAGUINE. 2021, «Transcending capitalism growth strategies for biodiversity conservation», *Conservation Biology*. [22](#)
- MORUETA-HOLME, N., B. BLONDER, B. SANDEL, B. J. MCGILL, R. K. PEET, J. E. OTT, C. VIOLLE, B. J. ENQUIST, P. M. JØRGENSEN et J.-C. SVENNING. 2016, «A network approach for inferring species associations from co-occurrence data», *Ecography*, vol. 39, n° 12, p. 1139–1150. [13](#), [14](#)
- MUGGEO, V. M. 2008, «Segmented : An R package to fit regression models with broken-line relationships», *R news*, vol. 8, n° 1, p. 20–25. [5](#)
- NEWMAN, M. E., A.-L. E. BARABÁSI et D. J. WATTS. 2006, *The Structure and Dynamics of Networks.*, Princeton university press. [9](#)
- NORDHAUS, W. D. et J. TOBIN. 1973, «Is growth obsolete?», dans *The Measurement of Economic and Social Performance*, Nber, p. 509–564. [21](#)
- NORTON, B. 2005, «Sustainability : A philosophy of adaptive ecosystem management University of Chicago Press», *Chicago IL*. [21](#)
- O'NEILL, D. W., A. L. FANNING, W. F. LAMB et J. K. STEINBERGER. 2018, «A good life for all within planetary boundaries», *Nature sustainability*, vol. 1, n° 2, p. 88–95. [20](#)
- PAINE, R. T. 1980, «Food webs : Linkage, interaction strength and community infrastructure», *Journal of animal ecology*, vol. 49, n° 3, p. 667–685. [9](#)
- PARRIQUE, T. 2019, *The Political Economy of Degrowth*, PhD Thesis, Clermont Auvergne. [22](#)
- PARRIQUE, T., J. BARTH, F. BRIENS, C. KERSCHNER, A. KRAUS-POLK, A. KUOKKANEN et J. H. SPANGENBERG. 2019, «Decoupling debunked», *Evidence and arguments against green growth as a sole strategy for sustainability. A study edited by the European Environment Bureau EEB*. [22](#)
- PASCUAL, M. et S. P. ELLNER. 2000, «Linking Ecological Patterns to Environmental Forcing Via Nonlinear Time Series Models», *Ecology*, vol. 81, n° 10, doi :10.1890/0012-9658(2000)081[2767:LEPTEF]2.0.CO;2, p. 2767–2780, ISSN 1939-9170. [4](#)
- PELENC, J. et J. BALLET. 2015, «Strong sustainability, critical natural capital and the capability approach», *Ecological economics*, vol. 112, p. 36–44. [17](#)
- PILOSOE, S., M. A. PORTER, M. PASCUAL et S. KÉFI. 2017, «The multilayer nature of ecological networks», *Nature Ecology & Evolution*, vol. 1, n° 4, p. 0101. [9](#)
- PURVIS, B., Y. MAO et D. ROBINSON. 2019, «Three pillars of sustainability : In search of conceptual origins», *Sustainability science*, vol. 14, n° 3, p. 681–695. [18](#)
- RAWORTH, K. 2013, «Defining a safe and just space for humanity», dans *State of the World 2013*, Springer, p. 28–38. [18](#), [20](#)
- REIF, J. 2013, «Long-term trends in bird populations : A review of patterns and potential drivers in North America and Europe», *Acta ornithologica*, vol. 48, n° 1, p. 1–16. [3](#)
- REMSEN, J. V. 1994, «Use and misuse of bird lists in community ecology and conservation», *The Auk*, vol. 111, n° 1, p. 225–227. [9](#)
- RINAUD, T., C. HARMANGE, O. PAYS, M. SARASA, M. SAILLARD et V. BRETAGNOLLE. 2020, «Interspecific competition between two partridges in farmland landscapes», *Animal Behaviour*, vol. 165, p. 23–34. [10](#)
- ROCKSTRÖM, J., W. STEFFEN, K. NOONE, \. PERSSON, F. S. CHAPIN III, E. LAMBIN, T. M. LENTON, M. SCHEFFER, C. FOLKE et H. J. SCHELLNHUBER. 2009, «Planetary boundaries : Exploring the safe operating space for humanity», *Ecology and society*, vol. 14, n° 2. [18](#), [20](#)
- RODIONOV, S. et J. E. OVERLAND. 2005, «Application of a sequential regime shift detection method to the Bering Sea ecosystem», *ICES Journal of Marine Science*, vol. 62, n° 3, p. 328–332. [5](#)
- ROSENBERG, K. V., A. M. DOKTER, P. J. BLANCHER, J. R. SAUER, A. C. SMITH, P. A. SMITH, J. C. STANTON, A. PANJABI, L. HELFT et M. PARR. 2019, «Decline of the North American avifauna», *Science*, vol. 366, n° 6461, p. 120–124. [3](#)
- SAINT-BÉAT, B., D. BAIRD, H. ASMUS, R. ASMUS, C. BACHER, S. R. PACELLA, G. A. JOHNSON, V. DAVID, A. F. VÉZINA et N. NIQUIL. 2015, «Trophic networks : How do theories link ecosystem structure and functioning to stability properties? A review», *Ecological indicators*, vol. 52, p. 458–471. [10](#), [11](#)
- SALTHER, S. 2001, «Theoretical biology as an anticipatory text : The relevance of Uexküll to current issues in evolutionary systems», doi :10.1515/SEMI.2001.033. [9](#)

- SÁNCHEZ-BAYO, F. et K. A. WYCKHUYS. 2019, «Worldwide decline of the entomofauna : A review of its drivers», *Biological Conservation*, vol. 232, p. 8–27. [3](#)
- SARUKHÁN, J., A. WHYTE, R. HASSAN, R. SCHOLES, N. ASH, S. T. CARPENTER, P. L. PINGALI, E. M. BENNETT, M. B. ZUREK et K. CHOPRA. 2005, «Millenium ecosystem assessment : Ecosystems and human well-being», . [17](#), [18](#)
- SCHEFFER, M., S. CARPENTER, J. A. FOLEY, C. FOLKE et B. WALKER. 2001, «Catastrophic shifts in ecosystems», *Nature*, vol. 413, n° 6856, p. 591–596. [4](#)
- SOBERÓN, J. 2007, «Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species», *Ecology letters*, vol. 10, n° 12, p. 1115–1123. [13](#)
- SOLOW, R. M. 1991, «Sustainability : An economist's perspective», . [21](#)
- SOULÉ, M. E. 1985, «What is conservation biology?», *BioScience*, vol. 35, n° 11, p. 727–734. [3](#), [6](#), [22](#)
- SPASH, C. 1999, «The development of environmental thinking in economics», *Environmental Values*, vol. 8, n° 4, p. 413–435. [22](#)
- STEFFEN, W., W. BROADGATE, L. DEUTSCH, O. GAFFNEY et C. LUDWIG. 2015, «The trajectory of the Anthropocene : The great acceleration», *The Anthropocene Review*, vol. 2, n° 1, p. 81–98. [17](#)
- SUGIHARA, G. 1994, «Nonlinear forecasting for the classification of natural time series», *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A : Physical and Engineering Sciences*, vol. 348, n° 1688, p. 477–495. [14](#)
- SUGIHARA, G., R. MAY, H. YE, C.-H. HSIEH, E. DEYLE, M. FOGARTY et S. MUNCH. 2012, «Detecting causality in complex ecosystems», *science*, vol. 338, n° 6106, p. 496–500. [8](#), [14](#)
- TILMAN, D., R. M. MAY, C. L. LEHMAN et M. A. NOWAK. 1994, «Habitat destruction and the extinction debt», *Nature*, vol. 371, n° 6492, p. 65–66. [6](#)
- TØNNESSEN, M. 2009, «Umwelt transitions : Uexküll and environmental change», *Biosemitotics*, vol. 2, n° 1, p. 47–64. [9](#)
- TRØJELSGAARD, K. et J. M. OLESEN. 2016, «Ecological networks in motion : Micro-and macroscopic variability across scales», *Functional Ecology*, vol. 30, n° 12, p. 1926–1935. [12](#)
- TURCHIN, P. et A. D. TAYLOR. 1992, «Complex dynamics in ecological time series», *Ecology*, vol. 73, n° 1, p. 289–305. [4](#)
- TYLIANAKIS, J. M., E. LALIBERTÉ, A. NIELSEN et J. BASCOMPTE. 2010, «Conservation of species interaction networks», *Biological conservation*, vol. 143, n° 10, p. 2270–2279. [10](#), [15](#)
- TYLIANAKIS, J. M. et R. J. MORRIS. 2017, «Ecological networks across environmental gradients», *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 48. [12](#)
- VON UEXKÜLL, J. 1926, «Theoretical biology», . [9](#)
- UICN. 2020, «Union Internationale pour la Conservation de la Nature. Comité français & MNHN. La Liste rouge des espèces menacées en France», . [3](#)
- UN. 1992, «Rio Declaration on Environment and Development. REPORT OF THE UNITED NATIONS CONFERENCE ON ENVIRONMENT AND DEVELOPMENT», . [18](#)
- UN. 2015, «Sustainable Development Goals. Transforming our world : The 2030 Agenda for Sustainable Development», *United Nations : New York, NY, USA*. [21](#)
- USHIO, M., C.-H. HSIEH, R. MASUDA, E. R. DEYLE, H. YE, C.-W. CHANG, G. SUGIHARA et M. KONDOH. 2018, «Fluctuating interaction network and time-varying stability of a natural fish community», *Nature*, vol. 554, n° 7692, p. 360–363. [14](#)
- VALIENTE-BANUET, A., M. A. AIZEN, J. M. ALCÁNTARA, J. ARROYO, A. COCUCCI, M. GALETTI, M. B. GARCÍA, D. GARCÍA, J. M. GÓMEZ et P. JORDANO. 2015, «Beyond species loss : The extinction of ecological interactions in a changing world», *Functional Ecology*, vol. 29, n° 3, p. 299–307. [10](#)
- VAN DEN BERGH, J. C. J. M. 2011, «Environment versus growth — A criticism of “degrowth” and a plea for “a-growth”», *Ecological Economics*, vol. 70, n° 5, doi :10.1016/j.ecolecon.2010.09.035, p. 881–890, ISSN 0921-8009. [22](#)
- VÁZQUEZ, D. P., R. POULIN, B. R. KRASNOV et G. I. SHENBROT. 2005, «Species abundance and the distribution of specialization in host–parasite interaction networks», *Journal of Animal Ecology*, vol. 74, n° 5, p. 946–955. [9](#)
- VENTER, O., E. W. SANDERSON, A. MAGRACH, J. R. ALLAN, J. BEHER, K. R. JONES, H. P. POSSINGHAM, W. F. LAURANCE, P. WOOD, B. M. FEKETE, M. A. LEVY et J. E. M. WATSON. 2016, «Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation», *Nature Communications*, vol. 7, n° 1, doi :10.1038/ncomms12558, p. 1–11, ISSN 2041-1723. [6](#)

- WANG, Y., J. YANG, Y. CHEN, P. DE MAEYER, Z. LI et W. DUAN. 2018, «Detecting the causal effect of soil moisture on precipitation using convergent cross mapping», *Scientific reports*, vol. 8, n° 1, p. 1–8. [8](#)
- WARREN, P., T. HORNBY et D. BAINES. 2017, «Habitat use, nest-sites and chick diet of Grey Partridge *Perdix perdix* on hill farms in north east England», *Bird Study*, vol. 64, n° 2, p. 138–145. [10](#)
- WOLKOVICH, E. M., B. I. COOK, K. K. MCLAUCHLAN et T. J. DAVIES. 2014, «Temporal ecology in the Anthropocene», *Ecology letters*, vol. 17, n° 11, p. 1365–1379. [6](#)
- WULF, A. 2015, *The Invention of Nature : Alexander von Humboldt's New World*, Knopf. [16](#)
- WWF. 2020, «World Wildlife Fund. Living Planet Report 2020-Bending the curve of biodiversity loss.», cahier de recherche, Almond, R.E.A., Grooten M. and Petersen, T. (Eds). WWF, Gland, Switzerland. [3](#)

Première partie

**Dynamiques non-linéaires des espèces et
pressions sur les populations**

Chapitre 1

Classifier les dynamiques non-linéaires en écologie

Résumé

Ce chapitre s'appuie sur le manuscrit suivant qui est publié :

Rigal, S., Devictor, V., & Dakos, V. (2020). A method for classifying and comparing non-linear trajectories of ecological variables. *Ecological Indicators*. 112, 106113. DOI : 10.1016/j.ecolind.2020.106113.

Cadre et objectif : Pour synthétiser et décrire les dynamiques temporelles des variables écologiques, deux grandes approches sont communément utilisées, d'un côté les méthodes linéaires qui visent à calculer une tendance, et de l'autre, les méthodes non-linéaires qui cherchent à décrire précisément les fluctuations fines. Cependant, les tendances linéaires ne rendent compte ni de l'accélération ni des changements de direction qui peuvent intervenir dans la trajectoire des populations (Fig. 1.1), notamment en réponse à une amélioration ou une détérioration des conditions environnementales. À l'inverse, les méthodes non-linéaires caractérisent pleinement les trajectoires des populations mais sans parvenir à aboutir à une classification standard renseignant sur l'état des populations. Dans ce chapitre, je m'attelle donc à proposer une méthode qui puisse rendre compte de la forme générale des trajectoires de populations, c'est-à-dire à la fois informer sur la tendance, l'accélération et les changements de direction pour parvenir à une classification formelle de l'état des trajectoires.

Hypothèse : Les approches linéaires et les méthodes non-linéaires et non-paramétriques répondent à des objectifs différents, renseigner sur la tendance générale d'une trajectoire ou la décrire finement. Les avantages de chacune de ces deux approches peuvent être cumulés via une approche polynomiale paramétrique.

Prédiction : Les trajectoires des espèces peuvent être réparties en neuf classes (Fig. 1.2) selon leur forme générale : déclin accéléré ; déclin constant ; déclin décéléré ; concave ; stable ; convexe ; augmentation décélérée ; augmentation constante ; augmentation accélérée.

Méthode : Un polynôme du second ordre est ajusté sur la trajectoire de chacune des espèces afin d'estimer sa direction, sa vitesse et sa courbure (accélérée ou décélérée) pour aboutir à la classification de chaque trajectoire selon les catégories présentées dans la prédiction. Lorsqu'elle est disponible, l'erreur d'échantillonnage est intégrée via une méthode de Monte-Carlo pour rendre compte de l'incertitude de la trajectoire. La méthode est testée sur un jeu de trajectoires simulées afin de caractériser sa sensibilité à différents biais (comme le bruit ou l'erreur d'échantillonnage). Elle est ensuite appliquée aux trajectoires de plus de 100 espèces d'oiseaux entre 1989 et 2017 (Fig. 1.4), issues des données du Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC), ainsi qu'à des indices multi-spécifiques construits à partir des mêmes données.

Résultats : Pour un quart des espèces étudiées, leur trajectoire est significativement mieux estimée comme non-linéaire par l'approche polynomiale par rapport à une analyse linéaire clas-

sique. Cette méthode peut également être appliquée pour analyser les indices multi-espèces et plus généralement tout type de variable écologique, soit pour classer les trajectoires des variables écologiques dans le temps, soit les trajectoires des variables écologiques à travers les gradients de pression.

Introduction

La biodiversité connaît un déclin marqué depuis plusieurs décennies (RIPPLE et collab., 2017), ce qui a conduit les instances internationales à établir des objectifs ambitieux pour lutter contre cette tendance, que ce soit en protégeant les espèces et les habitats ou en maintenant et en restaurant les écosystèmes (CBD, 2010; EC, 2011). Ces objectifs nécessitent le suivi des données de biodiversité et le développement d'outils statistiques pertinents, capable notamment d'estimer les progrès vers ces objectifs.

Différents types d'indicateurs ont été proposés pour mesurer le caractère changeant de l'état de la nature. Par exemple, une série de *variables de biodiversité* a été proposée pour détecter les changements critiques affectant la biodiversité (SCHMELLER et collab., 2018). Quel que soit le niveau écologique considéré (espèce, habitat, écosystème) et le terme et la définition exacts utilisés (variable, indices, indicateur), la détection des modifications dans la dynamique des réponses de la biodiversité, estimée au travers du prisme de l'écologie temporelle, est essentielle pour toute politique de conservation (WOLKOVICH et collab., 2014). Parmi les approches possibles, l'analyse des tendances temporelles des populations d'espèces spécialistes de l'habitat (par exemple, les oiseaux des milieux agricoles, GREGORY et collab. (2005)), ou des indicateurs agrégés de la dynamique des populations (par exemple, l'Indice Planète Vivante, LOH et collab. (2005)) est devenue une pratique courante pour suivre l'impact des activités humaines sur la biodiversité (VAČKÁŘ et collab., 2012).

En théorie, une amélioration dans l'état de la biodiversité devrait être révélée par le passage d'une diminution à une augmentation (ou au moins à une stabilisation) de la tendance temporelle de ces indices (DONALD et collab., 2007; KOLEČEK et collab., 2014; KOSCHOVÁ et collab., 2018; SANDERSON et collab., 2016). Plus généralement, l'objectif du calcul des tendances temporelles est de décrire l'état d'une variable donnée par rapport à ses valeurs passées, avec un descripteur simple qui puisse être facilement interprété et utilisé dans des analyses ultérieures (par exemple, pour comparer les dynamiques entre les espèces ou pour relier la tendance de la variable à des pressions spécifiques).

Cependant, le terme *tendance* crée une confusion quant à ce qui est effectivement mesuré par l'ajustement d'un modèle statistique à la *trajectoire* d'une variable d'intérêt donnée (par exemple la série temporelle d'une espèce). La tendance est en effet généralement mesurée comme la pente d'un modèle linéaire et estime donc le taux moyen de changement de la variable sur une période donnée (LINK et SAUER, 1997b), et est ensuite utilisée pour décrire la trajectoire dans son ensemble. Cependant, lorsqu'on estime une tendance, on ne fait que synthétiser le changement global en termes de direction (le signe de la tendance) et de pente (l'ampleur du changement).

Pourtant, une trajectoire recèle souvent plus qu'une simple tendance linéaire et peut être définie comme l'ensemble des fluctuations suivies par la dynamique temporelle de la variable. Par conséquent, lorsqu'on étudie une trajectoire, l'objectif devrait plutôt être de trouver une description plus précise que la seule tendance linéaire qui rende compte des variations temporelles de la direction, la vitesse, la courbure ainsi que du moment où se produisent ces changements. Malgré cette différence, les notions de tendance et de trajectoire ne sont pas toujours séparées dans l'étude des variables écologiques (HUMBERT et collab., 2009; INGER et collab., 2015).

De surcroît, les méthodes linéaires (auxquelles se rattachent aussi les analyses mesurant un pourcentage de changement sur une période) restent largement dominantes pour classer et comparer les changements temporels observés dans la dynamique des populations pour la plupart des groupes bien étudiés, comme les oiseaux (HELDBJERG et collab., 2018; JULLIARD et collab., 2004; REIF, 2013; ROSENBERG et collab., 2019), les poissons (CHRISTENSEN et collab., 2014; VASILAKOPOULOS et collab., 2014) et les insectes (HALLMANN et collab., 2017; LISTER et GARCIA, 2018; SÁNCHEZ-BAYO et WYCKHUYS, 2019). Pourtant se concentrer soit sur les tendances, soit sur les trajectoires peut conduire à des interprétations différentes d'autant plus que les dynamiques de nombreuses espèces sont non-linéaires (CLARK et LUIS, 2020). En effet, avant que tout changement qualitatif d'une variable donnée puisse être détecté, la trajectoire de la variable peut adopter différentes formes avec des significations spécifiques qui ne peuvent pas être capturées en mesurant simplement la tendance. Par exemple, pour une trajectoire de population reflétant l'état de conservation d'une espèce menacée, la décélération du déclin peut déjà révéler une amélioration de la situation (Fig. 1.1a). Au contraire, une diminution accélérée reflète une dégradation qui s'accroît (Fig. 1.1b). Ainsi, la variation du taux de changement le long de la trajectoire est très instructive du point de vue de la conservation et ne peut pourtant pas être entièrement capturée par une approche de tendance linéaire. Pire encore, les tendances linéaires peuvent masquer l'inversion de la dynamique, c'est-à-dire une courbe de forme concave ou convexe qui serait qualifiée de *stable* par un modèle linéaire (Fig. 1.1c). Par conséquent, l'étude des trajectoires complètes au-delà des simples tendances est cruciale pour suivre l'amélioration ou l'échec des politiques de conservation ainsi que pour identifier les points de changement qui peuvent suivre la mise en œuvre d'une politique de conservation.

Une pléthore de méthodes autres que linéaires est déjà disponible pour décrire les trajectoires de population (DORNELAS et collab., 2013; LINK et SAUER, 1997a; RUPPERT et collab., 2009; THOMAS, 1996; TITTENSOR et collab., 2014). La plupart de ces méthodes reposent sur des modèles linéaires généralisés avec des splines de régression polynomiale (CUNNINGHAM et OLSEN, 2009) ou des modèles additifs généralisés (MAG) (BUCKLAND et collab., 2005; FEWSTER et collab., 2000). Bien que ces méthodes soient essentielles pour ajuster et décrire des dynamiques non-linéaires

complexes, le détail des fluctuations temporelles de ces dynamiques complexes ne sont pas toujours pertinents pour évaluer l'état d'une trajectoire de population et demeurent difficiles à utiliser pour la comparaison des dynamiques de différentes espèces. La raison en est que le type de fonction utilisé dans ces modèles non-linéaires et le degré de liberté qui leur est alloué ne sont souvent pas contraints a priori par l'utilisateur (sinon cela reviendrait à un cas paramétrique (BRUN et collab., 2019)) mais plutôt ajustés aux données. Cela conduit à des interprétations difficiles car le risque de surajuster le modèle pour rendre compte des variations fines augmente ou nécessite une étape de sélection, ce qui empêche la comparaison des modèles obtenus sur différents jeux de données. Par exemple, dans un MAG, la fonction résulte d'un compromis entre le lissage de la fonction et la fidélité aux données, ce qui implique une sélection (soit par validation croisée généralisée, soit par vraisemblance marginale) des paramètres de lissage (WOOD, 2017). Il existe également des méthodes non paramétriques simples (par exemple, le rang de corrélation (ADARSH et JANGA REDDY, 2015; SONALI et KUMAR, 2013; YUE et WANG, 2004)), mais elles ne détectent là encore qu'une tendance dominante. D'autres méthodes identifient les points de rupture le long d'une trajectoire, par exemple en ajustant des relations linéaire segmentées, principalement par des modèles de régression par morceaux (FONG et collab., 2017; MUGGEO, 2003, 2008), ou en appliquant des méthodes d'analyse séquentielle ou itérative des changements de régime (GRÖGER et collab., 2011; RODIONOV et OVERLAND, 2005). Bien que ces techniques permettent de localiser les principaux changements de direction le long d'une trajectoire, elles ne synthétisent pas la forme générale de la trajectoire au-delà de l'identification de ces points de changement particuliers.

Dans l'ensemble, les approches actuelles utilisées pour étudier et comparer les trajectoires non-linéaires des variables écologiques ne proposent donc pas de méthode simple permettant de classer les trajectoires en fonction de leur forme générale. Dans l'idéal, une telle méthode devrait être suffisamment flexible pour traiter la plupart des données écologiques en utilisant des mesures statistiques simples pour classer les trajectoires, et ces mesures devraient être faciles à utiliser pour comparer différentes trajectoires. Une méthode répondant à ces critères pourrait ainsi inclure : a) une mesure de la direction générale de la trajectoire, b) une mesure du taux de changement de la trajectoire, c) l'identification de l'accélération ou de la décélération du taux de changement de la trajectoire, et d) la détection des points où la direction générale de la trajectoire change de signe. Une telle méthode ne s'oppose pas à l'analyse des tendances linéaires et ni ne remplace les approches de type MAG, mais vise plutôt à compléter ces deux types d'approche en fournissant une classification simple et générique des trajectoires non-linéaires.

Dans ce chapitre est présentée une méthode générique reprenant ces différents critères pour classer les trajectoires de n'importe quelle variable écologique (indices de population, indica-

teurs multi-espèces ou tout type de série temporelle) en fonction de sa direction (déclin, augmentation, stable) ainsi que de sa forme globale (accélérée, décélérée, convexe ou concave). Nous décrivons cette méthode étape par étape et nous la testons sur des trajectoires simulées reproduisant des séries temporelles de suivis de populations. Nous montrons ensuite comment et pourquoi cette méthode pourrait être utilisée à travers deux exemples empiriques. Dans le premier exemple, nous utilisons les séries temporelles des populations des 108 espèces d'oiseaux les plus communes suivies par le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC) de 1989 à 2017 (JIGUET et collab., 2012) pour illustrer comment notre méthode peut être utilisée pour décrire l'état de conservation de ces populations. Dans un deuxième exemple, nous appliquons cette méthode sur des indicateurs multi-espèces (IME) construits avec les oiseaux des milieux agricoles et forestiers. Nous anticipons aussi que cette méthode puisse être sensible aux limites bien identifiées des données issues des programmes de suivi classiques (BUCKLAND et JOHNSTON, 2017) comme l'incidence particulière que pourrait avoir une erreur d'échantillonnage importante sur l'incertitude de la variable d'intérêt. Notre approche adapte donc un méthode tenant compte de cette erreur d'échantillonnage et récemment proposée pour les indicateurs multi-espèces (SOLDAAT et collab., 2017), pour prendre en compte l'erreur d'échantillonnage lorsqu'elle est disponible. Nous avons également testé la sensibilité de notre méthode au choix méthodologiques et à la qualité des données. Nous mettons en évidence les avantages et les inconvénients de notre approche en comparant nos résultats à ceux estimés par les méthodes linéaires les plus courantes.

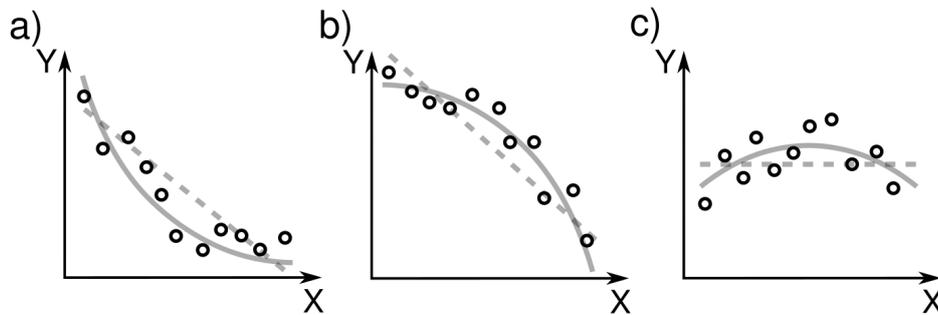


FIGURE 1.1 – Illustrations de la différence d’ajustements de Y (une variable écologique hypothétique (cercles noirs)) en fonction de X (en unités de temps), entre une approche polynomiale du second ordre (ligne continue) et une approche linéaire (ligne pointillée). a) L’ajustement polynomiale du second ordre capture un déclin décéléré alors que l’ajustement linéaire ne rend compte que du déclin général. b) L’ajustement polynomiale du second ordre rend compte d’un déclin accéléré alors que l’ajustement linéaire ne rend compte que du déclin général. c) L’ajustement polynomiale du second ordre saisit une dynamique concave alors que l’ajustement linéaire rend compte d’une dynamique stable.

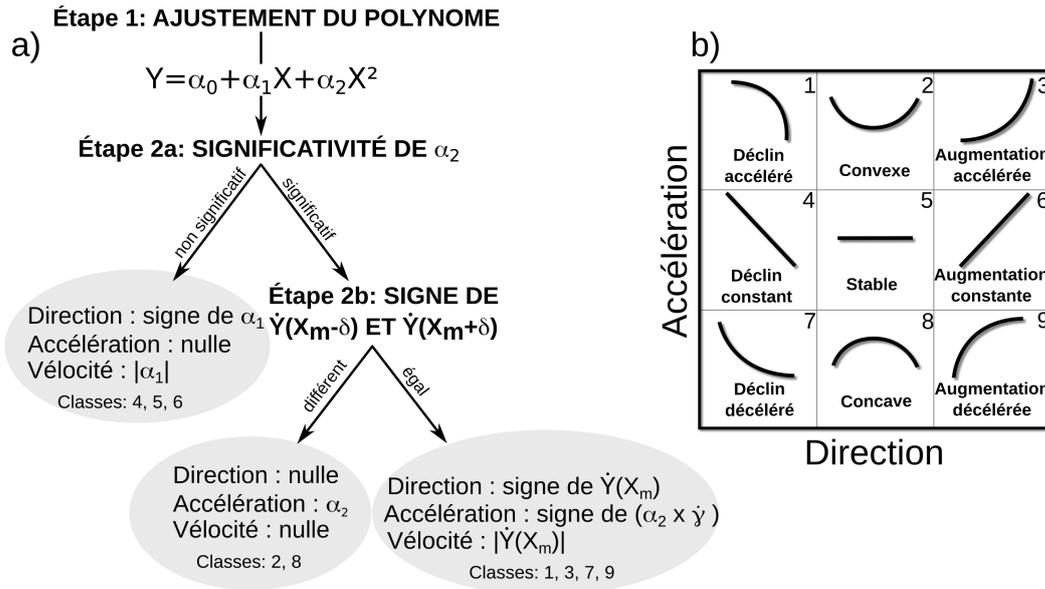


FIGURE 1.2 – Étapes (a) et classification (b). Une fois que le polynôme du second ordre $Y = \alpha_0 + \alpha_1 X + \alpha_2 X^2$ est ajusté (étape 1), la significativité de α_2 est évaluée (étape 2a) pour distinguer les trajectoires linéaires (B. 4, 5 et 6) et non-linéaires (1, 2, 3, 7, 8 et 9). Pour les cas linéaires, l'évaluation de la direction et de la vitesse se fait directement en utilisant le coefficient de la pente α_1 . Pour les dynamiques non-linéaires (étape 2b), les cas concaves et convexes (B. 2 et 8) peuvent être distingués par un changement du signe de la tangente autour de X_m . Les classes restantes (1, 3, 7 et 9) nécessitent le calcul de la dérivée de la fonction de courbure en X_m pour mesurer l'accélération ainsi que le calcul de la valeur de la tangente à X_m pour mesurer la vitesse. B) La numérotation des classes fait référence aux dynamiques suivantes : déclin accéléré (1), concave (2), augmentation accélérée (3), déclin constant (4), stable (5), augmentation constante (6), déclin décéléré (7), convexe (8) et augmentation décélérée (9).

Matériel et méthodes

Une classification générale des trajectoires des variables écologiques

En utilisant les propriétés d'une fonction polynomiale du second ordre, on peut décrire et classer la forme générale de toutes les trajectoires.

Soient Y une variable quantitative discrète ou continue (par exemple l'abondance d'une population ou une autre variable écologique) et X une variable quantitative continue représentant le temps. La caractérisation de la fonction polynomiale du second ordre s'effectue alors en deux étapes (Fig. 1.2a) :

Étape 1. Un polynôme du second ordre est ajusté entre Y et X par régression des moindres carrés :

$$Y = \alpha_0 + \alpha_1 X + \alpha_2 X^2 \quad (1.1)$$

Cette régression est réalisée en utilisant des polynômes orthogonaux ce qui permet de s'affranchir de la corrélation entre le terme du premier ordre (X) et celui du second ordre (X^2) (NARULA, 1979). La significativité de chacun des coefficients (α_1 pour le premier ordre et α_2 pour le second

ordre) peut donc être utilisée pour tester si le second ordre améliore la régression de manière significative par rapport au premier ordre seul. Plus précisément, le polynôme de second ordre (Eq. 1.1) permet de discriminer entre trois types de processus : une trajectoire stationnaire (si α_1 et α_2 ne sont pas significatifs), une trajectoire monotone (si seul α_1 est significatif), et une trajectoire accélérée/décélérée (si α_2 est significatif).

La fonction polynomiale est ajustée dans l'intervalle formé par X_0 et X_T , respectivement la première et la dernière valeur prise par X , afin de générer une courbe qui peut être soit convexe (\cup) soit concave (\cap) (Fig. 1.3). Dans le cas où la courbe est convexe, l'intervalle sur lequel la fonction est ajustée définit nécessairement un des trois cas suivants : un déclin décéléré (Fig. 1.3a.1), une phase convexe (Fig. 1.3a.2) ou une augmentation accélérée (Fig. 1.3a.3). Si la courbe est concave, trois cas analogues peuvent être décrits : une augmentation décélérée (Fig. 1.3b.1), une phase concave (Fig. 1.3b.2), ou un déclin accéléré (Fig. 1.3b.3).

Étape 2. Nous caractérisons ensuite la fonction polynomiale ainsi ajustée à l'aide de métriques simples, c'est-à-dire que nous transformons les informations contenues dans l'équation de la fonction et la localisation de l'intervalle en une description lisible à l'aide de la *direction*, de l'*accélération*, de la *vélocité* et des *points de changement* de la trajectoire (Fig. 1.2-1.3). La direction de la trajectoire est définie comme étant soit un déclin, soit nulle, soit une augmentation. L'accélération correspond à une phase accélérée, constante ou décélérée lorsque la direction est soit un déclin soit une augmentation, ou se réfère à une phase convexe, stable ou concave lorsque la direction est nulle (Fig. 1.2). Par ailleurs, la vélocité représente le taux de changement d'une trajectoire donnée et les points de changement désignent les endroits où le taux de changement de la trajectoire adopte un profil différent (Fig. 1.3).

Pour les cas linéaires (α_2 non significatif), Y devient une fonction affine de X (i.e. $Y = \alpha_0 + \alpha_1 X$). Les quatre indices sont totalement déterminés par le signe et la magnitude de la pente (α_1). La direction est soit une augmentation, soit nulle, soit un déclin lorsque la pente est respectivement positive, nulle ou négative ; l'accélération est nulle ; la vélocité correspond à la magnitude de la pente ; il n'y a pas de point de changement remarquable qui puisse être identifié.

Pour les cas non-linéaires (α_2 significatif), une classification standardisée permet de séparer les cas décélérés des cas accélérés ainsi que les dynamiques concaves et convexes (Fig. 1.3). Cette classification est obtenue comme suit :

Direction. Pour qualifier le comportement de la fonction sur un intervalle donné, nous utilisons la direction de la fonction autour du centre X_m de l'intervalle $[X_0, X_T]$ qui correspond à la longueur totale de la série temporelle étudiée. La direction de Y est ensuite déterminée par le signe de la pente de la tangente T_{X_m} (Eq. 1.2) :

$$T_{X_m} = \dot{Y}(X_m)(X - X_m) + Y(X_m) \quad (1.2)$$

où $\dot{Y}(X_m)$ est la dérivée première de Y (Eq. 1.3) :

$$\dot{Y}(X_m) = \alpha_1 + \alpha_2 X_m \quad (1.3)$$

\dot{Y} est calculé au voisinage de X_m , à la fois en $X_m - \delta$ et en $X_m + \delta$ (Fig. 1.3), avec δ qui est égal à 25% de l'intervalle $[X_0, X_T]$. Comme la direction ne change qu'une seule fois le long d'un polynôme de second ordre, si ce changement de signe d'intervient pas sur $[X_m - \delta, X_m + \delta]$, cela implique qu'il se produit soit sur $]-\infty, X_m - \delta[$ ou sur $]X_m + \delta, +\infty[$. Si le changement de signe se produit sur $]-\infty, X_m - \delta[$, la direction est constante sur $[X_m - \delta, X_T]$ et, par symétrie, si le changement a lieu sur l'intervalle $]X_m + \delta, +\infty[$, la direction est constante sur $[X_0, X_m + \delta]$. Dans les deux cas, la direction reste la même sur au moins 75% de l'intervalle $[X_0, X_T]$ et nous supposons que cette direction reflète fidèlement la direction principale de Y sur $[X_0, X_T]$. Dans ce cas, si $\dot{Y}(X_m - \delta) > 0$ et $\dot{Y}(X_m + \delta) > 0$, la direction correspond à une augmentation et si $\dot{Y}(X_m - \delta) < 0$ and $\dot{Y}(X_m + \delta) < 0$, la direction est au contraire un déclin. Enfin, il existe une dernière possibilité, si le signe de \dot{Y} change sur l'intervalle $[X_m - \delta, X_m + \delta]$, cela signifie que \dot{Y} s'annule au voisinage de X_m et la direction est donc considérée comme nulle.

Accélération. L'accélération du polynôme sur l'intervalle étudié est donné soit par le signe du coefficient du second ordre α_2 , soit par le signe de $\dot{\gamma}$, la dérivée de la fonction de courbure γ (Eq. 1.4) (O'NEILL, 2006). Le choix entre ces deux possibilités dépend de la direction, à savoir du fait que cette dernière soit nulle (signe de $\dot{Y}(X_m - \delta) \neq$ signe de $\dot{Y}(X_m + \delta)$) ou non.

$$\dot{\gamma}(X_m) = \frac{-12\alpha_2^2(2\alpha_2 X_m + \alpha_1)}{(1 + (2\alpha_2 X_m + \alpha_1)^2)^{\frac{5}{2}}} \quad (1.4)$$

Lorsque la direction est nulle (Fig. 1.3a.2, b.2), l'accélération fait référence à la convexité ou à la concavité de la trajectoire et seul le signe de α_2 est nécessaire pour la décrire (convexe pour $\alpha_2 > 0$, concave $\alpha_2 < 0$). Lorsque la direction est une augmentation ou une diminution (Fig. 1.3a.1, 1.3a.3, 1.3b.1 et 1.3b.3), l'accélération ne peut être décrite uniquement par le signe de α_2 , car le fait que la fonction soit en phase d'accélération ou de décélération dépend de l'intervalle considéré. Par exemple, si $\alpha_2 > 0$, nous pourrions avoir une décroissance décélérée (Fig. 1.3a.1) ou une augmentation accélérée (Fig. 1.3a.3) selon l'intervalle considéré. Nous introduisons donc un critère qui fait directement référence à la courbure γ de la fonction quel que soit l'intervalle (voir le matériel supplémentaire 1 de l'annexe 1). Ce critère est donné en calculant $\dot{\gamma}$ la dérivée première de la fonction de courbure γ à X_m le centre de l'intervalle $[X_0, X_T]$ (Eq. 1.4) (voir le matériel supplémentaire 1 pour les détails de calcul).

Lorsque l'intervalle se trouve du côté gauche du minimum ou du maximum du polynôme d'ordre 2, quel que soit le signe de α_2 , la fonction est décélérée (voir le matériel supplémentaire 1). Lorsque l'intervalle se trouve à droite du minimum ou du maximum, la fonction présente une accélération. Le signe de \dot{y} est opposé lorsque le signe de α_2 change. En multipliant le signe de \dot{y} par le signe de α_2 , on obtient une mesure stable de l'accélération de la variable considérée (Y). Lorsque ce signe est négatif, il correspond à une accélération et lorsqu'il est positif, il correspond à une décélération.

Vélocité. La vélocité est donnée par la valeur de la tangente en X_m , c'est-à-dire la valeur de $\dot{Y}(X_m)$ (Eq. 1.3). La vélocité ne peut être comparée entre deux courbes que si elles appartiennent au même type de trajectoires (parmi les neuf classes présentées en Fig. 1.2). Par exemple, cela n'aurait aucun sens de comparer la vélocité d'une trajectoire décélérée (Fig. 1.2b, cas 9) avec la vélocité (donc la pente) d'une augmentation linéaire (Fig. 1.2b, cas 6).

Points de changement. Les méthodes de régression non-linéaire ou de régression linéaire par morceau peuvent fournir des points ou des périodes de changement (BUCKLAND et collab., 2005; CUNNINGHAM et OLSEN, 2009; FEWSTER et collab., 2000; MUGGEO, 2003; SMITH et collab., 2015). Ici, pour chaque courbe polynomiale du second ordre, trois points d'intérêt locaux peuvent être identifiés en théorie. Ces points correspondent aux valeurs de X pour lesquelles une variation remarquable du taux de changement est observé. Aucun test de significativité n'est nécessaire car la significativité du polynôme du second ordre implique l'existence de ces points (mais voir ci-dessous la remarque concernant l'écart-type). Le premier point (p_1) marque le minimum (pour les cas convexes) ou le maximum (pour les cas concaves) de la courbe polynomiale et correspond à la valeur de X lorsque \dot{Y} est nul (Eq. 1.5). Les deux autres points (p_2 et p_3) délimitent les valeurs de X où le taux de changement est principalement sous l'influence d'une composante horizontale ou verticale (Eq. 1.6) (voir le matériel supplémentaire 2). En pratique, parmi ces trois points (p_1 , p_2 et p_3), seuls ceux qui se situent dans l'intervalle $[X_0, X_T]$ sont généralement pertinents (Fig. 1.3). Ces points servent uniquement de points de changement potentiels dans la forme globale des trajectoires et doivent être interprétés comme tels par l'utilisateur.

$$\begin{cases} \dot{Y}(p_1) = \alpha_1 + 2\alpha_2 p_1 \\ \dot{Y}(p_1) = 0 \end{cases} \Rightarrow p_1 = \frac{-\alpha_1}{2\alpha_2} \quad (1.5)$$

$$\begin{cases} \dot{Y}(p_2) = -1 \\ \text{or} \\ \dot{Y}(p_3) = 1 \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} p_2 = \frac{-\alpha_1 + 1}{2\alpha_2} \\ \text{or} \\ p_3 = \frac{-\alpha_1 - 1}{2\alpha_2} \end{cases} \quad (1.6)$$

Dans de nombreux cas, l'erreur d'échantillonnage de la valeur de Y est également accessible

et doit être prise en compte pour estimer l'incertitude de Y . Nous utilisons donc une méthode de simulation de Monte Carlo pour tenir compte de cette erreur d'échantillonnage (EE), adaptée de [SOLDAAT et collab. \(2017\)](#). Nous avons d'abord fixé la valeur de Y pour l'année de référence (qui peut être soit la première, la dernière ou l'année centrale ou une année spécifique choisie par l'utilisateur) à 100 et toute valeur de Y inférieure à 1 est tronquée à 1 et son EE fixée à 0. Pour limiter l'influence des valeurs extrêmes, nous avons ensuite réalisé une transformation logarithmique des valeurs de Y et nous avons appliqué la méthode Delta ([AGRESTI et KATERI, 2011](#)) pour obtenir l'erreur d'échantillonnage de Y sur une échelle logarithmique ($EE_{log(Y)} = EE(Y)/Y$). 1000 vecteurs Y ont ensuite été simulés en tirant au hasard les valeurs dans une distribution normale avec une moyenne égale aux valeurs Y transformées en logarithme et un écart-type égal à la EE_{log} . Chaque vecteur Y a ensuite été retransformé à l'échelle Y originale, avec la valeur de l'année de référence fixée à 100 et les autres valeurs exprimées en pourcentage de la valeur de l'année de référence. Nous classons ensuite chaque Y simulé après avoir estimé son accélération, sa vitesse et ses points de changement de potentiel. Comme les trajectoires simulées à partir de la trajectoire initiale peuvent être classées dans différentes classes, nous effectuons un test binomial (si deux classes différentes) ou multinomial (si plus de deux classes différentes) pour évaluer la significativité de la classe prédominante. Si une classe non-linéaire et une classe linéaire sont toutes deux prédominantes mais qu'aucune d'entre elles n'est significative, Y est classé comme appartenant à la classe linéaire. Seules les simulations appartenant à la classe sélectionnée sont conservées et utilisées pour calculer la vitesse moyenne et les points de changement moyens (s'il y en a) ainsi que leur écart-type.

En résumé, en utilisant la méthode de classification décrite ci-dessus (Fig. 1.2a), on peut classer toute trajectoire comme appartenant à une seule des neuf classes : déclin accéléré, déclin constant, déclin décéléré, concave, stable, convexe, augmentation décélérée, augmentation constante et augmentation accélérée (Fig. 1.2b). La direction et le type d'accélération sont suffisants pour générer cette classification qui est obtenue sans ambiguïté car la direction et l'accélération sont récupérées à partir de la significativité statistique des coefficients polynomiaux du second ordre. De plus, deux propriétés supplémentaires peuvent être facilement obtenues, à savoir la vélocité du changement, et le ou les potentiels points de changement où le taux de changement de Y varie de façon remarquable. La classification étant établie sur des trajectoires sises dans un intervalle donné $[X_0, X_T]$, elle est par définition dépendante de l'intervalle de temps considéré. L'incorporation de l'erreur d'échantillonnage permet de tester la significativité de la classification et de donner une estimation de l'incertitude (sous forme d'écart-type) pour la vélocité et les potentiels points de changement.

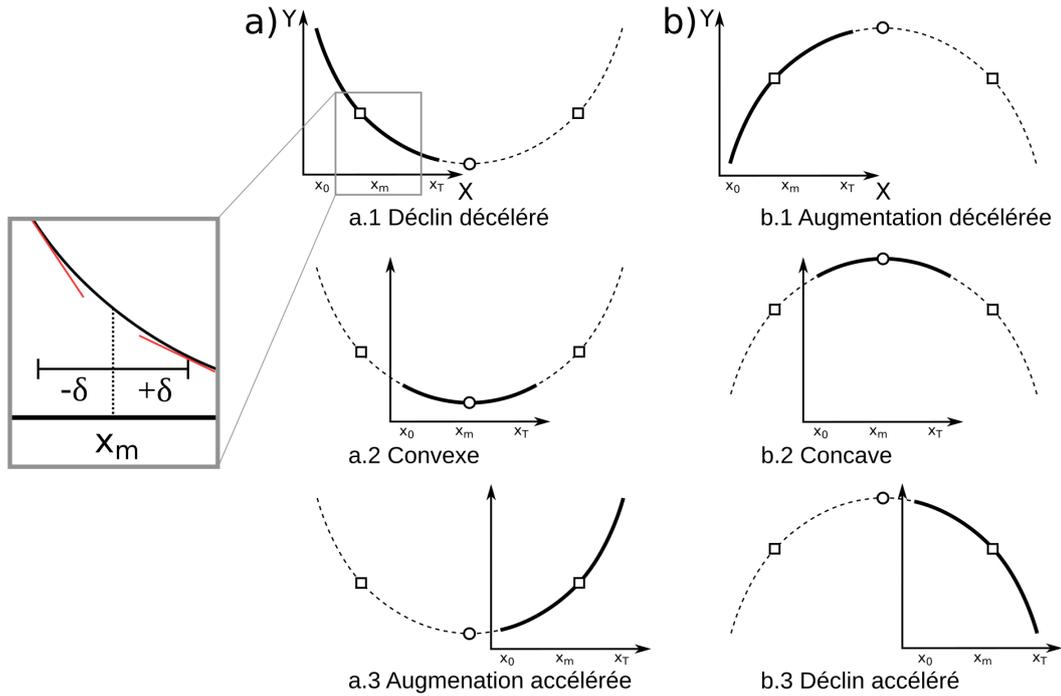


FIGURE 1.3 – Courbes polynomiales du second ordre sur l'intervalle de temps $[X_0, X_T]$, X_m étant le milieu de l'intervalle. Pour une fonction polynomiale du second ordre donnée $Y = \alpha_0 + \alpha_1 X + \alpha_2 X^2$, on peut décrire six cas selon la position de la courbe par rapport à l'intervalle $[X_0, X_T]$. Pour une fonction convexe (A), trois cas peuvent être trouvés : une décroissance décélérée (A.1), une phase convexe (A.2), ou une augmentation accélérée (A.3). Pour une fonction concave (B), trois cas également peuvent être identifiés : une augmentation décélérée (B.1), une phase concave (B.2) ou un déclin accéléré (B.3). La direction de la trajectoire est évaluée en fonction du signe des tangentes aux points $X_m - \delta$ et $X_m + \delta$ (fenêtre en médaillon). Les points de changement sont marqués par un cercle pour p1 et un carré pour p2 et p3. p1 est le point où la tangente devient nulle et délimite l'augmentation et la diminution. p2 et p3 sont les points où le coefficient de la tangente est de 1 ou -1. Ils définissent l'endroit où la tangente devient plus conduite horizontalement ou verticalement.

Sensibilité à la longueur de la série temporelle, aux données manquantes, au bruit et à l'erreur d'échantillonnage

Nous avons testé la sensibilité de la méthode proposée sur des trajectoires simulées qui imitent chacune des neuf classes (Fig. 1.2b). Pour produire ces séries temporelles, nous avons utilisé un polynôme du second ordre (Eq. 1.1) avec des valeurs de paramètres α_1 et α_2 choisies pour être proches des coefficients obtenus à partir des séries temporelles empiriques et en sélectionnant uniquement la partie de la parabole produite qui mimait les neuf classes (pour plus de détails, voir le matériel supplémentaire 3). Nous avons effectué une analyse de sensibilité face à quatre sources potentielles de biais (voir le matériel supplémentaire 4) : la *longueur de la série temporelle*, la *proportion de données manquantes*, le *bruit de processus* (DENNIS et collab., 2006) et l'*erreur d'échantillonnage*. La proportion de données manquantes peut en effet varier car les observations peuvent être lacunaires d'une année à l'autre. Le bruit de processus ajoute une variation supplémentaire par rapport au processus sous-tendant la trajectoire et correspond donc à une déviation du processus. Il influence la position de la valeur Y pour une valeur X donnée. Enfin, l'erreur d'échantillonnage est due à un échantillonnage incomplet, à des faiblesses dans la détectabilité ou à une mauvaise identification des espèces. Elle correspond donc à une mesure de dispersion de l'incertitude d'une valeur Y pour une valeur X donnée.

Classifier les trajectoires de variables écologiques empiriques : illustration avec les populations d'oiseaux en France

Nous avons ensuite testé notre méthode en l'appliquant à un ensemble de séries temporelles empiriques. Nous avons classé des séries temporelles de populations d'oiseaux issues du Suivi Temporel des Oiseaux Communs par par Échantillonnages Ponctuels Simples (STOP-EPS) de 1989 à 2017 (voir fiche 1 en annexe). Dans ce suivi, les ornithologues volontaires ont appliqué un protocole standardisé sur 2 693 sites depuis 1989 (mais avec une révision du protocole en 2001, voir le matériel supplémentaire 5 pour le calcul des abondances issues des deux protocoles) sur lesquels un nombre lui aussi fixe de comptages ponctuels ont été réalisés par le même observateur dans le même ordre. Chaque comptage ponctuel de chaque site est suivi deux fois par an pendant la même période (5 ou 15 minutes) 1 à 4 heures après le lever du soleil, entre le 1^{er} avril et le 15 juin pour tenir compte des oiseaux nicheurs précoces et tardifs. Parmi les 242 espèces enregistrées dans le jeu de données, nous avons sélectionné les espèces les plus abondantes (99% de l'abondance totale) afin de restreindre notre analyse aux seules espèces les plus communes, faciles à observer et moins exposées aux biais d'échantillonnage. Après avoir éliminé les espèces non sélectionnées et les sites qui n'ont été contrôlés qu'une seule fois, notre ensemble de données

comprenait 2144 sites et 108 espèces (matériel supplémentaire 6). Pour chaque site et chaque espèce, les données de comptage de tous les points de chaque site donné ont été additionnées (après avoir pris le maximum des deux sessions printanières de suivi pour chaque point) comme une approximation de l'abondance locale de l'espèce dans un site donné et une année donnée.

De nombreuses données écologiques sont similaires à celles collectées par le STOC, c'est-à-dire qu'elles utilisent des suivis multi-espèces et multi-sites pour en déduire les variations annuelles de l'abondance de chaque espèce ou des indicateurs plus élaborés combinant des indices multi-espèces (BUTCHART et collab., 2010; INGER et collab., 2015; LOH et collab., 2005; PEREIRA et COOPER, 2006).

Nous avons ensuite appliqué notre méthode aux indices de population annuels (voir matériel supplémentaire 5) de chacune des 108 espèces sur la période 1989-2017 correspondant à $[X_0, X_T]$, en utilisant 2001 comme année de référence. Pour chaque espèce i , la série temporelle des ses indices annuels (Y_i) a été considéré comme variable de réponse (Y) et les années comme variable explicative (X) (Eq. 1.1).

Enfin, nous avons également testé notre méthode sur des indicateurs multi-espèces (IME) plutôt que sur des espèces individuelles. Les IME sont généralement utilisés pour rendre visible la tendance générale d'un groupe d'espèces d'intérêt (par exemple, les oiseaux des milieux agricoles). Nous avons construit deux IME, un avec les espèces spécialistes des milieux agricoles et le second avec celles des milieux forestiers en suivant la classification de l'habitat donnée par le MNHN (2018).

Résultats

Cas général

En testant notre méthode sur les trajectoires simulées, nous avons pu en classifier correctement entre 44,6% et 98,3% selon les biais considérés (Tableau 1.1). La classification était peu sensible à la longueur des séries temporelles avec un pourcentage de classification légèrement meilleur pour les séries temporelles plus longues (Tableau 1.1). 96,8% des simulations ont été correctement classées lorsque la longueur de la série temporelle était de 30, ce qui correspond à la longueur de la série temporelle couverte par l'exemple empirique. Ce pourcentage n'est pas significativement différent du pourcentage obtenu pour une longueur égale à 70 (p-value du test binomial = 0.156) mais il était significativement plus élevé que le pourcentage obtenu pour une longueur égale à 10 (p-value du test binomial < 0.0001). Le pourcentage le plus élevé a été trouvé pour une longueur de 50 mais il n'était pas significativement plus élevé que le pourcentage trouvé pour une longueur de 70 ou 90 (p-value du test binomial = 0.127 et 0.331). Globalement, cette

source de biais a moins d'impact que les autres sur le pourcentage de classifications correctes. La distance moyenne entre les points de changement attendus et observés était d'environ 5 ou 6% de la longueur de la série chronologique. Pour ce qui est des données manquantes, plus les données sont complètes (plus le rapport entre les années avec donnée et la longueur de la série temporelle est proche de 1), plus les classifications sont correctes, avec un maximum de 96,8% de classification correcte pour une série temporelle complète (rapport = 1). Enfin, le bruit et l'erreur d'échantillonnage sont les biais qui génèrent le pourcentage le plus élevé de mauvaises classifications (Tableau 1.1).

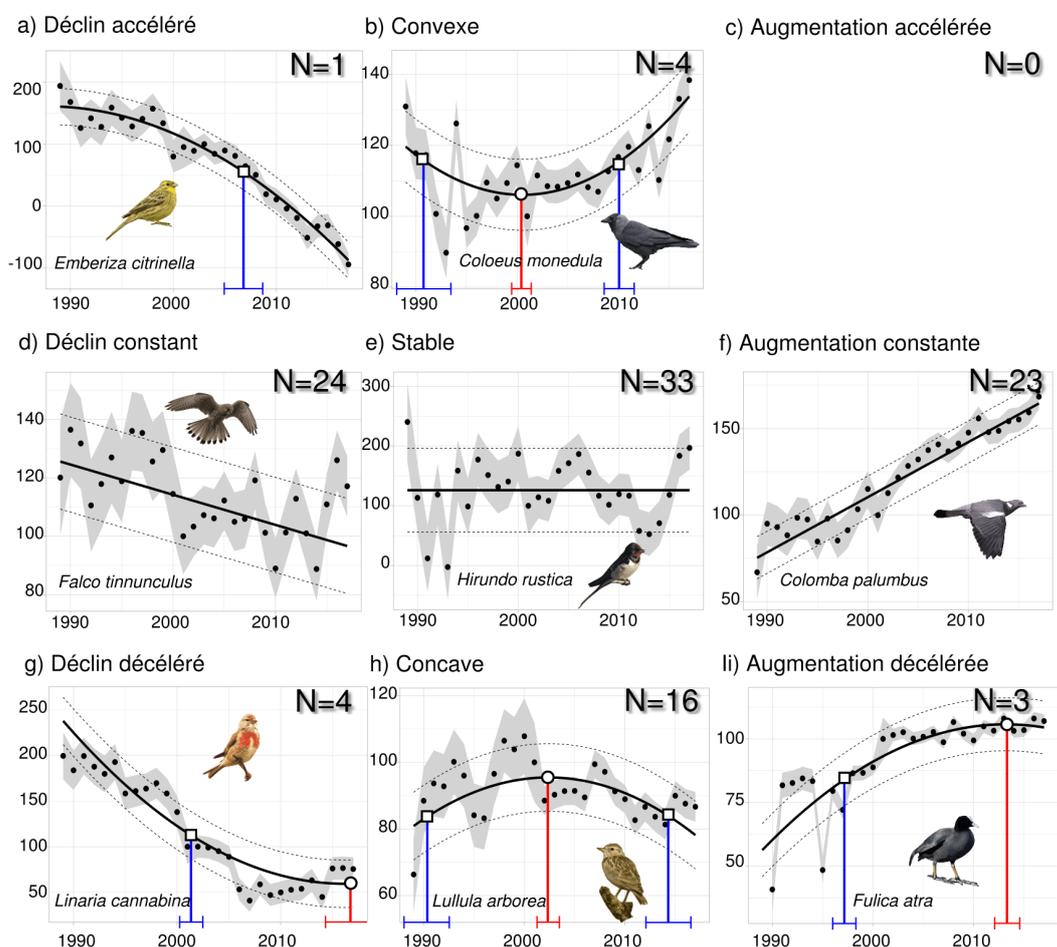


FIGURE 1.4 – Classification des 108 trajectoires d'espèces d'oiseaux communs (abondances standardisées) de 1989 à 2017 dans les neuf classes linéaires (d, e, f) et non-linéaires (a, b, c, g, h, i) possibles. a) 1 déclin accéléré, b) 4 trajectoires convexes, c) 0 augmentation accélérée, d) 24 déclin constants, e) 33 trajectoires stables, f) 23 augmentations constantes, g) 4 déclin décélérés, h) 16 trajectoires concaves, i) 3 augmentations décélérées. Les indices annuels d'abondance (points noirs) avec l'erreur d'échantillonnage (intervalles gris) sont présentés pour une espèce de chaque classe. Les polynômes du second ordre sont représentés par une ligne en gras et les écarts types par des lignes en pointillés. Les points de changement sont indiqués avec leur écart-type (segments bornés) (cercle rouge pour $p1$ et carré bleu pour $p2$ et $p3$).

Longueur série temporelle (Années) (ratio de 10 données manquantes = 1, bruit = 5%, erreur d'échantillonnage = 5%)	10	30	50	70	90
Classifications correctes (%)	90,3	96,8	98,3	97,5	97,8
Distance moyenne entre les points de changement observés et simulés (% de la longueur de la série temporelle)	4,9	5,0	5,5	5,8	6,3
Données manquantes (Ratio entre les années avec données et la longueur de la série temporelle) (longueur série temporelle = 30, bruit = 5%, erreur d'échantillonnage = 5%)	0,2	0,4	0,6	0,8	1
Classifications correctes (%)	48,8	59,7	72,5	82,8	96,8
Distance moyenne entre les points de changement observés et simulés (% de la longueur de la série temporelle)	3,8	3,7	3,6	3,8	5,0
Bruit (% de l'amplitude de Y) (longueur série temporelle = 30, ratio de données manquantes = 1, erreur d'échantillonnage = 5%)	5	15	25	35	45
Classifications correctes (%)	96,8	82,4	63,3	48,9	44,6
Distance moyenne entre les points de changement observés et simulés (% de la longueur de la série temporelle)	5,0	9,5	12,1	16,1	17,9
Erreur d'échantillonnage (% de l'amplitude de Y) (longueur série temporelle = 30, ratio de données manquantes = 1, noise = 5%)	5	15	25	35	45
Classifications correctes (%)	96,8	85,6	56,8	54,8	51,7
Distance moyenne entre les points de changement observés et simulés (% de la longueur de la série temporelle)	5,0	8,6	7,7	8,6	10,2

TABLEAU 1.1 – Moyennes des pourcentages de classifications correctes en fonction de chaque source de biais. La longueur de la série temporelle est exprimée en années. Le ratio correspond au nombre de pas de temps avec données par rapport au nombre de pas de temps. Le bruit de processus et l'erreur de échantillonnage sont exprimés en pourcentage de l'amplitude de Y ($Y_{\max} - Y_{\min}$).

Étude de cas

Nous avons appliqué notre méthode de classification sur les trajectoires des populations d'oiseaux communs en France suivis de 1989 à 2017. Parmi les 108 trajectoires d'espèces, 80 sont linéaires alors que pour les 28 autres (soit 26% des 108 trajectoires) un polynôme du second ordre améliore de façon significative (significativité observée grâce à l'utilisation des polynômes orthogonaux) l'ajustement par rapport au modèle linéaire. 26 trajectoires d'espèces ont été catégorisées comme une augmentation, dont trois décélérées et 23 constantes (Fig. 1.4f, i). 29 trajectoires d'espèces ont été catégorisées comme un déclin, dont quatre décélérés, 24 constants et un accéléré (Fig. 1.4a, d, g). 53 trajectoires d'espèces n'ont été classées ni comme déclin ni comme augmentation, parmi lesquels quatre sont convexes, 33 sont stables et 16 ont une dynamique concave (Fig. 1.4b, e, h).

Nous avons également comparé quantitativement les trajectoires en fonction de leur vélocité. La vélocité n'a pas été enregistrée lorsque la direction de la trajectoire était nulle (classes concave, stable ou convexe) car elle aurait été nulle. De même, aucune vélocité n'a été calculée pour la classe d'augmentation accélérée car nous n'avons trouvé aucune espèce appartenant à cette classe. Nous avons constaté que les trajectoires d'espèces appartenant à une même classe peuvent être très différentes en termes de vélocité. Par exemple, entre deux espèces aux trajectoires décélérées et en déclin, la Pie bavarde (*Pica pica*) a une vélocité trois fois plus grande que le Corbeau freux (*Corvus frugilegus*) (respectivement -8,4 et -3,0), ce qui illustre une diminution plus forte de la Pie par rapport à ce dernier. La comparaison des vélocité entre espèces dont les trajectoires sont rangées dans des classes différentes n'est pas appropriée. Par exemple, la vélocité du Bruant jaune (*Emberiza citrinella*), une espèce en déclin accéléré, est similaire celle de la Pie bavarde qui est en déclin décéléré (respectivement -9,2 et -8,4). Les trajectoires de ces deux espèces étant différentes, leurs vélocités peuvent difficilement être comparées bien qu'elles soient quantitativement similaires puisqu'il est nécessaire de considérer d'abord la classe de trajectoire avant d'effectuer des comparaisons entre vélocités. Plus généralement, cela incite donc à la prudence dans la comparaison entre tendances linéaires.

Dans certains cas, nous avons également détecté des points de changement potentiels qui décrivent soit un passage d'une augmentation à un déclin (ou *vice versa*), soit une accélération ou une décélération du taux de changement. Par exemple, le Bruant jaune a commencé à diminuer fortement en 2007 (p_2 , écart-type = 1,9, Fig. 1.4a). Durant la même période, le Choucas des tours (*Coloeus monedula*) a vu son déclin ralentir en 1991 (p_2 , écart-type = 2,5), puis a atteint un minimum en 2000 (p_1 , écart-type = 0,9) et a augmenté plus fortement après 2010 (p_3 , écart-type = 1,3) (Fig. 1.4b). Ces points de changement peuvent fournir des informations supplémentaires sur la dynamique de chaque espèce présentant un intérêt potentiel pour la conservation, comme les

réponses de la population à la pression ou les changements de conservation.

En utilisant notre méthode sur les IME, nous avons observé un déclin accéléré significatif chez les spécialistes des milieux agricoles (Fig. 1.5a) ($\alpha_2 = -0.08$, $\alpha_1 = 300$, erreur standard = 7.06, p-value < 0.0001). En revanche, nous avons trouvé une tendance stable chez les spécialistes des milieux forestiers (pente = 0,09, erreur standard = 5,9, p-value = 0,28) (Fig. 1.5b).

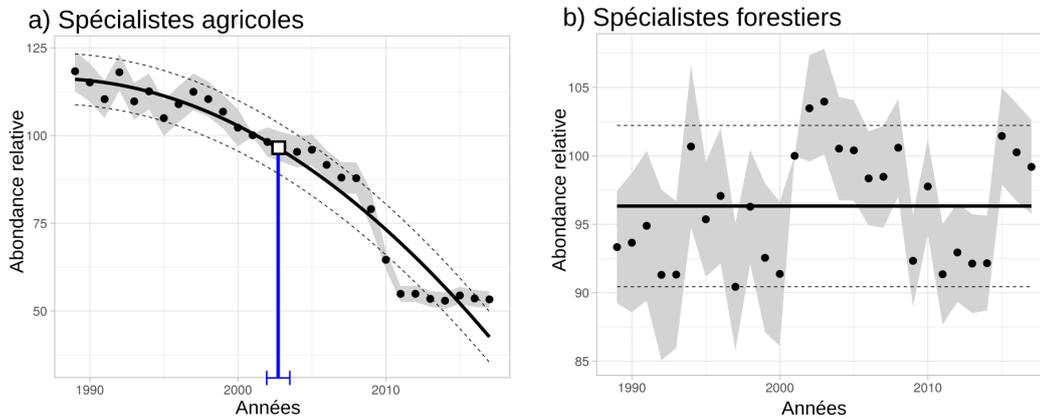


FIGURE 1.5 – Indicateurs multi-espèces (valeurs annuelles (points noirs) avec écart-type (intervalles gris)) des espèces spécialistes des milieux agricoles (A) et des milieux forestiers (B) entre 1989 et 2017. a) Le polynôme du second ordre est représenté par une ligne en gras et l'écart-type par des lignes en pointillés. Le point d'intérêt du changement est marqué sur cet ajustement avec son écart-type (segment délimité) (carré et bleu pour p3). b) Une valeur stable est représentée (ligne en gras et écart-type par des lignes pointillées) car aucune tendance linéaire ni aucun polynôme du second ordre n'ont été détectés.

Discussion

Dans ce premier chapitre, nous avons montré comment les trajectoires des variables écologiques peuvent être classées en neuf catégories en utilisant une méthode qui est simplement basée sur l'ajustement d'un modèle polynomial d'ordre 2 (Fig. 1.2). Notre méthode décompose la forme dominante d'une trajectoire en 2 caractéristiques : la direction et l'accélération. En outre, cette méthode peut indiquer la vitesse et les points de changement potentiel le long de la trajectoire où une variation remarquable dans le taux de changement se produit. Ainsi, notre approche contribue à fournir des informations faciles à utiliser et pouvant être comparées et qui vont au-delà de la méthode actuelle de classification et de comparaison fondée sur l'analyse des tendances linéaires ou le pourcentage de changement (INGER et collab., 2015; VOŘÍŠEK et collab., 2010).

En l'appliquant à des trajectoires de populations empiriques, nous avons montré comment cette méthode pouvait donner des informations supplémentaires sur la dynamique des espèces par rapport aux approches linéaires courantes. L'approche par tendances linéaires dans notre étude de cas aurait masqué des dynamiques non-linéaires significatives pour plus de 25% des espèces entre 1989 et 2017. Ainsi, en utilisant une approche linéaire classique, aucune distinction n'aurait pu être faite entre les espèces ayant des trajectoires stables et celles ayant des dynamiques

convexes ou concaves, contrairement à l'ajustement d'une fonction polynomiale du second ordre. De plus, les tendances en déclin ou en augmentation n'auraient pu être différenciées quantitativement qu'en utilisant la vélocité, quelles que soient leur forme globale. Enfin, les points de changement potentiels auraient été inaccessibles en utilisant une régression linéaire unique bien qu'ils aient aussi pu être fournis par d'autres méthodes (CUNNINGHAM et OLSEN, 2009; FEWSTER et collab., 2000; MUGGEO, 2003; SMITH et collab., 2015). Ces remarques valent également pour les indicateurs multi-espèces analysés dans ce chapitre. La dynamique de l'IME forestier a été classée comme stable et d'autres méthodes non-linéaires peuvent être appliquées pour ajuster plus précisément les fluctuations plus fines. La dynamique de l'IME des espèces agricoles a elle été classée comme un déclin accéléré. Ainsi, au-delà du déclin désormais bien décrit des oiseaux des milieux agricoles (DONALD et collab., 2001; GREGORY et collab., 2019; NEWTON, 2004; REIF et VERMOUZEK, 2019), leur diminution a été encore plus rapide entre 1989 et 2017 en France. Une analyse restreinte à un intervalle différent, par exemple centrée sur les dernières années (montrant une stabilisation), aurait pu conduire à un classement différent mais comme nous l'avons mentionné, la classification donnée par cette méthode synthétise la forme de la trajectoire sur l'ensemble de la période étudiée. Cela étant dit, les différentes dynamiques spécifiques à une portion plus réduite de la période initiale peuvent aussi être explorées en appliquant la méthode à cette période spécifique de la trajectoire.

La méthode présentée peut également être utilisée pour rechercher des signes d'amélioration suite, par exemple, à des politiques de conservation à grande échelle. Comme les pressions sur les écosystèmes ne sont pas intrinsèquement supposées être linéaires, il peut être pertinent de combiner cette méthode pour décrire de façon systématique les trajectoires des populations ainsi que la dynamique non-linéaire des pressions subies par les espèces dans différentes zones (par exemple, pour tester si les trajectoires des variables écologiques et des pressions candidates sont similaires (en forme) et synchrones (via les points de changement)). Les études précédentes ont généralement sélectionné une année donnée (souvent proche de l'application d'une nouvelle législation de conservation) pour calculer les tendances linéaires avant/après ou des approximations linéaires (DONALD et collab., 2007; KOLEČEK et collab., 2014; MACE et collab., 2010; SANDERSON et collab., 2016). Notre méthode ne nécessite pas la sélection d'une année particulière. Elle peut à l'inverse mettre en évidence de manière indépendante des points spécifiques où les trajectoires changent de direction, ce qui peut être utilisé pour évaluer un décalage temporel potentiel entre la législation et les réponses de la biodiversité (MALE et BEAN, 2005).

La méthode de classification que nous proposons est sensible, dans une certaine mesure, à la longueur des séries temporelles, à la résolution des données, à l'importance du bruit (distance au processus influençant la position d'une valeur) et à celle de l'erreur d'échantillonnage (mé-

trique de dispersion correspondant à l'incertitude d'une valeur). La longueur de la série temporelle n'influence pas beaucoup la qualité de la classification au-delà d'une longueur minimale. Dans des conditions quasi-optimales (pas de données manquantes, faible bruit et faible erreur d'échantillonnage), même pour des séries temporelles de 10 ans (ou pas de temps), le taux de classification correcte est élevé (90%, voir le tableau 1.1) et les points de changement ont été définis avec précision. Les lacunes dans les données peuvent avoir une plus grande influence sur la classification en raison d'une plus grande incertitude pour l'ajustement du polynôme. Cependant, pour les indicateurs multi-espèces, le problème des années manquantes peut être résolu en utilisant par exemple l'indexation en chaîne (CRAWFORD, 1991; SOLDAAT et collab., 2017). Le bruit sur le processus que l'on souhaite étudier reste difficile à estimer dans les données empiriques, mais son impact sur le ratio de classification correcte est restreint aux données très bruitées (inférieur à deux tiers de classification correcte lorsque le bruit est supérieur à 25% de l'amplitude de Y). Enfin, l'erreur d'échantillonnage peut être incorporée dans notre méthode pour produire une classification plus fiable en permettant de donner l'incertitude de la classification et des points de changement. Une erreur d'échantillonnage élevée entraîne une classification plus conservatrice, c'est-à-dire plus proche de l'analyse linéaire, car la significativité du second ordre diminue. Cependant, la précision de la classification reste élevée (supérieure à 85%) pour la plupart des niveaux d'erreur d'échantillonnage observés dans notre exemple empirique. Lorsque la résolution des données ou la longueur de la série temporelle est telle que trop peu de données sont disponibles pour ajuster un polynôme de second ordre, une approche alternative non paramétrique peut être adoptée pour fournir une classification similaire en utilisant le rang de corrélation donné par le test de Mann-Kendall (voir le matériel supplémentaire 7). Une telle méthode non paramétrique est toujours moins puissante (moins sensible aux petits changements) que la méthode paramétrique, mais elle peut surpasser l'approche linéaire lorsque la résolution des données est faible (voir le matériel supplémentaire 7).

Bien que nous nous soyons concentrés sur la classification des trajectoires de populations et d'indicateurs multi-espèces, les trajectoires de pratiquement n'importe quel type de variable écologique peuvent également être classées à l'aide de notre méthode. En effet, l'ajustement d'un polynôme du second ordre ne nécessite pas de données longues et à haute résolution et ne requiert pas de spécifier a priori les paramètres, contrairement à des modèles qui deviennent sinon surajustés comme les MAG (FEWSTER et collab., 2000). Ces caractéristiques justifient la flexibilité de la méthode qui lui permet d'être utilisée avec différents types de données écologiques, tout en gardant suffisamment de simplicité pour obtenir une classification compréhensible des trajectoires. Évidemment, dans les cas où une description complète d'une trajectoire est nécessaire ou que les trajectoires sont fortement non-linéaires, d'autres méthodes existantes seront plus appropriées.

En ce sens, la méthode que nous proposons ne remplace pas les approches linéaires et hautement descriptives, mais offre plutôt une alternative complémentaire en fournissant une classification pour les cas non-linéaires, bien adaptée au suivi d'une grande variabilité de variables écologiques, y compris les indicateurs multi-espèces (BRERETON et collab., 2011; COLLEN et collab., 2009; GREGORY et VAN STRIEN, 2010; GREGORY et collab., 2005; ROSENBERG et collab., 2019) pour informer et évaluer les actions de conservation.

Références

- ADARSH, S. et M. JANGA REDDY. 2015, «Trend analysis of rainfall in four meteorological subdivisions of southern India using nonparametric methods and discrete wavelet transforms», *International Journal of Climatology*, vol. 35, n° 6, p. 1107–1124. [40](#)
- AGRESTI, A. et M. KATERI. 2011, *Categorical Data Analysis*, Springer. [46](#)
- BRERETON, T., D. B. ROY, I. MIDDLEBROOK, M. BOTHAM et M. WARREN. 2011, «The development of butterfly indicators in the United Kingdom and assessments in 2010», *Journal of Insect Conservation*, vol. 15, n° 1-2, p. 139–151. [56](#)
- BRUN, P., N. E. ZIMMERMANN, C. H. GRAHAM, S. LAVERGNE, L. PELLISSIER, T. MÜNKEMÜLLER et W. THUILLER. 2019, «The productivity-biodiversity relationship varies across diversity dimensions», *Nature communications*, vol. 10, n° 1, p. 1–11. [40](#)
- BUCKLAND, S. T. et A. JOHNSTON. 2017, «Monitoring the biodiversity of regions : Key principles and possible pitfalls», *Biological conservation*, vol. 214, p. 23–34. [41](#)
- BUCKLAND, S. T., A. E. MAGURRAN, R. E. GREEN et R. M. FEWSTER. 2005, «Monitoring change in biodiversity through composite indices», *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 360, n° 1454, p. 243–254. [39](#), [45](#)
- BUTCHART, S. H., M. WALPOLE, B. COLLEN, A. VAN STRIEN, J. P. SCHARLEMANN, R. E. ALMOND, J. E. BAILLIE, B. BOMHARD, C. BROWN et J. BRUNO. 2010, «Global biodiversity : Indicators of recent declines», *Science*, p. 1187–1192. [49](#)
- CBD. 2010, «Convention on Biological Diversity. The strategic plan for biodiversity 2011–2020 and the Aichi biodiversity targets.», . [38](#)
- CHRISTENSEN, V., M. COLL, C. PIRODDI, J. STEENBEEK, J. BUSZOWSKI et D. PAULY. 2014, «A century of fish biomass decline in the ocean», *Marine Ecology Progress Series*, vol. 512, p. 155–166. [39](#)
- CLARK, T. J. et A. D. LUIS. 2020, «Nonlinear population dynamics are ubiquitous in animals», *Nature Ecology & Evolution*, vol. 4, n° 1, p. 75–81. [39](#)
- COLLEN, B. E. N., J. LOH, S. WHITMEE, L. MCRAE, R. AMIN et J. E. BAILLIE. 2009, «Monitoring change in vertebrate abundance : The Living Planet Index», *Conservation Biology*, vol. 23, n° 2, p. 317–327. [56](#)
- CRAWFORD, T. J. 1991, «The calculation of index numbers from wildlife monitoring data», dans *Monitoring for Conservation and Ecology*, Springer, p. 225–248. [55](#)
- CUNNINGHAM, R. et P. OLSEN. 2009, «A statistical methodology for tracking long-term change in reporting rates of birds from volunteer-collected presence-absence data», *Biodiversity and conservation*, vol. 18, n° 5, p. 1305–1327. [39](#), [45](#), [54](#)
- DENNIS, B., J. M. PONCIANO, S. R. LELE, M. L. TAPER et D. F. STAPLES. 2006, «Estimating density dependence, process noise, and observation error», *Ecological Monographs*, vol. 76, n° 3, p. 323–341. [48](#)
- DONALD, P. F., R. E. GREEN et M. F. HEATH. 2001, «Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations», *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, vol. 268, n° 1462, p. 25–29. [54](#)
- DONALD, P. F., F. J. SANDERSON, I. J. BURFIELD, S. M. BIERMAN, R. D. GREGORY et Z. WALICZKY. 2007, «International conservation policy delivers benefits for birds in Europe», *Science*, vol. 317, n° 5839, p. 810–813. [38](#), [54](#)
- DORNELAS, M., A. E. MAGURRAN, S. T. BUCKLAND, A. CHAO, R. L. CHAZDON, R. K. COLWELL, T. CURTIS, K. J. GASTON, N. J. GOTELLI et M. A. KOSNIK. 2013, «Quantifying temporal change in biodiversity : Challenges and opportunities», *Proc. R. Soc. B*, vol. 280, n° 1750, p. 20121931. [39](#)
- EC. 2011, «European Commission. Our life insurance, our natural capital : An EU biodiversity strategy to 2020», . [38](#)

- FEWSTER, R. M., S. T. BUCKLAND, G. M. SIRIWARDENA, S. R. BAILLIE et J. D. WILSON. 2000, «Analysis of population trends for farmland birds using generalized additive models», *Ecology*, vol. 81, n° 7, p. 1970–1984. [39](#), [45](#), [54](#), [55](#)
- FONG, Y., Y. HUANG, P. B. GILBERT et S. R. PERMAR. 2017, «Chngpt : Threshold regression model estimation and inference», *BMC bioinformatics*, vol. 18, n° 1, p. 454. [40](#)
- GREGORY, R. D., J. SKORPILOVA, P. VORISEK et S. BUTLER. 2019, «An analysis of trends, uncertainty and species selection shows contrasting trends of widespread forest and farmland birds in Europe», *Ecological Indicators*, vol. 103, p. 676–687. [54](#)
- GREGORY, R. D. et A. VAN STRIEN. 2010, «Wild bird indicators : Using composite population trends of birds as measures of environmental health», *Ornithological Science*, vol. 9, n° 1, p. 3–22. [56](#)
- GREGORY, R. D., A. VAN STRIEN, P. VORISEK, A. W. GMELIG MEYLING, D. G. NOBLE, R. P. FOPPEN et D. W. GIBBONS. 2005, «Developing indicators for European birds», *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 360, n° 1454, p. 269–288. [38](#), [56](#)
- GRÖGER, J. P., M. MISSONG et R. A. ROUNTREE. 2011, «Analyses of interventions and structural breaks in marine and fisheries time series : Detection of shifts using iterative methods», *Ecological indicators*, vol. 11, n° 5, p. 1084–1092. [40](#)
- HALLMANN, C. A., M. SORG, E. JONGEJANS, H. SIEPEL, N. HOFLAND, H. SCHWAN, W. STENMANS, A. MÜLLER, H. SUMSER et T. HÖRREN. 2017, «More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas», *PloS one*, vol. 12, n° 10, p. e0185809. [39](#)
- HELDJBERG, H., P. SUNDE et A. D. FOX. 2018, «Continuous population declines for specialist farmland birds 1987-2014 in Denmark indicates no halt in biodiversity loss in agricultural habitats», *Bird Conservation International*, vol. 28, n° 2, p. 278–292. [39](#)
- HUMBERT, J.-Y., L. SCOTT MILLS, J. S. HORNE et B. DENNIS. 2009, «A better way to estimate population trends», *Oikos*, vol. 118, n° 12, p. 1940–1946. [39](#)
- INGER, R., R. GREGORY, J. P. DUFFY, I. STOTT, P. VOŘÍŠEK et K. J. GASTON. 2015, «Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising», *Ecology letters*, vol. 18, n° 1, p. 28–36. [39](#), [49](#), [53](#)
- JIGUET, F., V. DEVICTOR, R. JULLIARD et D. COUVET. 2012, «French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences», *Acta Oecologica*, vol. 44, p. 58–66. [41](#)
- JULLIARD, R., F. JIGUET et D. COUVET. 2004, «Common birds facing global changes : What makes a species at risk?», *Global Change Biology*, vol. 10, n° 1, p. 148–154. [39](#)
- KOLEČEK, J., M. SCHLEUNING, I. J. BURFIELD, A. BÁLDI, K. BÖHNING-GAESE, V. DEVICTOR, J. M. FERNÁNDEZ-GARCÍA, D. HOŘÁK, C. A. VAN TURNHOUT et O. HNATYNA. 2014, «Birds protected by national legislation show improved population trends in Eastern Europe», *Biological Conservation*, vol. 172, p. 109–116. [38](#), [54](#)
- KOSCHOVÁ, M., J. RIVAS-SALVADOR et J. REIF. 2018, «Continent-wide test of the efficiency of the European union's conservation legislation in delivering population benefits for bird species», *Ecological Indicators*, vol. 85, p. 563–569. [38](#)
- LINK, W. A. et J. R. SAUER. 1997a, «Estimation of population trajectories from count data», *Biometrics*, p. 488–497. [39](#)
- LINK, W. A. et J. R. SAUER. 1997b, «New approaches to the analysis of population trends in land birds : Comment», *Ecology*, vol. 78, n° 8, p. 2632–2634. [38](#)
- LISTER, B. C. et A. GARCIA. 2018, «Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 115, n° 44, p. E10397–E10406. [39](#)
- LOH, J., R. E. GREEN, T. RICKETTS, J. LAMOREUX, M. JENKINS, V. KAPOŠ et J. RANDERS. 2005, «The Living Planet Index : Using species population time series to track trends in biodiversity», *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*. [38](#), [49](#)
- MACE, G. M., B. COLLEN, R. A. FULLER et E. H. BOAKES. 2010, «Population and geographic range dynamics : Implications for conservation planning», *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, vol. 365, n° 1558, p. 3743–3751. [54](#)
- MALE, T. D. et M. J. BEAN. 2005, «Measuring progress in US endangered species conservation», *Ecology Letters*, vol. 8, n° 9, p. 986–992. [54](#)
- MNHN. 2018, «Muséum National d'Histoire Naturelle. Produire des indicateurs à partir des indices des espèces available at <https://www.vigienature.fr/fr/produire-indicateurs-partir-indices-especes-habitat-2819>», . [49](#)
- MUGGEO, V. M. 2003, «Estimating regression models with unknown break-points», *Statistics in medicine*, vol. 22, n° 19, p. 3055–3071. [40](#), [45](#), [54](#)

- MUGGEO, V. M. 2008, «Segmented : An R package to fit regression models with broken-line relationships», *R news*, vol. 8, n° 1, p. 20–25. [40](#)
- NARULA, S. C. 1979, «Orthogonal polynomial regression», *International Statistical Review/Revue Internationale de Statistique*, p. 31–36. [42](#)
- NEWTON, I. 2004, «The recent declines of farmland bird populations in Britain : An appraisal of causal factors and conservation actions», *Ibis*, vol. 146, n° 4, p. 579–600. [54](#)
- O'NEILL, B. 2006, *Elementary Differential Geometry*, Elsevier. [44](#)
- PEREIRA, H. M. et H. D. COOPER. 2006, «Towards the global monitoring of biodiversity change», *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 21, n° 3, p. 123–129. [49](#)
- REIF, J. 2013, «Long-term trends in bird populations : A review of patterns and potential drivers in North America and Europe», *Acta ornithologica*, vol. 48, n° 1, p. 1–16. [39](#)
- REIF, J. et Z. VERMOUZEK. 2019, «Collapse of farmland bird populations in an Eastern European country following its EU accession», *Conservation Letters*, vol. 12, n° 1, p. e12585. [54](#)
- RIPPLE, W. J., C. WOLF, T. M. NEWSOME, M. GALETTI, M. ALAMGIR, E. CRIST, M. I. MAHMOUD, W. F. LAURANCE et . S. F. . COUNTRIES 15. 2017, «World scientists' warning to humanity : A second notice», *BioScience*, vol. 67, n° 12, p. 1026–1028. [38](#)
- RODIONOV, S. et J. E. OVERLAND. 2005, «Application of a sequential regime shift detection method to the Bering Sea ecosystem», *ICES Journal of Marine Science*, vol. 62, n° 3, p. 328–332. [40](#)
- ROSENBERG, K. V., A. M. DOKTER, P. J. BLANCHER, J. R. SAUER, A. C. SMITH, P. A. SMITH, J. C. STANTON, A. PANJABI, L. HELFT et M. PARR. 2019, «Decline of the North American avifauna», *Science*, vol. 366, n° 6461, p. 120–124. [39](#), [56](#)
- RUPPERT, D., M. P. WAND et R. J. CARROLL. 2009, «Semiparametric regression during 2003–2007», *Electronic journal of statistics*, vol. 3, p. 1193. [39](#)
- SÁNCHEZ-BAYO, F. et K. A. WYCKHUYS. 2019, «Worldwide decline of the entomofauna : A review of its drivers», *Biological Conservation*, vol. 232, p. 8–27. [39](#)
- SANDERSON, F. J., R. G. POPLE, C. IERONYMIDOU, I. J. BURFIELD, R. D. GREGORY, S. G. WILLIS, C. HOWARD, P. A. STEPHENS, A. E. BERESFORD et P. F. DONALD. 2016, «Assessing the performance of EU nature legislation in protecting target bird species in an era of climate change», *Conservation Letters*, vol. 9, n° 3, p. 172–180. [38](#), [54](#)
- SCHMELLER, D. S., L. V. WEATHERDON, A. LOYAU, A. BONDEAU, L. BROTONS, N. BRUMMITT, I. R. GEIJZENDORFFER, P. HAASE, M. KUEMMERLEN et C. S. MARTIN. 2018, «A suite of essential biodiversity variables for detecting critical biodiversity change», *Biological Reviews*, vol. 93, n° 1, p. 55–71. [38](#)
- SMITH, A. C., M.-A. R. HUDSON, C. M. DOWNES et C. M. FRANCIS. 2015, «Change points in the population trends of aerial-insectivorous birds in North America : Synchronized in time across species and regions», *PLoS One*, vol. 10, n° 7, p. e0130768. [45](#), [54](#)
- SOLDAAT, L. L., J. PANNEKOEK, R. J. VERWEIJ, C. A. VAN TURNHOUT et A. J. VAN STRIEN. 2017, «A Monte Carlo method to account for sampling error in multi-species indicators», *Ecological indicators*, vol. 81, p. 340–347. [41](#), [46](#), [55](#)
- SONALI, P. et D. N. KUMAR. 2013, «Review of trend detection methods and their application to detect temperature changes in India», *Journal of Hydrology*, vol. 476, p. 212–227. [40](#)
- THOMAS, L. 1996, «Monitoring long-term population change : Why are there so many analysis methods?», *Ecology*, vol. 77, n° 1, p. 49–58. [39](#)
- TITTENSOR, D. P., M. WALPOLE, S. L. HILL, D. G. BOYCE, G. L. BRITTEN, N. D. BURGESS, S. H. BUTCHART, P. W. LEADLEY, E. C. REGAN et R. ALKEMADE. 2014, «A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets», *Science*, vol. 346, n° 6206, p. 241–244. [39](#)
- VÁČKÁR, D., B. TEN BRINK, J. LOH, J. E. BAILLIE et B. REYERS. 2012, «Review of multispecies indices for monitoring human impacts on biodiversity», *Ecological Indicators*, vol. 17, p. 58–67. [38](#)
- VASILAKOPOULOS, P., C. D. MARAVELIAS et G. TSERPES. 2014, «The alarming decline of Mediterranean fish stocks», *Current Biology*, vol. 24, n° 14, p. 1643–1648. [39](#)
- VORÍŠEK, P., F. JIGUET, A. VAN STRIEN, J. ŠKORPILOVÁ, A. KLVÁNOVÁ et R. D. GREGORY. 2010, «Trends in abundance and biomass of widespread European farmland birds : How much have we lost», *BOU Proceedings–Lowland Farmland Birds III*, vol. 24. [53](#)
- WOLKOVICH, E. M., B. I. COOK, K. K. MCLAUCHLAN et T. J. DAVIES. 2014, «Temporal ecology in the Anthropocene», *Ecology letters*, vol. 17, n° 11, p. 1365–1379. [38](#)
- WOOD, S. N. 2017, *Generalized Additive Models : An Introduction with R*, Chapman and Hall/CRC. [40](#)
- YUE, S. et C. WANG. 2004, «The Mann-Kendall test modified by effective sample size to detect trend in serially correlated hydrological series», *Water resources management*, vol. 18, n° 3, p. 201–218. [40](#)

Chapitre 2

Cerner les facteurs anthropiques du déclin de l'avifaune commune en Europe

Résumé

Ce chapitre s'appuie sur le manuscrit suivant :

Stanislas Rigal, Vassilis Dakos, Ainārs Auniņš, Zoltán Benkő, Gilles Biver, ..., Vincent Devictor. Revealing the human induced drivers of European common bird declines.

Cadre et objectif : Le chapitre qui vient de se clore a mis en exergue un pan de la complexité des dynamiques possibles de la biodiversité. L'impact des activités humaines sur la biodiversité est l'un des facteurs pouvant jouer sur ces dynamiques et cet impact est de mieux en mieux cerné. Cependant, les preuves directes de réponses à large échelle de la biodiversité face aux changements globaux demeurent complexes à établir. En effet, non seulement l'ensemble des espèces ne répond pas de façon homogène, ni dans le type de réponse (déclin ou augmentation) ni dans la temporalité de la réponse qui peut être décalée, mais de surcroît les pressions sont aussi multiples et peuvent interagir à différentes échelles spatiales. Dans ce chapitre, je m'attache à relier les dynamiques des oiseaux communs en Europe aux principaux facteurs anthropiques¹ qui modifient leurs conditions environnementales (Fig. 2.1 et 2.2).

Hypothèse : La tendance et la dynamique des populations d'oiseaux communs en Europe sont affectées par les grands facteurs anthropiques que sont l'intensification de l'agriculture, la modification de la couverture forestière, l'urbanisation et le changement climatique.

Prédiction : Le déclin observé chez les oiseaux de milieux agricoles est relié à l'intensification des pratiques. Le reboisement naturel a un impact positif sur les espèces de milieux forestiers. L'urbanisation bénéficie aux espèces commensales de l'homme et l'augmentation de la température influence positivement les espèces des milieux chauds et négativement celles des milieux froids.

Méthode : La dynamique de l'avifaune commune européenne est analysée via l'approche non-linéaire décrite dans le premier chapitre. Je combine ensuite deux approches, l'une examinant les relations entre pressions et tendances linéaires des espèces, l'autre s'appuyant sur les fluctuations dans les séries temporelles des facteurs et des espèces. Cela permet d'étudier l'impact des quatre facteurs anthropiques (intensification de l'agriculture, modification du couvert forestier, urbanisation et changement climatique), à la fois sur l'ensemble des populations, mais aussi séparément sur chaque espèce. Pour ce faire, j'utilise les données d'abondance des populations de 170 espèces d'oiseaux communs nicheurs réparties dans 28 pays européens et récoltées sur plus de 20 000 sites durant 37 ans (1980-2016).

Résultats : L'abondance des oiseaux communs a décliné de 25% depuis 1980 avec des différences marquées entre groupes d'espèces (Fig. 2.3). Parmi les facteurs anthropiques liés à ce

1. J'ai choisi le terme *facteur anthropique* plutôt que *pression* car on s'attend souvent à ce qu'une pression affecte négativement la biodiversité alors que les différents facteurs choisis peuvent avoir des effets très divers voire peuvent correspondre à une diminution de pressions comme le couvert forestier (voir la discussion).

déclin (Fig. 2.4 et 2.5), l'intensification de l'agriculture via l'utilisation de pesticides et d'engrais est le principal facteur négatif, et ce, pour la plupart des espèces, y compris non-agricoles, et notamment celles qui se nourrissent d'invertébrés. L'augmentation du couvert forestier a un effet positif sur l'ensemble des espèces, en particulier les spécialistes des milieux boisés. Les effets de l'urbanisation et du changement de température sont moins univoques et principalement liés aux traits d'histoire de vie des espèces.

Introduction

Les pressions humaines sur la biodiversité s'intensifient (RIPPLE et collab., 2017) alors que, dans le même temps, le déclin de la biodiversité s'accélère. Des déclinis au niveau mondial ont été signalés dans une grande variété de groupes, y compris au niveau des espèces communes (CEBALLOS et collab., 2017), et allant des vertébrés marins et terrestres aux insectes (HABEL et collab., 2019; HUTCHINGS et REYNOLDS, 2004; LOH et collab., 2005).

Les principaux facteurs anthropiques du déclin de la biodiversité mondiale sont la modification des habitats (par l'intensification de l'agriculture, la modification de la couverture forestière et l'artificialisation des sols (ELLIS et collab., 2010)), ainsi que le changement climatique (BELLARD et collab., 2012). Cela a été vérifié pour de multiples groupes au niveau européen notamment (REIF, 2013; STORKEY et collab., 2012) avec une hétérogénéité importante des réponses entre pays, en particulier en ce qui concerne le type et l'intensité des changements d'affectation des terres (REIF et HANZELKA, 2020; VENTER et collab., 2016). Par exemple, l'intensification de l'agriculture et l'urbanisation sont plus sévères dans les pays d'Europe occidentale que dans les pays d'Europe orientale (TRYJANOWSKI et collab., 2011), tandis que la progression des forêts naturelles ou des plantations forestières et l'abandon de l'agriculture dépendent plus spécifiquement des pays (HANSEN et collab., 2013; MATHER, 2001). En outre, le changement de température est plus rapide aux hautes latitudes (VIRKKALA et collab., 2008).

Ces multiples facteurs ou pressions sont connus pour agir simultanément sur les conditions environnementales des espèces (BETTS et collab., 2019; BROOK et collab., 2008); ils sont déjà sévères dans certaines régions et peuvent varier (par exemple, augmenter ou diminuer) au fil du temps. Pourtant, non seulement l'influence relative du niveau moyen de ces multiples pressions est incomplètement décrite dans de nombreuses régions, mais l'effet concomitant de leur changement au cours du temps n'est pas bien documenté (mais voir ARAÚJO et collab. (2008)). En outre, il est raisonnable de s'attendre à ce que les espèces ne répondent pas de manière identique aux perturbations environnementales mais en fonction de leurs traits spécifiques (MASON et collab., 2019; SCHLEUNING et collab., 2016). Par exemple, une augmentation donnée de la température pourrait avoir un impact marginal sur une espèce ayant une large niche thermique, alors qu'une espèce ayant une niche plus étroite pourrait être fortement affectée (JIGUET et collab., 2010; SLATYER et collab., 2013). Par conséquent, toute approche globale visant à décrire le déclin de la biodiversité doit non seulement déterminer les principaux facteurs anthropiques en jeu, mais aussi la combinaison de traits des espèces les plus vulnérables (STORKEY et collab., 2012).

Les oiseaux constituent le plus grand groupe de vertébrés terrestres en nombre d'espèces. Ils font l'objet d'un suivi depuis des décennies dans de nombreux pays, et leurs traits (par exemple,

leur préférence thermique, leur régime alimentaire, leur spécialisation en matière d'habitat) sont bien documentées (CALLAGHAN et collab., 2021; GREGORY et collab., 2003; JENKINS et collab., 2013). Les grandes tendances des populations ont déjà été rapportées à la fois dans des pays spécifiques (FOX, 2004; KAMP et collab., 2021; SEOANE et CARRASCAL, 2008), et à l'échelle continentale en Europe (INGER et collab., 2015) et en Amérique du Nord (ROSENBERG et collab., 2019). Au-delà de ces approches globales, les analyses de tendances liées aux traits des espèces ont mis en évidence les espèces les plus impactées. Tant les indicateurs multi-espèces (GREGORY et collab., 2019, 2005) que les indices de communauté (DEVICTOR et collab., 2008) suggèrent que certaines catégories d'espèces sont plus affectées que d'autres. Il faut également noter que le déclin généralisé des espèces des milieux agricoles et plus largement des milieux ouverts est bien connu (DONALD et collab., 2001; HELDBJERG et collab., 2018; MURPHY, 2003), tout comme celui des espèces forestières, même si, chez ces dernières, le déclin est moins prononcé (GREGORY et collab., 2007; SCHULZE et collab., 2019). Enfin, d'autres traits tels que la préférence thermique, la spécialisation pour l'habitat, la synanthropie (la tendance à sélectionner positivement les habitats dominés par l'homme (JOHNSTON, 2001)) ainsi que les stratégies migratoires jouant aussi un rôle dans la dynamique des espèces à grande échelle et à long terme (CLAVEL et collab., 2011; HOWARD et collab., 2020; JIGUET et collab., 2010; MARZLUFF, 2008).

Les différences entre les réponses de groupe d'espèces partageant une caractéristique commune (par exemple le type d'habitat principal) ont été mises en relation avec les perturbations environnementales induites par les pressions anthropiques, en particulier l'affectation des terres et le changement climatique, à des échelles locales et continentales (BUSCH et collab., 2020; CLEMENT et collab., 2019; JØRGENSEN et collab., 2016; PEARCE-HIGGINS et collab., 2015; TAHERI et collab., 2020). Cependant, les études analysant l'effet d'un ensemble de pressions spécifiques sur la dynamique des populations ont tendance à se limiter à l'échelle locale (GAÜZÈRE et collab., 2020), et celles analysant l'effet à plus large échelle se concentrent sur un ensemble plus limité de facteurs (HOWARD et collab., 2015). Par conséquent, il existe un manque important de preuves empiriques, à grande échelle, d'un lien entre les changements globaux et les réponses spatiales et temporelles de la biodiversité, et de la manière dont les traits particuliers des espèces sont affectés.

Dans ce contexte, une analyse combinée des tendances de l'abondance des espèces et des pressions peut aider à discriminer l'effet relatif de chaque pression sur l'ensemble des espèces (Fig. 2.1a). Dans le même temps, les liens de causalité entre les facteurs anthropiques et les réponses des espèces peuvent être évalués de plusieurs manières, notamment en utilisant l'accumulation de preuves ou l'élimination des facteurs confondants (LI et collab., 2020). Une autre option consiste à utiliser l'analyse des séries chronologiques (Fig 2.1b). Des méthodes récentes telles que la cartographie convergente croisée (CCC) et le S-map (CLARK et collab., 2015; TSONIS et collab.,

2018; USHIO et collab., 2018) ont permis de détecter et de quantifier des relations *causales* entre les séries temporelles des espèces et les facteurs et pressions anthropiques. Étant donné qu'une telle causalité a été définie dans le contexte des systèmes dynamiques (SUGIHARA et collab., 2012) et qu'elle ne découle pas d'un plan de recherche expérimental (JOSEFSSON et collab., 2020), nous la qualifierons de *quasi-causalité* pour éviter toute interprétation erronée du concept. La CCC et le S-map sont basées sur la reconstruction d'un espace d'état à partir de séries temporelles et peuvent être utilisées : i) pour déterminer l'existence d'une influence entre les séries temporelles de facteurs abiotiques et les séries temporelles d'espèces (EVANS et collab., 2016; WANG et collab., 2018) et ii) pour quantifier la force de cette influence (WANG et collab., 2020). Cette approche fournit donc un moyen d'évaluer l'influence de facteurs spécifiques et est ainsi complémentaire à l'analyse des tendances, car les influences sont estimées pour chaque espèce et peuvent ensuite être liées aux traits des espèces.

Dans ce chapitre, nous utilisons les indices annuels nationaux obtenus dans le cadre du Programme Paneuropéen de Suivi des Oiseaux Communs (PPSOC; *PECBMS en anglais*) pour : 1) établir un lien entre la dynamique spatio-temporelle des facteurs anthropiques et la dynamique spatio-temporelle à large échelle des populations d'oiseaux sur 37 ans, et 2) rechercher si et quelles combinaisons de traits d'histoire de vie sont le plus susceptibles d'être affectées positivement ou négativement par ces facteurs. Nous caractérisons d'abord comment les facteurs anthropiques sont distribués dans l'espace et le temps au niveau européen et comment la dynamique de l'avifaune varie dans le temps. Ensuite, nous étudions les effets de ces facteurs sur la dynamique des espèces par le biais d'une analyse de tendance et des séries temporelles, et nous examinons enfin quels traits sont les plus vulnérables.

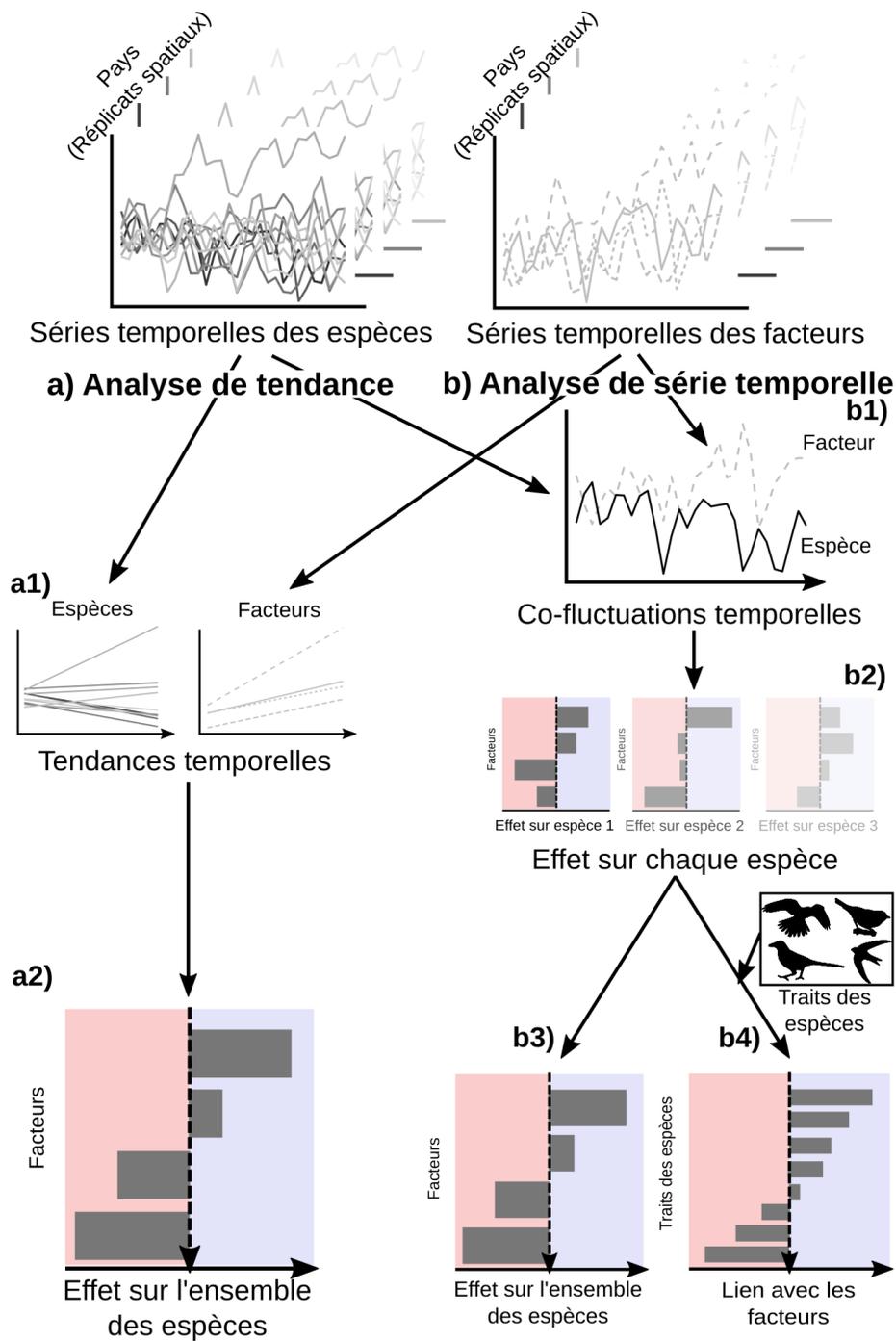


FIGURE 2.1 – Cadre et déroulé des analyses de tendances et de séries temporelles. En utilisant des séries temporelles d'espèces et de facteurs anthropiques provenant de 28 pays différents, nous avons effectué (a) une analyse de tendances et (b) une analyse de séries temporelles. L'analyse des tendances a été réalisée (a1) entre les tendances des espèces et la valeur de base ainsi que la tendance des facteurs anthropiques (a2) en évaluant l'effet relatif de chaque facteur sur l'ensemble des espèces. L'analyse des séries temporelles est basée (b1) sur les co-fluctuations temporelles entre la série temporelle de chaque facteur et celle de chaque espèce conduisant à (b2) une évaluation de l'effet de chaque facteur sur la dynamique de chaque espèce. Ces résultats ont été regroupés (b3) pour obtenir l'effet principal de chaque facteur sur toutes les espèces, et (b4) combinés avec les traits des espèces pour les relier aux facteurs. Les zones en rouge et en bleu illustrent respectivement les effets négatifs et positifs.

Matériel et méthodes

Niveaux de référence et tendance des facteurs anthropiques

Les données sur l'intensification de l'agriculture et la couverture forestière ont été obtenues auprès de l'Agence Européenne pour l'Environnement (EEA, 2020). La surface agricole couverte par des exploitations à haut niveau d'intrants (en pourcentage de la superficie agricole utile (SAU)) pour chaque année entre 2007 et 2016 a été prise comme indicateur de l'utilisation des intrants. Les valeurs des intrants correspondent aux dépenses par hectare en intrants (pesticides et engrais). Cette mesure est utilisée par l'Agence européenne pour l'environnement pour estimer la couverture des exploitations à haut niveau d'intrants, définies comme des exploitations dont la valeur des intrants était supérieure au 66^{ème} quantile de la distribution (soit 560 €·ha⁻¹ en 2020, voir les détails dans EEA (2020)). Il convient de noter que la couverture des exploitations à haut niveau d'intrants n'est pas corrélée à la taille des exploitations, mais qu'elle est fortement corrélée aux ventes de pesticides et à la consommation d'engrais (voir le matériel supplémentaire 1 de l'annexe 2). Nous avons choisi cette mesure car elle permet non seulement de tenir compte des différences de prix entre les produits et les pays, mais aussi de distinguer les types d'exploitations et donc d'avoir une bonne estimation du couvert réellement à haut niveau d'intrants (EEA, 2020). Le pourcentage de couverture forestière a été calculé en divisant le nombre d'hectares couverts par des forêts et autres terres boisées (selon la définition de la FAO (2015)) par la superficie des pays. Cette valeur est disponible tous les cinq ans entre 1990 et 2015. Nous avons utilisé les données corrigées de Corine Land Cover pour évaluer les valeurs d'urbanisation pour chaque pays en 2000, 2006, 2012 et 2018. Ces couches ont été corrigées pour permettre une analyse spatiale cohérente dans le temps (voir EEA (2019)). Les surfaces couvertes par un tissu urbain continu, un tissu urbain discontinu, des unités industrielles ou commerciales et des réseaux routiers et ferroviaires ont été agrégées et comparées à la superficie globale du pays pour obtenir le pourcentage d'urbanisation. Les données de température ont été extraites de la base de données E-OBS v20.0e (CORNES et collab., 2018) qui contient la température moyenne quotidienne entre 1950 et 2018 sur une grille régulière de l'Europe à une échelle de 0,1 degré (soit environ 111x70 km² aux latitudes européennes). Pour chaque cellule de la grille, les températures quotidiennes ont été moyennées entre le mois d'août de l'année précédant le suivi et le mois de juin de l'année de suivi, car les températures de la saison de reproduction et de la saison non reproductive peuvent toutes avoir un effet sur les oiseaux (PEARCE-HIGGINS et collab., 2014). Le calcul de la moyenne des cellules d'un pays a permis d'obtenir une température moyenne annuelle pour chaque pays, pour chaque année de 1980 à 2016. À l'échelle du pays, les tendances en matière de couverture agricole à fort apport d'intrants, de couverture forestière, d'urbanisation et de température correspondent au

changement relatif calculé comme la pente d'une régression linéaire entre les valeurs annuelles des facteurs (la variable de réponse) et les années (la variable explicative) mises à l'échelle par la première valeur des facteurs.

Données sur les oiseaux

Séries temporelles et abondance des populations

Les indices annuels d'abondance des espèces (IAE) pour les oiseaux proviennent des suivis nationaux sur les oiseaux nicheurs coordonnés par le PPSOC et sont détaillés dans [BRLÍK et collab. \(2021\)](#). Dans chaque pays, des bénévoles qualifiés utilisent des protocoles standardisés comparables (comptages ponctuels, transects linéaires et cartographie du territoire) et effectuent des comptages annuels sur des sites donnés. Les données rassemblées dans ce chapitre représentent le suivi de plus de 20 000 sites, ce qui constitue l'une des plus grandes bases de données de ce type jamais analysées (voir également [LEHIKOINEN et collab. \(2021\)](#) et [STEPHENS et collab. \(2016\)](#)). Le logiciel TRends and Indices for Monitoring (TRIM) a été utilisé pour produire des indices de population nationaux à partir des comptages de sites, en tenant compte de l'erreur d'échantillonnage et des observations manquantes ([BOGAART et collab., 2018](#); [PANNEKOEK, 2001](#)). L'ensemble de données contient initialement les indices nationaux de 170 espèces d'oiseaux dans 28 pays : 26 de l'Union européenne (incluant le Royaume-Uni, mais excluant la Croatie et Malte), la Norvège et la Suisse (voir le matériel supplémentaire 2 pour la liste des espèces et le nombre d'espèces par comté).

En plus de l'IAE, qui correspond à une valeur relative de la taille de la population annuelle, les estimations nationales du nombre de couples reproducteurs ont été extraites manuellement de la zone de données Birdlife qui regroupe les données des rapports de la directive européenne sur les oiseaux, afin d'évaluer l'abondance absolue annuelle (estimation de la population nationale), en suivant [INGER et collab. \(2015\)](#) (voir les détails dans le matériel supplémentaire 3).

Les analyses supranationales (c'est-à-dire les analyses de trajectoires à l'échelle européenne) de l'évolution de l'abondance ont été basées sur les données de suivi des espèces qui étaient disponibles à partir de 1980. Nous nous sommes concentrés sur la période 1980-2016 pour maximiser la couverture spatiale et temporelle, avec une incertitude limitée. Les séries chronologiques les plus longues couvraient la période 1966-2016, mais la plupart des programmes n'ont débuté que dans les années 1990 et, avant 1980, les données n'étaient disponibles que pour six pays d'Europe du Nord. Ces critères ont permis d'obtenir un ensemble de 1983 séries temporelles, pour 115 espèces d'oiseaux (parmi les 170), dans les 28 pays sur 37 ans. Les indices supranationaux (c'est-à-dire les indices des espèces au niveau européen) ont été obtenus à l'aide du paquet R rtrim ([BOGAART et collab., 2018](#); [TEAM, 2018](#)). Les indices d'abondance pour l'ensemble des espèces ou pour des

sous-groupes spécifiques (par exemple, en fonction de l'habitat principal) ont été obtenus à partir des indices supranationaux en utilisant une reconstruction de l'indice multi-espèces (IME) (SOLDAAT et collab., 2017), adaptée aux données d'abondance (voir le matériel supplémentaire 3 pour le IME original et le IME de la biomasse).

Les analyses nationales sont, elles, basées sur le meilleur compromis entre couverture spatiale et temporelle des données. Nous avons donc sélectionné des séries temporelles commençant en 1996 (± 1 an) et se terminant en 2016. Nous avons ainsi obtenu un ensemble de 1041 séries temporelles, pour 141 espèces (83% des 170 espèces), dans 14 pays, couvrant 60% de la superficie des 28 pays (voir l'influence du choix de la période sur la distribution des données dans le matériel supplémentaire 4).

Les trajectoires des dynamiques supranationales et nationales ont été évaluées à l'aide de la méthode décrite au premier chapitre et publiée dans (RIGAL et collab., 2020) intégrant l'incertitude des données et testant les tendances non-linéaires et la répartition des dynamiques non-linéaires des populations par pays est disponible dans le matériel supplémentaire 4.

Habitat et trait d'histoire de vie des oiseaux

Nous avons suivi la dernière classification du PPSOC (<https://pecbms.info/>) pour classer les espèces en fonction de leur habitat prédominant, c'est-à-dire les terres agricoles ou les forêts. L'affinité des espèces pour les zones urbaines (synanthropie) a été obtenue à partir de la base de données du Système Européen d'Information sur la Nature (SEIN; *EUNIS en anglais*) (<https://eunis.eea.europa.eu>) en suivant LE VIOL et collab. (2012). La base de données du SEIN sur les oiseaux fournit des informations sur les associations entre les espèces d'oiseaux et les types d'habitats regroupés par écosystèmes du programme Cartographie et Évaluation des Écosystèmes et de leur Services (CEES; *MAES en anglais*) (12 types, voir les détails dans le matériel supplémentaire 2). Toutes les espèces qui ont été signalées comme se reproduisant, même partiellement, dans les zones urbaines sont considérées comme des espèces synanthropes. La spécialisation des habitats a été évaluée à l'aide de l'indice de spécialisation des espèces (ISE) calculé pour l'avifaune européenne (LE VIOL et collab., 2012). Pour chaque espèce, l'indice de température de l'espèce (ITE) représente le centroïde de la température moyenne de son aire de répartition européenne. Les valeurs de ITE rapportées dans DEVICTOR et collab. (2012) ont été utilisées et ces valeurs se sont avérées utiles pour prédire la sensibilité des oiseaux des milieux chauds par rapport à ceux des milieux froids face au changement climatique (JIGUET et collab., 2006). Pour le détail des associations entre les espèces et les habitats, voir le matériel supplémentaire 2. Les données concernant les stratégies de migration (*migrateur longue distance* : au-delà du Paléarctique occidental en dehors de la saison de reproduction ; *autres* : sédentaire, migrateur facultatif ou courte

distance) et le régime alimentaire en saison de reproduction pour les classes les mieux représentées (*régime granivore* : plus de 10% de graines ; *régime invertébré* : plus de 10% d'arthropodes et d'autres invertébrés (par ex. mollusques et annélides)) ont été extraites d'un ensemble de données renseignant les traits d'histoire de vie pour tous les oiseaux nicheurs européens (STORCHOVÁ et HOŘÁK, 2018).

Analyses statistiques

Analyse des tendances

À l'échelle européenne, les effets globaux des pressions et facteurs anthropiques ont été identifiés à l'aide d'une régression par moindres carrés partiels (MCP; *PLS en anglais*) (Fig. 2.1a). Cette dernière est un modèle analytique multivarié qui permet de gérer de nombreuses variables explicatives et la multicollinéarité entre elles (BERTRAND et collab., 2016; CARRASCAL et collab., 2009). La méthode MCP est une combinaison de régression multiple et d'analyse en composantes principales, dans laquelle plusieurs variables explicatives (potentiellement liées) sont utilisées pour construire des facteurs latents (c'est-à-dire des combinaisons linéaires de variables qui maximisent la variance expliquée d'une variable réponse). Les effets des variables explicatives sur la variable de réponse sont estimés au travers de la relation entre les variables explicatives et les facteurs latents. La validation croisée est utilisée pour sélectionner le nombre de composantes, ce qui conduit à une distribution de composantes à partir de laquelle une mesure empirique de la significativité de chaque effet peut être obtenue (BERTRAND et collab., 2014).

Dans cette étude, la variable réponse est la tendance nationale des espèces entre 1996-2016, et les variables explicatives correspondent aux principales pressions anthropiques, à la fois en termes de valeur de base et de changements temporels : la couverture agricole à haut niveau d'intrants et sa tendance temporelle, la couverture forestière et sa tendance temporelle, l'urbanisation et sa tendance temporelle, et enfin la température et sa tendance temporelle. L'analyse MCP a été réalisée à l'aide du package R *plsRglm* (BERTRAND et MAUMY-BERTRAND, 2018), qui permet de gérer des données incomplètes. Il fournit également des niveaux de significativité pour les variables explicatives par bootstrap, et permet de calculer des intervalles de confiance accélérés et corrigés du biais (*aCB*; *BCa en anglais*) (EFRON et TIBSHIRANI, 1994) qui corrige l'asymétrie et le biais de la distribution bootstrap.

Analyse des séries temporelles

En plus de l'analyse de l'effet global des facteurs de changement sur les tendances des espèces, nous avons estimé l'influence de chaque série temporelle de facteurs de changement sur chaque série temporelle d'espèces (Fig. 2.1b) à l'aide de la cartographie convergente croisée (CCC; *CCM*

en anglais) et de S-map (DEYLE et collab., 2016; TSONIS et collab., 2018). La CCC est complémentaire de l'analyse des tendances puisqu'elle est conçue pour identifier la *causalité* (telle que définie dans les systèmes dynamiques (SUGIHARA et collab., 2012)) entre les séries temporelles. Elle utilise donc toutes les informations temporelles disponibles et teste l'effet de chaque facteur sur chaque espèce. Plus précisément, la CCC détecte si la dynamique du facteur X peut être prédite à partir de la série temporelle de l'espèce Y en examinant si l'attracteur de X (défini comme l'ensemble des états reconstruits à partir de la série temporelle initiale et des séries décalées dans le temps de X) peut être estimé à partir de l'attracteur de Y. Dans ce cas, le facteur X a une signature dans la dynamique de l'espèce Y, c'est-à-dire que le facteur X affecte l'espèce Y. La CCC est donc essentiellement un processus en trois étapes : l'estimation de la dimension d'intégration appropriée E pour reconstruire les manifestes d'attracteur de X et Y ; un test de non-linéarité dans les séries temporelles pour éliminer les processus stochastiques ; et une application de l'algorithme de la CCC.

L'algorithme de la CCC produit un coefficient ρ mesurant la capacité de prédiction et qui indique si les séries temporelles sont liées de manière causale. La CCC multi-spatiale est une extension de la CCC qui peut traiter des séries temporelles courtes (la CCC classique nécessite des séries de plus de 30 pas de temps). Elle utilise des répliquats spatiaux (CLARK et collab., 2015) et une routine bootstrap pour estimer ρ , et a déjà été utilisée à l'échelle continentale (WANG et collab., 2018). Une fois que la CCC a distingué des paires de séries temporelles qui sont causalement liées, la méthode S-map peut quantifier cette relation (DEYLE et collab., 2016). Le S-map correspond à une régression linéaire multivariée pondérée localement entre les séries temporelles d'espèces et de conducteurs. La valeur moyenne temporelle de la relation estimée à l'aide du S-map peut ensuite être utilisée pour résumer l'interaction entre les deux séries temporelles (USHIO et collab., 2018; WANG et collab., 2020).

Dans ce chapitre, pour chacune des 170 espèces, et chacun des 28 pays, nous avons combiné les séries temporelles des espèces (indices nationaux) et les séries temporelles des facteurs anthropiques (couverture agricole à haut niveau d'intrants, couverture forestière, urbanisation, température) sur la même période. Nous avons ensuite reconstruit des pseudo-séries temporelles en alignant les séries temporelles des différents pays pour une espèce donnée. Ces pseudo-séries temporelles ont été analysées en utilisant la CCC multi-spatiale avec les pays comme répliquats spatiaux. Nous avons utilisé 1000 itérations de bootstrap pour estimer l'influence de la couverture agricole à haut niveau d'intrants, de la couverture forestière et de l'urbanisation sur chaque espèce et 300 pour l'influence de la température. Ce dernier chiffre s'explique par le fait que les séries chronologiques disponibles pour la température sont plus longues, ce qui rend les analyses de séries temporelles plus longues à calculer elles-aussi (voir le matériel supplémentaire 5 pour

les tests de robustesse de la méthode à l'influence des espèces et des pays et le taux de faux négatifs/positifs). Pour chaque paire espèce-facteur, nous avons pu estimer si la série temporelle du facteur avait une influence quasi-causale sur la série temporelle de l'espèce. Si tel était le cas, nous avons utilisé le coefficient S-map comme valeur (signe et magnitude) de cette influence.

Analyse par traits

Enfin, nous avons cherché à savoir quels traits étaient liés à chaque facteur en utilisant une régression MCP. Ici, la valeur d'interaction (c'est-à-dire l'effet de la dynamique du moteur sur les séries chronologiques des espèces) était la variable de réponse et les traits étaient des variables explicatives - discrètes : habitat de l'espèce (*milieux agricoles*, *milieux forestiers*, *synanthrope*), stratégies migratoires (*migrants à longue distance*, *autres* (migrants à courte distance, migrants facultatifs et résidents)), régime alimentaire (*régime granivore*, *régime invertébré*), et continues : ISE et ITE.

Résultats

Hétérogénéité spatiale et modifications temporelles des facteurs anthropiques

L'intensité des pressions n'est pas répartie de manière homogène entre les pays européens (Fig. 2.2). La couverture agricole à haut niveau d'intrants et l'urbanisation sont maximales dans les pays du Benelux (Belgique, Luxembourg et Pays-Bas) et, dans une moindre mesure, en Allemagne, au Royaume-Uni et en France (Fig. 2.2a et c). La couverture forestière est plus élevée en Fennoscandie et en Slovénie et a augmenté dans la plupart des pays (Fig. 2.2b). La température et les augmentations de température montrent des gradients latitudinaux opposés : les températures les plus élevées se trouvent dans les pays méditerranéens, mais les augmentations les plus fortes ont été observées dans les pays baltes et en Fennoscandie (Fig. 2.2d et matériel supplémentaire 6). Par conséquent, la plupart des facteurs anthropiques assimilables à des pressions ont augmenté, tout comme l'autre facteur qu'est la couverture forestière.

L'abondance des espèces d'oiseaux nicheurs communs (N = 115 espèces) a considérablement diminué entre 1980 et 2016, passant de 2 880 (± 250) millions à 2 150 (± 83) millions d'individus, ce qui correspond à une perte de 730 (± 83) millions d'individus (-25,4% $\pm 2,8$) (voir le matériel supplémentaire 3). Ce déclin a été plus marqué dans les années 1980, et s'est ralenti plus récemment, notamment au cours de la dernière décennie.

Le déclin général de l'abondance observé pour toutes les espèces n'est pas réparti de manière égale entre les différents groupes. En particulier, les espèces des terres agricoles (N = 19 espèces) ont été plus touchées (-56,8% $\pm 4,9$) que les autres oiseaux (Fig. 2.3b), le nombre d'individus pas-

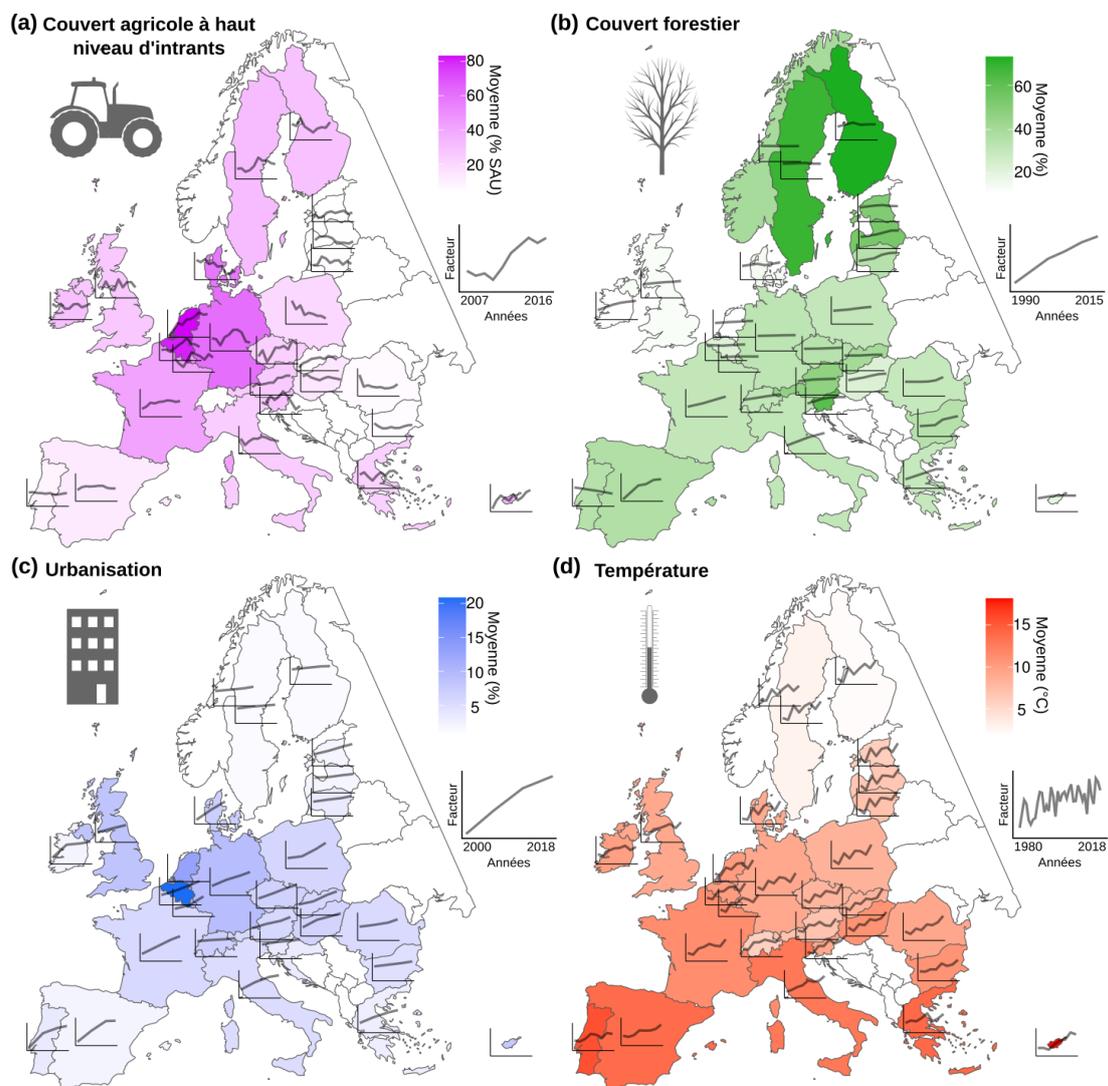


FIGURE 2.2 – Facteurs anthropiques pour les pays participant au PPSOC. Pour chaque pays, la couleur représente la moyenne et la ligne grise correspond à la série chronologique. a) Pourcentage de la surface cultivée couverte par des exploitations agricoles à haut niveau d'intrants, série temporelle 2007-2016. b) Couverture forestière, série temporelle 1990-2015. c) Urbanisation, série temporelle 2000-2018. d) Température, série temporelle 1980-2018. Pour plus de clarté, les séries temporelles des températures montrent les températures moyennes pour des périodes de dix ans centrées sur 1980, 1985, 1990, 1995, 2000, 2005, 2010 et 2015.

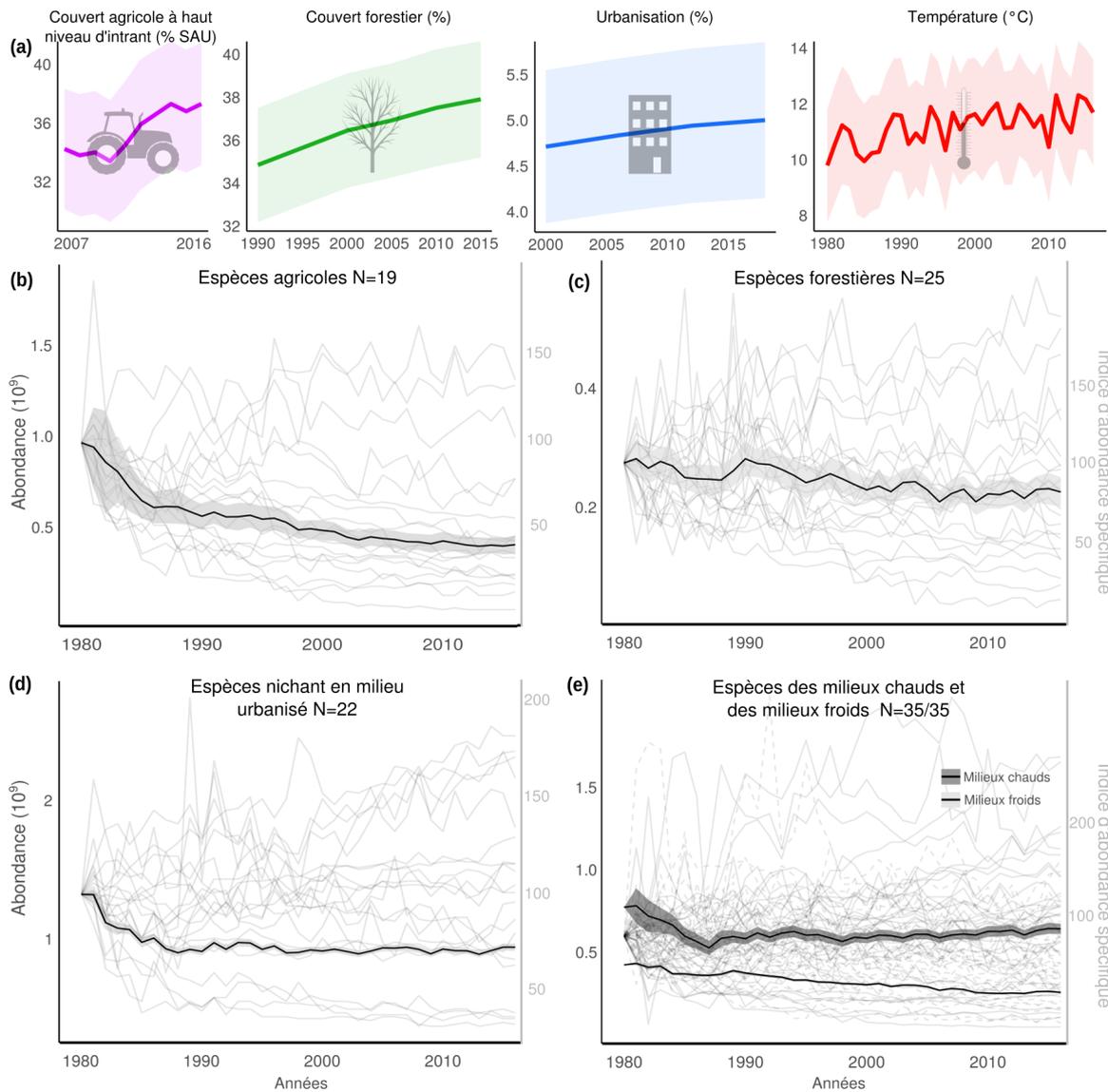


FIGURE 2.3 – Variation temporelle de l'abondance des oiseaux communs en Europe 1980-2016. a) Dynamique temporelle des quatre principaux facteurs : couverture agricole à haut niveau d'intrants 2007-2016, couverture forestière 1990-2015, urbanisation 1990-2018, température 1980-2016 (la zone colorée correspond à l'écart-type). b) Abondance des espèces des milieux agricoles (19 espèces), montrant un déclin brutal, mais décéléré. c) Abondance des espèces des milieux boisés (25 espèces) montrant un déclin linéaire. d) Abondance des espèces synanthropes (22 espèces) montrant une dynamique convexe. e) Abondance des espèces des milieux froids (gris clair, 35 espèces) montrant un déclin décéléré et abondance des espèces des milieux chauds (gris foncé, 35 espèces) montrant une dynamique convexe. Les séries temporelles de toutes les espèces (indice d'abondance des espèces) sont présentées avec une année de référence égale à 100 en 1980 (les lignes pointillées montrent les habitants froids et les lignes pleines les habitants chauds).

sant de 894 millions (± 203) à 396 millions (± 45) entre 1980 et 2016. Cette baisse semble s'être ralentie au cours des deux dernières décennies, mais elle ne s'est pas arrêtée. Les oiseaux des milieux forestiers ($N = 25$ espèces, Fig. 2.3c) et synanthrope ($N = 22$ espèces, Fig. 2.3d) ont également diminué, passant respectivement de 287 millions (± 26) à 231 millions (± 25) ($-17,7\% \pm 9,0$) et de 1 147 millions (± 82) à 829 millions (± 42) ($-27,8\% \pm 3,6$). Ces derniers ont toutefois montré les prémices d'une trajectoire convexe alors que les premières ont connu un déclin principalement linéaire. Les espèces généralistes de l'habitat ont également connu une trajectoire convexe entre 1980 et 2016 avec une augmentation accélérée au cours des 20 dernières années, passant de 721 millions (± 40) d'individus en 1997 à 882 millions (± 45) en 2016 ($+15,8\% \pm 3,5$) (voir le matériel supplémentaire 3), ce qui explique en partie la stabilisation globale du déclin observé pour l'ensemble des espèces. Enfin, le déclin de l'abondance est fonction de la préférence thermique (Fig. 2.3e). Les habitants des régions froides (30% des espèces ayant l'ITE le plus faible) ont diminué de 448 millions (± 12) à 269 millions (± 7) ($-39,7\% \pm 3,1$), tandis que les espèces chaudes (30% des espèces ayant l'ITE le plus élevé) ont montré une dynamique globalement convexe et, alors qu'elles ont diminué de 823 millions (± 105) à 683 millions (± 35) ($-17,1\% \pm 8,1$) entre 1980 et 2016, elles ont montré une augmentation constante ($+7,0\% \pm 4,6$) au cours des deux dernières décennies (Fig. 2.3e).

Liens entre les variations dans les populations d'oiseaux, les traits de espèces et les facteurs anthropiques

Les analyses de tendances ont permis d'identifier que la principale pression liée négativement aux tendances des espèces était la couverture agricole à haut niveau d'intrants et son augmentation dans le temps (Fig. 2.4a). En outre, les tendances des populations d'oiseaux sont plus négatives dans les pays où la superficie du tissu urbain était élevée. Les tendances des populations d'oiseaux sont à l'inverse positivement liées à l'augmentation de la couverture forestière. L'effet global de la température et de sa tendance sur les dynamiques des espèces n'était ni négatif ni positif.

L'approche CCC/S-map a, elle, permis de mettre en évidence que 79 espèces étaient affectées par au moins un des facteurs. La couverture agricole à haut niveau d'intrants a eu un impact sur les séries temporelles de 58 espèces (35 négativement et 23 positivement, coefficient S-map moyen = $-0,19$, Fig. 2.4b), la dynamique forestière a eu un impact sur 12 espèces (six négativement et six positivement, coefficient S-map moyen = $0,12$, Fig. 2.4b), l'urbanisation a affecté 15 espèces (10 négativement et cinq positivement, coefficient S-map moyen = $-0,12$, Fig. 2.4b) et la température a affecté 31 espèces (12 négativement et 19 positivement, coefficient S-map moyen = $0,22$, Fig. 2.4b).

De surcroît, certaines espèces ont été affectées par plusieurs facteurs (voir le matériel sup-

plémentaire 5). Dix espèces ont été affectées à la fois par la couverture agricole à haut niveau d'intrants et la température, trois par la couverture agricole à haut niveau d'intrants et l'urbanisation, une par la couverture forestière et la température, une par la couverture forestière et la température et trois par la couverture agricole à haut niveau d'intrants et la couverture forestière. Quatre espèces ont été affectées par la couverture agricole à haut niveau d'intrants, l'urbanisation et la température, une espèce par la couverture agricole à haut niveau d'intrants, la couverture forestière et l'urbanisation et une par la couverture agricole à haut niveau d'intrants, la couverture forestière, l'urbanisation et la température.

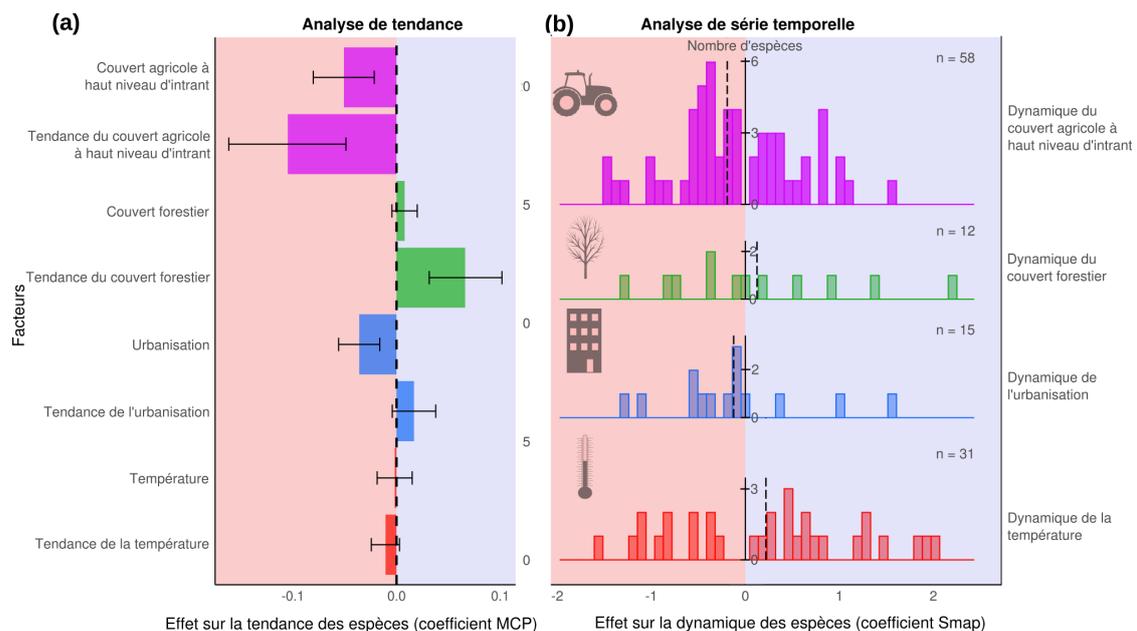


FIGURE 2.4 – Relation entre les facteurs anthropiques et la dynamique des populations d'oiseaux. a) Effets de la couverture agricole à haut niveau d'intrants, de la couverture forestière, de l'urbanisation, de la température et de leurs tendances sur les tendances des espèces. Les intervalles de confiance aCB sont affichés. b) Distribution de l'influence (coefficients S-map mis à l'échelle) des facteurs sur la dynamique des espèces. Les lignes pointillées indiquent les valeurs moyennes des coefficients S-map. Pour les deux analyses, les effets positifs sont indiqués dans la zone bleue et les effets négatifs dans la zone rouge.

Une analyse plus approfondie des traits d'histoire de vie affectées par la dynamique des facteurs anthropiques (Fig. 2.5) montre que l'influence principalement négative de la couverture agricole à haut niveau d'intrants est plus importante non seulement sur les espèces des milieux agricoles, mais aussi sur les espèces dont le régime alimentaire est en partie basé sur les invertébrés pendant la saison de reproduction (Fig. 2.5a). L'influence de la couverture agricole à haut niveau d'intrants a été relativement plus positive sur les spécialistes de l'habitat. Le couvert forestier a, lui, eu une influence positive sur les espèces des milieux forestiers et les migrateurs longue distance ainsi que sur les espèces dont le régime alimentaire est basé sur les invertébrés, tandis que les espèces granivores, les espèces des milieux agricoles et les espèces synanthropes ont subi un impact plus négatif (Fig. 2.5b). Les espèces ont également été affectées par la dynamique forestière en fonction de leur préférence thermique, les espèces des milieux chauds étant plus né-

gativement affectées que celles vivant dans les milieux froids. L'urbanisation a eu une influence relativement plus négative sur les espèces qui se reproduisent au moins partiellement dans les zones urbaines et une influence relativement plus positive sur les espèces des milieux agricoles et des forêts (Fig. 2.5c). L'urbanisation a également affecté les espèces en fonction de leur niche thermique, avec un impact relativement plus négatif sur les espèces des milieux chauds que sur celles des milieux froids. Enfin, l'influence de la température est principalement liée positivement à la préférence thermique et aux espèces synanthropes (Fig. 2.5d). Les espèces des milieux froids ont été affectées négativement, tandis que les espèces des milieux chauds, les spécialistes et les espèces synanthropes ont été plus positivement affectées. La température a aussi eu une influence négative sur les migrateurs longue distance et les espèces des milieux agricoles.

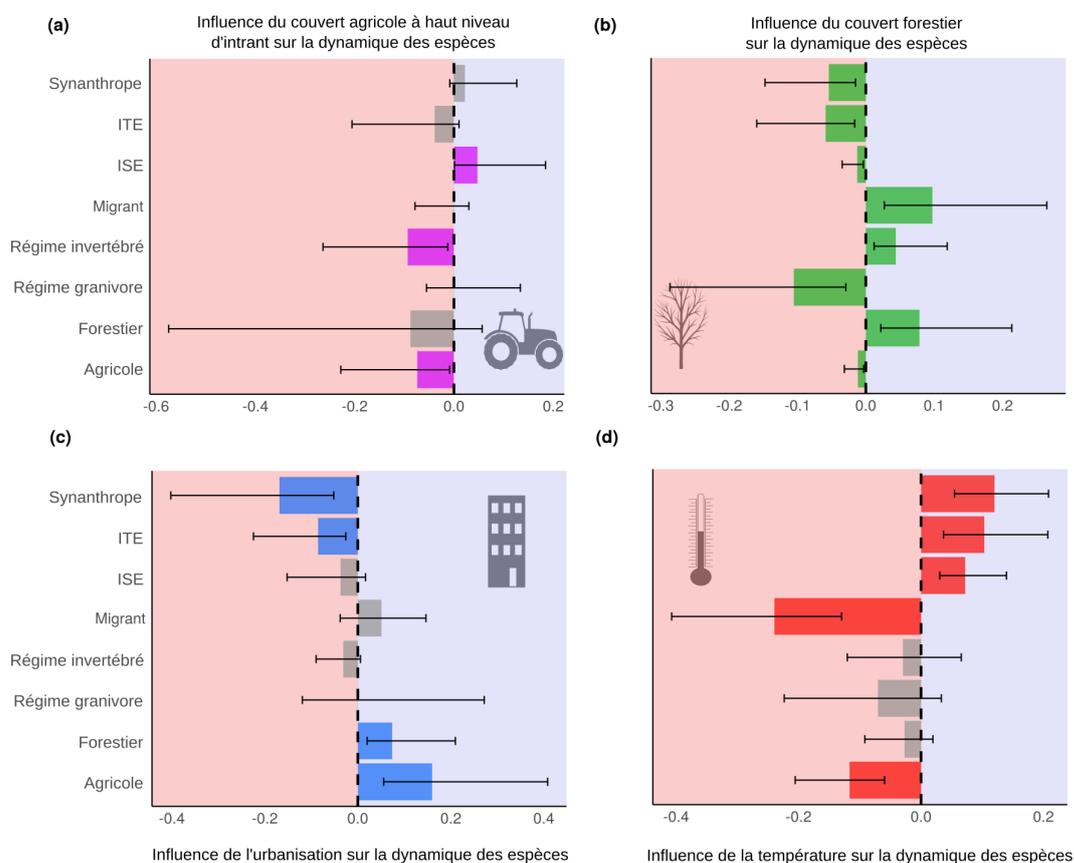


FIGURE 2.5 – Influences des facteurs anthropiques sur la dynamique et les caractéristiques des espèces : a) couverture agricole à haut niveau d'intrants, b) couverture forestière, c) urbanisation, d) température. Les effets non significatifs sont indiqués en gris, les effets négatifs sont indiqués dans la zone rouge pâle et les effets positifs sont indiqués dans la zone bleu pâle. Les intervalles de confiance aCB sont affichés (l'asymétrie des IC aBC est attendue (EFRON et TIBSHIRANI, 1994)).

Discussion

Dans ce chapitre sont rapportés les changements dans l'abondance absolue des oiseaux des zones agricoles, des zones boisées, des zones urbaines et des zones froides par rapport aux zones

chaudes à l'échelle de l'Europe continentale. Ces changements d'abondance sont explicitement liés aux facteurs et pressions au niveau de la modification des habitats et du changement climatique, parmi lesquels l'intensification de l'agriculture joue un rôle majeur.

Au niveau des pays, nous avons observé que tous les moteurs ou pressions considérés ont augmenté au cours des dernières décennies, confirmant que l'empreinte humaine déjà sévère en Europe continue de s'intensifier, même si des zones localisées peuvent connaître une réduction de l'empreinte humaine (VENTER et collab., 2016). En parallèle, le déclin général de l'abondance des oiseaux, qui a chuté de 25% depuis 1980, est conforme aux études européennes précédentes (INGER et collab., 2015) et est comparable au déclin de 29% rapporté depuis 1970 pour l'avifaune nord-américaine (ROSENBERG et collab., 2019). Il convient de noter qu'au-delà de la tendance négative globale mesurée depuis 1980, la diminution de l'avifaune commune européenne s'est ralentie au cours de la dernière décennie, avec des augmentations de population notables pour certaines espèces (par exemple, la Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), voir le matériel supplémentaire 6). Cette décélération globale du déclin englobe une diversité de dynamiques de populations parmi les différentes espèces et reflète les contrastes dans la façon dont les traits d'histoire de vie modulent les réponses des espèces (voir le syndrome des traits dans le matériel supplémentaire 7). Néanmoins, même une décélération du taux de déclin ne signifie pas que la diminution s'est arrêtée (voir le matériel supplémentaire 3).

La préférence d'habitat est un facteur clé pour interpréter l'état et la dynamique d'une espèce (DONALD et collab., 2001; HELDBJERG et collab., 2018; LE VIOL et collab., 2012). L'abondance des oiseaux des milieux agricoles a chuté beaucoup plus rapidement que pour les autres catégories d'oiseaux. En moyenne, les populations ont diminué de moitié pour de nombreuses espèces des milieux agricoles, et même davantage dans certains pays. Par exemple, les populations d'Alouette des champs (*Alauda arvensis*) ont diminué de deux tiers en Suède depuis 1975 et de moitié en Italie depuis 2000 (voir matériel supplémentaire 6). Bien que l'abondance des oiseaux des milieux forestiers ait été moins impactée, leurs populations ont diminué de près de 20%, et ce bien que la couverture forestière a augmenté. Il s'agit d'une diminution plus importante que celle rapportée précédemment pour ce groupe, probablement du fait que des travaux antérieurs aient utilisé des indicateurs multi-espèces dans lesquels les espèces sont pondérées de manière égale (GREGORY et collab., 2019, 2007). Certaines espèces ont été encore plus touchées, notamment le Pipit des arbres (*Anthus trivialis*) en Estonie et au Royaume-Uni et la mésange boréale (*Poecile montanus*) en Suède et aux Pays-Bas. Il est intéressant de noter que, malgré l'augmentation de l'urbanisation, qui aurait pu avoir un effet positif sur les espèces synanthropes, les populations de ces derniers ont globalement diminué, ce qui suggère l'impact prépondérant d'autres pressions ou une détérioration de la qualité des habitats urbains pour les espèces urbaines. Dans le même temps, ces

espèces synanthropes et celles des milieux chauds ont tout de même été relativement favorisées par rapport aux autres groupes puisqu'elles ont moins décliné que les espèces, respectivement, des milieux agricoles et des milieux froids. En effet, plusieurs espèces des synanthropes et des milieux chauds ont connu des augmentations substantielles, et dans l'ensemble, les populations d'espèces synanthropes et des milieux chauds ont même été stables voire en augmentation au cours de la dernière décennie. À l'inverse du schéma qui prévaut pour le reste de l'avifaune, les espèces généralistes pour l'habitat, et donc capables d'utiliser une large gamme d'habitats, ont connu une augmentation continue et accélérée au cours des deux dernières décennies (voir le matériel supplémentaire 3), ce qui explique en grande partie la décélération du déclin général de l'abondance. L'expansion des généralistes est d'ailleurs cohérente avec l'homogénéisation biotique des communautés d'oiseaux observée au cours des dernières décennies en Europe (LE VIOL et collab., 2012).

L'intensification de l'agriculture est le principal facteur expliquant le déclin global de l'avifaune. L'analyse des tendances et la distribution des coefficients S-map ont toutes deux mis en évidence l'effet global négatif de la couverture agricole à haut niveau d'intrants sur la dynamique des espèces, notamment en raison de l'utilisation accrue de pesticides et d'engrais. L'intensification agricole combine l'effet de ces derniers avec la destruction de l'habitat, suite au regroupement des terres agricoles et à la simplification du paysage (CHIRON et collab., 2014; JERRETRUP et collab., 2017; STANTON et collab., 2018). Le regroupement d'exploitations a généré des champs plus grands et la suppression de haies, tandis que les cultures spécialisées ont conduit à des rotations de cultures plus simples (RABBINGE et VAN DIEPEN, 2000; STEINMANN et DOBERS, 2013). L'augmentation de la taille des exploitations a été mise en relation avec une détérioration des qualités écologiques des terres agricoles, notamment pour les oiseaux (DENAC et KMECL, 2021; STOATE et collab., 2009, 2001). Dans le même temps, les pratiques de gestion à haut niveau d'intrants, comme l'utilisation de pesticides et d'engrais, ont eu un impact encore plus visible sur l'abondance des espèces que l'augmentation de la taille des exploitations (voir le matériel supplémentaire 7). La grande majorité des espèces d'oiseaux influencées par au moins un facteur a d'ailleurs été affectée par l'expansion des fermes à haut niveau d'intrants (c'est-à-dire par l'utilisation accrue de pesticides et d'engrais), avec des effets négatifs particulièrement importants pour les oiseaux dont le régime alimentaire est basé sur les invertébrés. Ces effets s'étendent donc bien au-delà des seules espèces des milieux agricoles, puisque ce ne sont pas seulement ces derniers qui sont touchés, mais aussi un grand nombre d'espèces ayant des habitats et des traits d'histoire de vie variés.

Alors que le fort déclin des oiseaux des milieux agricoles semble être principalement lié à l'intensification de l'agriculture (DONALD et collab., 2001, 2006; DOXA et collab., 2010; GAMERO

et collab., 2017), et en particulier à l'utilisation de pesticides en Europe et en Amérique du Nord (BOATMAN et collab., 2004; HALLMANN et collab., 2014), notre étude fournit des preuves supplémentaires, en utilisant une approche quasi-causale, de la relation négative entre l'intensification de l'agriculture et le déclin des populations (voir également Li et collab. (2020)). Cela peut s'expliquer car non seulement les pesticides ont des impacts délétères sur les insectes et autres invertébrés, mais les herbicides et les engrais détruisent les habitats et les ressources des insectes, entraînant un effet de cascade trophique sur les oiseaux (HALLMANN et collab., 2014; NAKANISHI et collab., 2018; YOSEF et DEYRUP, 1998). Les invertébrés représentent en effet une part importante du régime alimentaire de nombreux oiseaux, au moins à certains stades de développement (STORCHOVÁ et HOŘÁK, 2018). Par conséquent, ils sont particulièrement cruciaux pendant la période de reproduction et une réduction de la disponibilité de la nourriture (HALLMANN et collab., 2017, 2020; VAN KLINK et collab., 2020) est susceptible d'avoir un impact sur le succès de la reproduction en modifiant le comportement parental et la survie des oisillons (SERESS et collab., 2020; STANTON et collab., 2016). Plus précisément, les néonicotinoïdes, la classe de pesticides la plus utilisée au monde, introduite dans les années 1990 et notamment utilisée pour enrober les graines, sont également connus pour empoisonner directement les oiseaux qui les consomment (GIBBONS et collab., 2015; GOULSON, 2013). Malgré le mémorandum européen de 2013 sur l'enrobage des semences par les néonicotinoïdes, ils persistent dans les sols et sont toujours utilisés en pulvérisation foliaire (SCOTT et BILSBORROW, 2019; WINTERMANTEL et collab., 2020). Pourtant, la non-sélectivité de ces produits chimiques (SIMON-DELISO, 2015; WOOD et GOULSON, 2017) a été directement liée à un déclin du nombre et de la diversité des oiseaux insectivores et non-insectivores aux États-Unis (LI et collab., 2020). L'impact négatif global des pesticides sur les oiseaux est d'autant plus préoccupant qu'une grande majorité des terres agricoles sont déjà polluées ou exposées à un risque immédiat de pollution par les pesticides (TANG et collab., 2021).

Pourtant, certaines espèces, notamment les spécialistes de l'habitat, ont été influencées positivement par l'intensification agricole (Fig. 2.4b). Plusieurs facteurs peuvent expliquer cette influence, comme une diminution de la compétition et de la prédation, ou une dépendance aux surfaces cultivées ou aux prairies de grande taille (JELIAZKOV et collab., 2016). Par exemple, la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*), la Buse variable (*Buteo buteo*) ou le Pigeon colombin (*Columba oenas*) qui ont besoin de large zones ouvertes pour se nourrir, sont positivement affectées. La Cigogne blanche fait également partie des quelques espèces des milieux agricoles présentant une tendance positive (Fig. 2.3). En outre, la plus grande précision des données sur la couverture agricole à haut niveau d'intrants par rapport à la couverture forestière peut impliquer que des effets de la dynamique forestière concomitants ou consécutifs à l'intensification de l'agriculture puissent être aussi capturés. Par exemple, le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) ou le Loriot d'Europe (*Oriolus*

oriolus) peuvent avoir été positivement affectés par le reboisement en cours dans la plupart des pays, en partie en raison de la déprise agricole qui a augmenté en même temps que l'intensification agricole (NAINGGOLAN et collab., 2012). L'effet sur les espèces forestières n'est cependant pas univoque (Fig. 2.5), puisque d'autres espèces forestières ont par ailleurs été affectées négativement par l'intensification agricole, comme l'Épervier d'Europe (*Accipiter nisus*) ou la Tourterelle des bois (*Streptopelia turtur*).

Contrairement à l'augmentation des pressions anthropiques, la croissance du couvert forestier a profité à la plupart des espèces. Elle pourrait être considérée en première approximation comme un relâchement des pressions, si l'on considère la dynamique historique des forêts européennes (KAPLAN et collab., 2009). Cependant, la régénération des forêts est une question complexe car elle est la conséquence à la fois de la déprise agricole et de reboisement par de nouvelles plantations (MCGRATH et collab., 2015). Lorsque la régénération est due à la déprise, les nouveaux habitats forestiers correspondent également à une perte de milieux ouverts (SIRAMI et collab., 2008). Cela réduit la disponibilité en habitats pour les espèces qui dépendent de ces milieux ouverts et qui sont déjà profondément affectées par d'autres pressions, notamment l'intensification de l'agriculture. Cette observation peut notamment expliquer l'influence négative de la dynamique forestière sur les espèces granivores, par rapport à son effet positif sur les espèces forestières. En outre, le déclin de la diversité et de l'abondance des arthropodes a été moins prononcé dans les forêts que dans les zones agricoles (SEIBOLD et collab., 2019). Cela pourrait expliquer l'influence positive du couvert forestier sur les oiseaux dont le régime alimentaire est basé sur les invertébrés, car une augmentation du couvert forestier pourrait entraîner une stabilisation, voire une augmentation de l'abondance des insectes (KNUFF et collab., 2020). Dans le second cas, où la régénération de la forêt provient d'un reboisement planifié, outre la perte de zones ouvertes, la diversité des techniques de gestion des forêts peut induire une grande variété de réponses au niveau des espèces (PENONE et collab., 2019). Par exemple, une augmentation globale du couvert forestier peut cacher un déclin des forêts anciennes (HENTTONEN et collab., 2019; SVENSSON et collab., 2019) qui sont pourtant essentielles à de nombreuses espèces sylvestres (BÜTLER et collab., 2004; VIRKKALA et collab., 2020). L'influence de la couverture forestière est d'ailleurs d'autant plus contrastée que les forêts gérées ont souvent remplacé des forêts non gérées auparavant, où les dynamiques de biodiversité étaient très différentes (PAILLET et collab., 2010). Dans l'ensemble, les conséquences complexes de ces deux aspects de la régénération des forêts, la déprise agricole et les plantations, pourraient expliquer les différences dans l'influence de cette régénération sur des espèces en fonction de leurs traits spécifiques.

Comme pour l'agriculture à haut niveau d'intrants, un effet négatif a pu être identifié pour l'urbanisation dans l'analyse des tendances et la distribution des coefficients S-map. L'impact de l'ur-

banisation sur l'ensemble des espèces est négatif tandis que la tendance de l'urbanisation n'est, elle, pas significativement reliée à la tendance des espèces et, en moyenne, la distribution du coefficient S-map est négative et bimodale. L'absence d'impact de la tendance de l'urbanisation peut être due à une compensation entre les avantages que retirent certaines espèces qui connaissent des augmentations substantielles (par exemple le Rougequeue noir (*Phoenicurus ochruros*) ou la Tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*)), et les effets délétères sur d'autres espèces. Mais globalement, l'effet de l'urbanisation sur la dynamique des espèces reste plus souvent négatif, ce qui est confirmé par la distribution des coefficients S-map. Les zones urbaines semblent agir comme un filtre d'habitat pour certaines espèces, caractérisées par un comportement social, des aires d'alimentation au sol et une nidification hors sol (EVANS et collab., 2011; GUETTÉ et collab., 2017). De nombreux facteurs, entre autres les pollutions, les perturbations humaines, un manque de disponibilité pour certains types de nourriture et un milieu de compétition modifié, rendent cet environnement hostile à de nombreuses espèces (ANDERIES et collab., 2007; SERESS et collab., 2020), ce qui pourraient notamment expliquer l'effet négatif observé sur les espèces granivores et certaines espèces insectivores.

Au-delà de l'impact des zones déjà artificialisées, l'étalement urbain, associé à la destruction de certains habitats, devrait amplifier les impacts délétères sur les espèces non urbaines (ARONSON et collab., 2014; CONCEPCIÓN et collab., 2016), tout en offrant un nouvel habitat aux espèces synanthropes (MARZLUFF, 2008). Par conséquent, le lien positif entre l'urbanisation et les espèces des milieux agricoles, et le lien négatif avec les espèces synanthropes sont a priori inattendus. Cependant, l'effet positif de l'urbanisation sur les espèces des milieux agricoles peut être dû à l'incorporation des zones urbaines et suburbaines dans l'estimation du pourcentage d'urbanisation, bien que l'effet de ces deux différents types de zones artificialisées sur la richesse et l'abondance des espèces puisse être opposé (BATÁRY et collab., 2018). En distinguant le tissu urbain (continu et discontinu) des autres zones artificielles, seul le premier semble être relié aux espèces des milieux agricoles (voir le matériel supplémentaire 7). Une explication possible réside dans le fait que les zones urbanisées peuvent devenir un refuge pour certaines espèces des milieux agricoles confrontées à l'intensification de l'agriculture (ŠÍMOVÁ et collab., 2015). En outre, la relation négative entre les espèces qui se reproduisent au moins partiellement dans les zones urbaines et l'urbanisation peut être due à la diversité des réponses des espèces face aux différents types d'urbanisation. Par exemple, le Moineau domestique (*Passer domesticus*), qui fait partie des espèces synanthropes influencées négativement par l'urbanisation, a connu récemment un déclin substantiel de ses populations urbaines (DE LAET et SUMMERS-SMITH, 2007), lié au manque croissant de sites de nidification et de disponibilité en nourriture pour les oisillons et les adultes (SERESS et collab., 2012; SINGH et collab., 2013). Or, les différents types de tissu urbain peuvent avoir un impact différent

sur la disponibilité de la nourriture et des nids, ainsi que sur la prédation (JOKIMÄKI et collab., 2016). La modernisation et la rénovation de certaines zones urbanisées pourrait également diminuer la qualité de l'habitat et la disponibilité en site de nidification pour les espèces nichant dans les bâtiments (ROSIN et collab., 2020) et les routes, qui sont incluses dans l'urbanisation, peuvent avoir un impact contrasté sur les populations d'oiseaux en fonction de leur taille (COOKE et collab., 2020), ces deux derniers points pouvant diluer voire inverser l'effet attendu de l'urbanisation sur les espèces synanthropes.

Le changement de température n'a pas eu d'influence positive ou négative claire sur les tendances des espèces, tandis que la distribution du coefficient S-map a montré un effet principalement positif, mais surtout bimodal. Symptôme du changement climatique, le changement de température, tant au printemps qu'en dehors de la saison de reproduction, est connu pour avoir un impact plus marqué sur les espèces d'oiseaux que le changement de précipitation (PEARCE-HIGGINS et collab., 2015) avec un effet globalement positif aux latitudes européennes (PEARCE-HIGGINS et collab., 2014; PRINCÉ et ZUCKERBERG, 2015). Dans notre étude, le changement de température a principalement impacté les espèces en fonction de leur préférence thermique, ce qui est en accord avec la divergence entre les dynamiques des espèces des milieux chauds et de celles des milieux froids observée ici et rapporté dans des études précédentes (STEPHENS et collab., 2016). Cet effet contrasté peut expliquer l'absence d'effet global clair dans l'analyse des tendances ainsi que la bimodalité dans la distribution du coefficient S-map. En outre, l'extension de l'aire de répartition pour les espèces du sud et la contraction pour les espèces du nord devraient entraîner des réponses différentes au niveau de l'avifaune européenne (KELLER et collab., 2020; TAYLEUR et collab., 2016; VIRKKALA et LEHIKONEN, 2014). Cependant, ces processus sont atténués notamment par la capacité des espèces à suivre le changement de température (BROMMER et MØLLER, 2010). En effet, la dette climatique, c'est-à-dire le décalage vers le nord entre les espèces et le climat, est marquée dans les communautés d'oiseaux européens (DEVICTOR et collab., 2012), et ses effets sont amplifiés par le décalage entre celle observée pour l'avifaune et la réponse au changement de température des autres espèces avec lesquelles les oiseaux interagissent directement (PEARCE-HIGGINS et collab., 2014). L'impact du changement de température est particulièrement impactant pour les espèces migratrices qui sont influencées par la modification des habitats et le changement climatique avec une intensité et un signe qui dépendent en partie de leur distance de migration. En accord avec les résultats précédents (HOWARD et collab., 2020), nous avons trouvé que les migrants à longue distance ont été plus fortement et négativement affectés par l'accroissement des températures que les migrants à courte distance et les résidents. En outre, l'effet négatif sur les oiseaux des milieux agricoles est conforme aux résultats précédents (EGLINGTON et PEARCE-HIGGINS, 2012) ainsi qu'au lien positif entre la température et la spécialisation qui avait

été signalé dans le sud de la France (GAÜZÈRE et collab., 2020) avec la perte de généralistes des milieux froids et un gain de spécialistes des milieux chauds.

Notre approche demeure soumise à certaines limites. D'une part, l'intégration de la non-linéarité des dynamiques de populations dans chaque pays n'a pas pu être entièrement exploitée car le compromis entre couvertures spatiale et temporelle résulte en une faible proportion de trajectoires non-linéaires (voir le matériel supplémentaire 4). D'autre part, si l'échelle spatiale est continentale, la résolution spatiale reste faible puisque les populations d'oiseaux et les valeurs des facteurs anthropiques sont estimées à l'échelle des pays. Cette faible résolution spatiale est partiellement comblée par l'utilisation de la variation temporelle à long terme et avec une résolution annuelle des populations d'oiseaux et des facteurs à l'échelle des pays. Cependant, en l'absence de données avec une résolution temporelle plus fine pour certains facteurs, en particulier pour l'urbanisation et la couverture forestière, l'étendue réelle de leur influence sur les espèces restera difficile à détecter. De surcroît, toujours en ce qui concerne l'urbanisation et la couverture forestière, leurs relations avec les traits des espèces doivent être interprétées avec précaution. Seules quelques espèces ont pu être détectées comme étant affectées par l'une de ces deux pressions, or les espèces ont de multiples traits qui sont susceptibles d'être affectés de manières différentes par ces pressions, ce qui rend l'identification du lien entre pressions et traits plus difficile. Néanmoins, ce chapitre a permis d'identifier l'impact relatif des facteurs et des pressions anthropiques sur les espèces d'oiseaux communs en Europe, en utilisant les deux approches complémentaires et a permis d'établir les traits spécifiques sur lesquels ces pressions agissent. Compte tenu de l'impact négatif écrasant à la fois de l'intensification agricole et de l'homogénéisation introduite par les changements de température et le changement d'affectation des terres, nos résultats confirment que le sort des populations d'oiseaux communs européens dépend de la mise en œuvre rapide de changements transformateurs (IPBES, 2019) dans les sociétés européennes, et en particulier pour ce qui concerne la réforme agricole.

Références

- ANDERIES, J. M., M. KATTI et E. SHOCHAT. 2007, «Living in the city : Resource availability, predation, and bird population dynamics in urban areas», *Journal of theoretical biology*, vol. 247, n° 1, p. 36–49. [81](#)
- ARAÚJO, M. B., D. NOGUÉS-BRAVO, I. REGINSTER, M. ROUNSEVELL et R. J. WHITTAKER. 2008, «Exposure of European biodiversity to changes in human-induced pressures», *Environmental Science & Policy*, vol. 11, n° 1, p. 38–45. [62](#)
- ARONSON, M. F. J., F. A. LA SORTE, C. H. NILON, M. KATTI, M. A. GODDARD, C. A. LEPCZYK, P. S. WARREN, N. S. G. WILLIAMS, S. CILLIERS, B. CLARKSON, C. DOBBS, R. DOLAN, M. HEDBLUM, S. KLOTZ, J. L. KOIJMANS, I. KÜHN, I. MACGREGOR-FORS, M. MCDONNELL, U. MÖRTBERG, P. PYŠEK, S. SIEBERT, J. SUSHINSKY, P. WERNER et M. WINTER. 2014, «A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers», *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 281, n° 1780, doi :10.1098/rspb.2013.3330, p. 20133330. [81](#)
- BATÁRY, P., K. KURUCZ, M. SUAREZ-RUBIO et D. E. CHAMBERLAIN. 2018, «Non-linearities in bird responses across urbanization gradients : A meta-analysis», *Global Change Biology*, vol. 24, n° 3, p. 1046–1054. [81](#)
- BELLARD, C., C. BERTELSMEIER, P. LEADLEY, W. THUILLER et F. COURCHAMP. 2012, «Impacts of climate change on the future of biodiversity», *Ecology letters*, vol. 15, n° 4, p. 365–377. [62](#)

- BERTRAND, F., J. MAGNANENSI, N. MEYER et M. MAUMY-BERTRAND. 2014, «plsRglm : Algorithmic insights and applications», *Edited : June*. 69
- BERTRAND, F. et M. MAUMY-BERTRAND. 2018, «plsRglm : Partial least squares linear and generalized linear regression for processing incomplete datasets by cross-validation and bootstrap techniques with R», *arXiv preprint arXiv:1810.01005*. 69
- BERTRAND, R., G. RIOFRIO-DILLON, J. LENOIR, J. DRAPIER, P. DE RUFFRAY, J.-C. GÉGOUT et M. LOREAU. 2016, «Ecological constraints increase the climatic debt in forests», *Nature communications*, vol. 7, n° 1, p. 1–10. 69
- BETTS, M. G., J. GUTIÉRREZ ILLÁN, Z. YANG, S. M. SHIRLEY et C. D. THOMAS. 2019, «Synergistic effects of climate and land-cover change on long-term bird population trends of the western USA : A test of modeled predictions», *Frontiers in Ecology and Evolution*, vol. 7, p. 186. 62
- BOATMAN, N. D., N. W. BRICKLE, J. D. HART, T. P. MILSOM, A. J. MORRIS, A. W. MURRAY, K. A. MURRAY et P. A. ROBERTSON. 2004, «Evidence for the indirect effects of pesticides on farmland birds», *Ibis*, vol. 146, p. 131–143. 79
- BOGAART, P., M. VAN DER LOO et J. PANNEKOEK. 2018, «Rtrim : Trends and Indices for Monitoring Data», *R package version*, vol. 2, n° 6. 67
- BRLÍK, V., E. ŠILAROVÁ, J. ŠKORPILOVÁ, H. ALONSO, M. ANTON, A. AUNINS, Z. BENKŐ, G. BIVER, M. BUSCH, T. CHODKIEWICZ, P. CHYLARECKI, D. COOMBES, E. DE CARLI, J. C. DEL MORAL, A. DEROUAUX, V. ESCANDELL, D. P. ESKILDSEN, B. FONTAINE, R. P. B. FOPPEN, A. GAMERO, R. D. GREGORY, S. HARRIS, S. HERRANDO, I. HRISTOV, M. HUSBY, C. IERONYMIDOU, F. JIQUET, J. A. KÁLÁS, J. KAMP, P. KMECL, P. KURLAVIČIUS, A. LEHIKONEN, L. LEWIS, Å. LINDSTRÖM, A. MANOLOPOULOS, D. MARTÍ, D. MASSIMINO, C. MOSHØJ, R. NELLIS, D. NOBLE, A. PAQUET, J.-Y. PAQUET, D. PORTOULOU, I. RAMÍREZ, C. REDEL, J. REIF, J. RIDZOŇ, H. SCHMID, B. SEAMAN, L. SILVA, L. SOLDAAT, S. SPASOV, A. STANEVA, T. SZÉP, G. T. FLORENZANO, N. TEUFELBAUER, S. TRAUTMANN, T. VAN DER MEIJ, A. VAN STRIEN, C. VAN TURNHOUT, G. VERMEERSCH, Z. VERMOUZEK, T. VIKSTRÖM, P. VOŘÍŠEK, A. WEISERBS et A. KLVANOVÁ. 2021, «Long-term and large-scale multispecies dataset tracking population changes of common European breeding birds», *Scientific Data*, vol. 8, n° 1, doi :10.1038/s41597-021-00804-2, p. 21, ISSN 2052-4463. 67
- BROMMER, J. E. et A. P. MØLLER. 2010, «Range margins, climate change, and ecology», *Effects of climate change on birds*, p. 275–294. 82
- BROOK, B. W., N. S. SODHI et C. J. BRADSHAW. 2008, «Synergies among extinction drivers under global change», *Trends in ecology & evolution*, vol. 23, n° 8, p. 453–460. 62
- BUSCH, M., J. KATZENBERGER, S. TRAUTMANN, B. GERLACH, R. DROESCHMEISTER et C. SUDFELDT. 2020, «Drivers of population change in common farmland birds in Germany», *Bird Conservation International*, vol. 30, n° 3, p. 335–354. 63
- BÜTLER, R., P. ANGELSTAM, P. EKELUND et R. SCHLAEPFER. 2004, «Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forests», *Biological Conservation*, vol. 119, n° 3, p. 305–318. 80
- CALLAGHAN, C. T., S. NAKAGAWA et W. K. CORNWELL. 2021, «Global abundance estimates for 9,700 bird species», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 118, n° 21, doi:10.1073/pnas.2023170118, ISSN 0027-8424, 1091-6490. 63
- CARRASCAL, L. M., I. GALVÁN et O. GORDO. 2009, «Partial least squares regression as an alternative to current regression methods used in ecology», *Oikos*, vol. 118, n° 5, p. 681–690. 69
- CEBALLOS, G., P. R. EHRlich et R. DIRZO. 2017, «Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines», *Proceedings of the national academy of sciences*, vol. 114, n° 30, p. E6089–E6096. 62
- CHIRON, F., R. CHARGÉ, R. JULLIARD, F. JIGUET et A. MURATET. 2014, «Pesticide doses, landscape structure and their relative effects on farmland birds», *Agriculture, ecosystems & environment*, vol. 185, p. 153–160. 78
- CLARK, A. T., H. YE, F. ISBELL, E. R. DEYLE, J. COWLES, G. D. TILMAN et G. SUGIHARA. 2015, «Spatial convergent cross mapping to detect causal relationships from short time series», *Ecology*, vol. 96, n° 5, p. 1174–1181. 63, 70
- CLAVEL, J., R. JULLIARD et V. DEVICTOR. 2011, «Worldwide decline of specialist species : Toward a global functional homogenization?», *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 9, n° 4, p. 222–228. 63
- CLEMENT, M. J., J. D. NICHOLS, J. A. COLLAZO, A. J. TERANDO, J. E. HINES et S. G. WILLIAMS. 2019, «Partitioning global change : Assessing the relative importance of changes in climate and land cover for changes in avian distribution», *Ecology and Evolution*, vol. 9, n° 4, p. 1985–2003. 63
- CONCEPCIÓN, E. D., M. K. OBRIST, M. MORETTI, F. ALTERMATT, B. BAUR et M. P. NOBIS. 2016, «Impacts of urban sprawl on species richness of plants, butterflies, gastropods and birds : Not only built-up area matters», *Urban Ecosystems*, vol. 19, n° 1, p. 225–242. 81
- COOKE, S. C., A. BALMFORD, A. JOHNSTON, S. E. NEWSON et P. F. DONALD. 2020, «Variation in abundances of common bird species associated with roads», *Journal of Applied Ecology*. 82

- CORNES, R. C., G. VAN DER SCHRIER, E. J. VAN DEN BESSELAAR et P. D. JONES. 2018, «An ensemble version of the E-OBS temperature and precipitation data sets», *Journal of Geophysical Research : Atmospheres*, vol. 123, n° 17, p. 9391–9409. [66](#)
- DE LAET, J. et J. D. SUMMERS-SMITH. 2007, «The status of the urban house sparrow *Passer domesticus* in north-western Europe : A review», *Journal of Ornithology*, vol. 148, n° 2, p. 275–278. [81](#), [91](#)
- DENAC, K. et P. KMECL. 2021, «Land consolidation negatively affects farmland bird diversity and conservation value», *Journal for Nature Conservation*, vol. 59, p. 125-934. [78](#)
- DEVICTOR, V., R. JULLIARD, D. COUVET et F. JIGUET. 2008, «Birds are tracking climate warming, but not fast enough», *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 275, n° 1652, p. 2743–2748. [63](#)
- DEVICTOR, V., C. VAN SWAAY, T. BRERETON, L. BROTONS, D. CHAMBERLAIN, J. HELIÖLÄ, S. HERRANDO, R. JULLIARD, M. KUUSAAARI et \. LINDSTRÖM. 2012, «Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale», *Nature climate change*, vol. 2, n° 2, p. 121. [68](#), [82](#)
- DEYLE, E. R., R. M. MAY, S. B. MUNCH et G. SUGIHARA. 2016, «Tracking and forecasting ecosystem interactions in real time», *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 283, n° 1822, p. 20152-258. [70](#)
- DONALD, P. F., R. E. GREEN et M. F. HEATH. 2001, «Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations», *Proceedings of the Royal Society of London. Series B : Biological Sciences*, vol. 268, n° 1462, p. 25–29. [63](#), [77](#), [78](#)
- DONALD, P. F., F. J. SANDERSON, I. J. BURFIELD et F. P. VAN BOMMEL. 2006, «Further evidence of continent-wide impacts of agricultural intensification on European farmland birds, 1990–2000», *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 116, n° 3-4, p. 189–196. [78](#)
- DOXA, A., Y. BAS, M. L. PARACCHINI, P. POINTEREAU, J.-M. TERRES et F. JIGUET. 2010, «Low-intensity agriculture increases farmland bird abundances in France», *Journal of Applied Ecology*, vol. 47, n° 6, p. 1348–1356. [78](#)
- EEA. 2019, «Corine Land Cover Accounting Layers, available at <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/corine-land-cover-accounting-layers>.», . [66](#)
- EEA. 2020, «Country agricultural data, European Environment Agency, available at <https://ec.europa.eu/eurostat/fr/data/database> and see metadata for detail at https://ec.europa.eu/eurostat/cache/metadata/en/aei_ps_inp_esms.htm.», . [66](#)
- EFRON, B. et R. J. TIBSHIRANI. 1994, *An Introduction to the Bootstrap*, CRC press. [69](#), [76](#)
- EGLINGTON, S. M. et J. W. PEARCE-HIGGINS. 2012, «Disentangling the Relative Importance of Changes in Climate and Land-Use Intensity in Driving Recent Bird Population Trends», *PLOS ONE*, vol. 7, n° 3, doi :10.1371/journal.pone.0030407, p. e30407, ISSN 1932-6203. [82](#)
- ELLIS, E. C., K. KLEIN GOLDEWIJK, S. SIEBERT, D. LIGHTMAN et N. RAMANKUTTY. 2010, «Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000», *Global ecology and biogeography*, vol. 19, n° 5, p. 589–606. [62](#)
- EVANS, A. L., N. J. SINGH, A. FRIEBE, J. M. ARNEMO, T. G. LASKE, O. FRÖBERT, J. E. SWENSON et S. BLANC. 2016, «Drivers of hibernation in the brown bear», *Frontiers in Zoology*, vol. 13, n° 1, doi :10.1186/s12983-016-0140-6, p. 7, ISSN 1742-9994. [64](#)
- EVANS, K. L., D. E. CHAMBERLAIN, B. J. HATCHWELL, R. D. GREGORY et K. J. GASTON. 2011, «What makes an urban bird?», *Global Change Biology*, vol. 17, n° 1, p. 32–44. [81](#)
- FAO. 2015, «Forest resources Assessment, available at <http://www.fao.org/3/ap862e/ap862e00.pdf>.», . [66](#)
- FOX, A. D. 2004, «Has Danish agriculture maintained farmland bird populations?», *Journal of Applied Ecology*, vol. 41, n° 3, p. 427–439. [63](#)
- GAMERO, A., L. BROTONS, A. BRUNNER, R. FOPPEN, L. FORNASARI, R. D. GREGORY, S. HERRANDO, D. HOŘÁK, F. JIGUET, P. KMECL, A. LEHIKONEN, Å. LINDSTRÖM, J.-Y. PAQUET, J. REIF, P. M. SIRKIÄ, J. ŠKORPILOVÁ, A. VAN STRIEN, T. SZÉP, T. TELENSKÝ, N. TEUFELBAUER, S. TRAUTMANN, C. A. M. VAN TURNHOUT, Z. VERMOUZEK, T. VIKSTRØM et P. VOŘÍŠEK. 2017, «Tracking Progress Toward EU Biodiversity Strategy Targets : EU Policy Effects in Preserving its Common Farmland Birds», *Conservation Letters*, vol. 10, n° 4, doi :10.1111/conl.12292, p. 395–402, ISSN 1755-263X. [78](#)
- GAUZÈRE, P., L. BARBARO, F. CALATAYUD, K. PRINCÉ, V. DEVICTOR, L. RAISON, C. SIRAMI et G. BALENT. 2020, «Long-term effects of combined land-use and climate changes on local bird communities in mosaic agricultural landscapes», *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 289, p. 106-722. [63](#), [83](#)
- GIBBONS, D., C. MORRISSEY et P. MINEAU. 2015, «A review of the direct and indirect effects of neonicotinoids and fipronil on vertebrate wildlife», *Environmental Science and Pollution Research*, vol. 22, n° 1, p. 103–118. [79](#)
- GOULSON, D. 2013, «An overview of the environmental risks posed by neonicotinoid insecticides», *Journal of Applied Ecology*, vol. 50, n° 4, p. 977–987. [79](#)

- GREGORY, R. D., D. NOBLE, R. FIELD, J. MARCHANT, M. RAVEN et D. W. GIBBONS. 2003, «Using birds as indicators of biodiversity», *Ornis hungarica*, vol. 12, n° 13, p. 11–24. [63](#)
- GREGORY, R. D., J. SKORPILOVA, P. VORISEK et S. BUTLER. 2019, «An analysis of trends, uncertainty and species selection shows contrasting trends of widespread forest and farmland birds in Europe», *Ecological Indicators*, vol. 103, p. 676–687. [63](#), [77](#)
- GREGORY, R. D., A. VAN STRIEN, P. VORISEK, A. W. GMELIG MEYLING, D. G. NOBLE, R. P. FOPPEN et D. W. GIBBONS. 2005, «Developing indicators for European birds», *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 360, n° 1454, p. 269–288. [63](#)
- GREGORY, R. D., P. VORISEK, A. VAN STRIEN, A. W. GMELIG MEYLING, F. JIGUET, L. FORNASARI, J. REIF, P. CHYLARECKI et I. J. BURFIELD. 2007, «Population trends of widespread woodland birds in Europe», *Ibis*, vol. 149, p. 78–97. [63](#), [77](#)
- GUETTÉ, A., P. GAÜZÈRE, V. DEVICTOR, F. JIGUET et L. GODET. 2017, «Measuring the synanthropy of species and communities to monitor the effects of urbanization on biodiversity», *Ecological Indicators*, vol. 79, p. 139–154. [81](#)
- HABEL, J. C., M. J. SAMWAYS et T. SCHMITT. 2019, «Mitigating the precipitous decline of terrestrial European insects : Requirements for a new strategy», *Biodiversity and Conservation*, vol. 28, n° 6, p. 1343–1360. [62](#)
- HALLMANN, C. A., R. P. FOPPEN, C. A. VAN TURNHOUT, H. DE KROON et E. JONGEJANS. 2014, «Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations», *Nature*, vol. 511, n° 7509, p. 341–343. [79](#)
- HALLMANN, C. A., M. SORG, E. JONGEJANS, H. SIEPEL, N. HOFLAND, H. SCHWAN, W. STENMANS, A. MÜLLER, H. SUMSER et T. HÖRREN. 2017, «More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas», *PloS one*, vol. 12, n° 10, p. e0185809. [79](#)
- HALLMANN, C. A., T. ZEEGERS, R. VAN KLINK, R. VERMEULEN, P. VAN WIELINK, H. SPIJKERS, J. VAN DEIJK, W. VAN STEENIS et E. JONGEJANS. 2020, «Declining abundance of beetles, moths and caddisflies in the Netherlands», *Insect Conservation and Diversity*, vol. 13, n° 2, p. 127–139. [79](#)
- HANSEN, M. C., P. V. POTAPOV, R. MOORE, M. HANCHER, S. A. TURUBANOVA, A. TYUKAVINA, D. THAU, S. V. STEHMAN, S. J. GOETZ et T. R. LOVELAND. 2013, «High-resolution global maps of 21st-century forest cover change», *science*, vol. 342, n° 6160, p. 850–853. [62](#)
- HELDJERG, H., P. SUNDE et A. D. FOX. 2018, «Continuous population declines for specialist farmland birds 1987-2014 in Denmark indicates no halt in biodiversity loss in agricultural habitats», *Bird Conservation International*, vol. 28, n° 2, p. 278–292. [63](#), [77](#)
- HENTTONEN, H. M., P. NÖJD, S. SUVANTO, J. HEIKKINEN et H. MÄKINEN. 2019, «Large trees have increased greatly in Finland during 1921–2013, but recent observations on old trees tell a different story», *Ecological Indicators*, vol. 99, doi :10.1016/j.ecolind.2018.12.015, p. 118–129, ISSN 1470-160X. [80](#)
- HOWARD, C., P. A. STEPHENS, J. W. PEARCE-HIGGINS, R. D. GREGORY, S. H. M. BUTCHART et S. G. WILLIS. 2020, «Disentangling the relative roles of climate and land cover change in driving the long-term population trends of European migratory birds», *Diversity and Distributions*, vol. n/a, n° n/a, doi :10.1111/ddi.13144, ISSN 1472-4642. [63](#), [82](#)
- HOWARD, C., P. A. STEPHENS, J. W. PEARCE-HIGGINS, R. D. GREGORY et S. G. WILLIS. 2015, «The drivers of avian abundance : Patterns in the relative importance of climate and land use», *Global Ecology and Biogeography*, vol. 24, n° 11, p. 1249–1260. [63](#)
- HUTCHINGS, J. A. et J. D. REYNOLDS. 2004, «Marine fish population collapses : Consequences for recovery and extinction risk», *BioScience*, vol. 54, n° 4, p. 297–309. [62](#)
- INGER, R., R. GREGORY, J. P. DUFFY, I. STOTT, P. VOŘÍŠEK et K. J. GASTON. 2015, «Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising», *Ecology letters*, vol. 18, n° 1, p. 28–36. [63](#), [67](#), [77](#), [91](#)
- IPBES. 2019, «Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services», cahier de recherche, E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, & H. T. Ngo (Eds.). IPBES Secretariat : Bonn, Germany. [83](#)
- JELIAZKOV, A., A. MIMET, R. CHARGÉ, F. JIGUET, V. DEVICTOR et F. CHIRON. 2016, «Impacts of agricultural intensification on bird communities : New insights from a multi-level and multi-facet approach of biodiversity», *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 216, p. 9–22. [79](#)
- JENKINS, C. N., S. L. PIMM et L. N. JOPPA. 2013, «Global patterns of terrestrial vertebrate diversity and conservation», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 110, n° 28, p. E2602–E2610. [63](#)
- JERRENTROP, J. S., J. DAUBER, M. W. STROHBACH, S. MECKE, A. MITSCHKE, J. LUDWIG et S. KLIMEK. 2017, «Impact of recent changes in agricultural land use on farmland bird trends», *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 239, doi :10.1016/j.agee.2017.01.041, p. 334–341, ISSN 0167-8809. [78](#)
- JIGUET, F., V. DEVICTOR, R. OTTVALL, C. VAN TURNHOUT, H. VAN DER JEUGD et V. LINDSTRÖM. 2010, «Bird population trends are linearly affected by climate change along species thermal ranges», *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences*, vol. 277, n° 1700, p. 3601–3608. [62](#), [63](#)

- JIGUET, F., R. JULLIARD, C. D. THOMAS, O. DEHORTER, S. E. NEWSON et D. COUVET. 2006, «Thermal range predicts bird population resilience to extreme high temperatures», *Ecology letters*, vol. 9, n° 12, p. 1321–1330. [68](#)
- JOHNSTON, R. F. 2001, «Synanthropic birds of north America», dans *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*, Springer, p. 49–67. [63](#)
- JOKIMÄKI, J., J. SUHONEN, M.-L. JOKIMÄKI-KAISANLAHTI et P. CARBÓ-RAMÍREZ. 2016, «Effects of urbanization on breeding birds in European towns : Impacts of species traits», *Urban Ecosystems*, vol. 19, n° 4, doi :10.1007/s11252-014-0423-7, p. 1565–1577, ISSN 1573-1642. [82](#)
- JØRGENSEN, P. S., K. BÖHNING-GAESE, K. THORUP, A. P. TØTTRUP, P. CHYLARECKI, F. JIGUET, A. LEHIKONEN, D. G. NOBLE, J. REIF et H. SCHMID. 2016, «Continent-scale global change attribution in European birds-combining annual and decadal time scales», *Global Change Biology*, vol. 22, n° 2, p. 530–543. [63](#)
- JOSEFSSON, J., M. HIRON, D. ARLT, A. G. AUFFRET, \. BERG, M. CHEVALIER, A. GLIMSKÄR, G. HARTMAN, I. KAČERGYTÉ et J. KLEIN. 2020, «Improving scientific rigour in conservation evaluations and a plea deal for transparency on potential biases», *Conservation Letters*, vol. 13, n° 5, p. e12726. [64](#)
- KAMP, J., C. FRANK, S. TRAUTMANN, M. BUSCH, R. DRÖSCHMEISTER, M. FLADE, B. GERLACH, J. KARTHÄUSER, F. KUNZ et A. MITSCHKE. 2021, «Population trends of common breeding birds in Germany 1990–2018», *Journal of Ornithology*, vol. 162, n° 1, p. 1–15. [63](#)
- KAPLAN, J. O., K. M. KRUMHARDT et N. ZIMMERMANN. 2009, «The prehistoric and preindustrial deforestation of Europe», *Quaternary Science Reviews*, vol. 28, n° 27-28, p. 3016–3034. [80](#)
- KELLER, V., S. HERRANDO, P. VOŘÍŠEK, M. FRANCH, M. KIPSON, P. MILANESI, D. MARTÍ, M. ANTON, A. KLVANOVÁ et M. V. KALYAKIN. 2020, *European Breeding Bird Atlas 2 : Distribution, Abundance and Change*. [82](#)
- KNUFF, A. K., M. STAAB, J. FREY, C. F. DORMANN, T. ASBECK et A.-M. KLEIN. 2020, «Insect abundance in managed forests benefits from multi-layered vegetation», *Basic and Applied Ecology*, vol. 48, doi :10.1016/j.baae.2020.09.002, p. 124–135, ISSN 1439-1791. [80](#)
- LE VIOL, I., F. JIGUET, L. BROTONS, S. HERRANDO, \. LINDSTRÖM, J. W. PEARCE-HIGGINS, J. REIF, C. VAN TURNHOUT et V. DEVICTOR. 2012, «More and more generalists : Two decades of changes in the European avifauna», *Biology letters*, vol. 8, n° 5, p. 780–782. [68](#), [77](#), [78](#)
- LEHIKONEN, A., \. LINDSTRÖM, A. SANTANGELI, P. M. SIRKIÄ, L. BROTONS, V. DEVICTOR, J. ELTS, R. P. FOPPEN, H. HELDBJERG et S. HERRANDO. 2021, «Wintering bird communities are tracking climate change faster than breeding communities», *Journal of Animal Ecology*, vol. 90, n° 5, p. 1085–1095. [67](#)
- LI, Y., R. MIAO et M. KHANNA. 2020, «Neonicotinoids and decline in bird biodiversity in the United States», *Nature Sustainability*, p. 1–9. [63](#), [79](#)
- LOH, J., R. E. GREEN, T. RICKETTS, J. LAMOREUX, M. JENKINS, V. KAPOS et J. RANDERS. 2005, «The Living Planet Index : Using species population time series to track trends in biodiversity», *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*. [62](#)
- MARZLUFF, J. M. 2008, «Island biogeography for an urbanizing world how extinction and colonization may determine biological diversity in human-dominated landscapes», dans *Urban Ecology*, Springer, p. 355–371. [63](#), [81](#)
- MASON, L. R., R. E. GREEN, C. HOWARD, P. A. STEPHENS, S. G. WILLIS, A. AUNINS, L. BROTONS, T. CHODKIEWICZ, P. CHYLARECKI, V. ESCANDELL, R. P. B. FOPPEN, S. HERRANDO, M. HUSBY, F. JIGUET, J. A. KÁLÁS, Å. LINDSTRÖM, D. MASSIMINO, C. MOSHØJ, R. NELLIS, J.-Y. PAQUET, J. REIF, P. M. SIRKIÄ, T. SZÉP, G. T. FLORENZANO, N. TEUFELBAUER, S. TRAUTMANN, A. VAN STRIEN, C. A. M. VAN TURNHOUT, P. VOŘÍŠEK et R. D. GREGORY. 2019, «Population responses of bird populations to climate change on two continents vary with species' ecological traits but not with direction of change in climate suitability», *Climatic Change*, vol. 157, n° 3, doi :10.1007/s10584-019-02549-9, p. 337–354, ISSN 1573-1480. [62](#)
- MATHER, A. 2001, «The transition from deforestation to reforestation in Europe», *Agricultural technologies and tropical deforestation*, p. 35–52. [62](#)
- MCGRATH, M. J., S. LUYSSAERT, P. MEYFROIDT, J. O. KAPLAN, M. BURGI, Y. CHEN, K. ERB, U. GIMMI, D. MCINERNEY et K. NAUDTS. 2015, «Reconstructing European forest management from 1600 to 2010», *Biogeosciences*, vol. 12, n° 14, p. 4291–4316. [80](#)
- MURPHY, M. T. 2003, «Avian population trends within the evolving agricultural landscape of eastern and central United States», *The Auk*, vol. 120, n° 1, p. 20–34. [63](#)
- NAINGGOLAN, D., J. DE VENTE, C. BOIX-FAYOS, M. TERMANSEN, K. HUBACEK et M. S. REED. 2012, «Afforestation, agricultural abandonment and intensification : Competing trajectories in semi-arid Mediterranean agro-ecosystems», *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 159, doi :10.1016/j.agee.2012.06.023, p. 90–104, ISSN 0167-8809. [80](#)

- NAKANISHI, K., H. YOKOMIZO et T. I. HAYASHI. 2018, «Were the sharp declines of dragonfly populations in the 1990s in Japan caused by fipronil and imidacloprid? An analysis of Hill's causality for the case of *Sympetrum frequens*», *Environmental Science and Pollution Research*, vol. 25, n° 35, doi:10.1007/s11356-018-3440-x, p. 35 352–35 364, ISSN 1614-7499. 79
- PAILLET, Y., L. BERGÈS, J. HJÄLTÉN, P. ÓDOR, C. AVON, M. BERNHARDT-RÖMERMANN, R.-J. BIJLSMA, L. U. C. DE BRUYN, M. FUHR et U. L. F. GRANDIN. 2010, «Biodiversity differences between managed and unmanaged forests : Meta-analysis of species richness in Europe», *Conservation biology*, vol. 24, n° 1, p. 101–112. 80
- PANNEKOEK, J. 2001, «TRIM 3 manual (trends & indices for monitoring data)», <http://www.ebcc.info/trim.html>. 67
- PEARCE-HIGGINS, J. W., S. M. EGLINGTON, B. MARTAY et D. E. CHAMBERLAIN. 2015, «Drivers of climate change impacts on bird communities», *Journal of Animal Ecology*, vol. 84, n° 4, p. 943–954. 63, 82
- PEARCE-HIGGINS, J. W., R. E. GREEN et R. GREEN. 2014, *Birds and Climate Change : Impacts and Conservation Responses*, Cambridge University Press. 66, 82
- PENONE, C., E. ALLAN, S. SOLIVERES, M. R. FELIPE-LUCIA, M. M. GOSSNER, S. SEIBOLD, N. K. SIMONS, P. SCHALL, F. VAN DER PLAS, P. MANNING, R. D. MANZANEDO, S. BOCH, D. PRATI, C. AMMER, J. BAUHUS, F. BUSCOT, M. EHBRECHT, K. GOLDMANN, K. JUNG, J. MÜLLER, J. C. MÜLLER, R. PENNA, A. POLLE, S. C. RENNER, L. RUESS, I. SCHÖNIG, M. SCHRUMPF, E. F. SOLLY, M. TSCHAPKA, W. W. WEISSER, T. WUBET et M. FISCHER. 2019, «Specialisation and diversity of multiple trophic groups are promoted by different forest features», *Ecology Letters*, vol. 22, n° 1, doi : 10.1111/ele.13182, p. 170–180, ISSN 1461-0248. 80
- PRINCÉ, K. et B. ZUCKERBERG. 2015, «Climate change in our backyards : The reshuffling of North America's winter bird communities», *Global Change Biology*, vol. 21, n° 2, doi:10.1111/gcb.12740, p. 572–585, ISSN 1365-2486. 82
- RABBINGE, R. et C. A. VAN DIEPEN. 2000, «Changes in agriculture and land use in Europe», *European journal of agronomy*, vol. 13, n° 2-3, p. 85–99. 78
- REIF, J. 2013, «Long-term trends in bird populations : A review of patterns and potential drivers in North America and Europe», *Acta ornithologica*, vol. 48, n° 1, p. 1–16. 62
- REIF, J. et J. HANZELKA. 2020, «Continent-wide gradients in open-habitat insectivorous bird declines track spatial patterns in agricultural intensity across Europe», *Global Ecology and Biogeography*, vol. 29, n° 11, doi :10.1111/geb.13170, p. 1988–2013, ISSN 1466-8238. 62
- RIGAL, S., V. DEVICTOR et V. DAKOS. 2020, «A method for classifying and comparing non-linear trajectories of ecological variables», *Ecological Indicators*, vol. 112, p. 106 113. 68
- RIPPLE, W. J., C. WOLF, T. M. NEWSOME, M. GALETTI, M. ALAMGIR, E. CRIST, M. I. MAHMOUD, W. F. LAURANCE et . S. F. . COUNTRIES 15. 2017, «World scientists' warning to humanity : A second notice», *BioScience*, vol. 67, n° 12, p. 1026–1028. 62
- ROSENBERG, K. V., A. M. DOKTER, P. J. BLANCHER, J. R. SAUER, A. C. SMITH, P. A. SMITH, J. C. STANTON, A. PANJABI, L. HELFT et M. PARR. 2019, «Decline of the North American avifauna», *Science*, vol. 366, n° 6461, p. 120–124. 63, 77
- ROSIN, Z. M., M. HIRON, M. ŽMIHORSKI, P. SZYMAŃSKI, M. TOBOLKA et T. PÄRT. 2020, «Reduced biodiversity in modernized villages : A conflict between sustainable development goals», *Journal of Applied Ecology*, vol. 57, n° 3, doi : 10.1111/1365-2664.13566, p. 467–475, ISSN 1365-2664. 82
- SCHLEUNING, M., J. FRUEND, O. SCHWEIGER, E. WELK, J. ALBRECHT, M. ALBRECHT, M. BEIL, G. BENADI, N. BLUETHGEN et H. BRUELHEIDE. 2016, «Ecological networks are more sensitive to plant than to animal extinction under climate change», *Nature communications*, vol. 7, n° 1, p. 1–9. 62
- SCHULZE, E. D., D. CRAVEN, A. M. DURSO, J. REIF, M. GUDERLE, F. KROIHER, P. HENNIG, A. WEISERBS, P. SCHALL, C. AMMER et N. EISENHAUER. 2019, «Positive association between forest management, environmental change, and forest bird abundance», *Forest Ecosystems*, vol. 6, n° 1, doi :10.1186/s40663-019-0160-8, p. 3, ISSN 2197-5620. 63
- SCOTT, C. et P. E. BILSBORROW. 2019, «The impact of the EU neonicotinoid seed-dressing ban on oilseed rape production in England», *Pest management science*, vol. 75, n° 1, p. 125–133. 79
- SEIBOLD, S., M. M. GOSSNER, N. K. SIMONS, N. BLÜTHGEN, J. MÜLLER, D. AMBARLI, C. AMMER, J. BAUHUS, M. FISCHER et J. C. HABEL. 2019, «Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers», *Nature*, vol. 574, n° 7780, p. 671–674. 80
- SEOANE, J. et L. M. CARRASCAL. 2008, «Interspecific differences in population trends of Spanish birds are related to habitat and climatic preferences», *Global Ecology and Biogeography*, vol. 17, n° 1, p. 111–121. 63
- SERESS, G., V. BÓKONYI, I. PIPOLY, T. SZÉP, K. NAGY et A. LIKER. 2012, «Urbanization, nestling growth and reproductive success in a moderately declining house sparrow population», *Journal of Avian Biology*, vol. 43, n° 5, p. 403–414. 81
- SERESS, G., K. SÁNDOR, K. L. EVANS et A. LIKER. 2020, «Food availability limits avian reproduction in the city : An experimental study on great tits *Parus major*», *Journal of Animal Ecology*. 79, 81

- SIMON-DELISO, N. 2015, «Worldwide Integrated Assessment of the Impact of Systemic Pesticides on Biodiversity and Ecosystems (WIA)», . 79
- ŠÍMOVÁ, P., K. ŠT'ASTNÝ et M. ŠÁLEK. 2015, «Refugial role of urbanized areas and colonization potential for declining Crested Lark (*Galerida cristata*) populations in the Czech Republic, Central Europe», *Journal of Ornithology*, vol. 156, n° 4, p. 915–921. 81
- SINGH, R., D. N. KOUR, F. AHMAD et D. N. SAHI. 2013, «The causes of decline of House Sparrow (*Passer domesticus*, Linnaeus 1758) in urban and suburban areas of Jammu region, J & K», *Entomol Zool*, vol. 8, p. 803–11. 81
- SIRAMI, C., L. BROTONS, I. BURFIELD, J. FONDERFLICK et J.-L. MARTIN. 2008, «Is land abandonment having an impact on biodiversity? A meta-analytical approach to bird distribution changes in the north-western Mediterranean», *Biological Conservation*, vol. 141, n° 2, p. 450–459. 80
- SLATYER, R. A., M. HIRST et J. P. SEXTON. 2013, «Niche breadth predicts geographical range size : A general ecological pattern», *Ecology letters*, vol. 16, n° 8, p. 1104–1114. 62
- SOLDAAT, L. L., J. PANNEKOEK, R. J. VERWEIJ, C. A. VAN TURNHOUT et A. J. VAN STRIEN. 2017, «A Monte Carlo method to account for sampling error in multi-species indicators», *Ecological indicators*, vol. 81, p. 340–347. 68
- STANTON, R. L., C. A. MORRISSEY et R. G. CLARK. 2016, «Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*) foraging responses to agricultural land use and abundance of insect prey», *Canadian journal of zoology*, vol. 94, n° 9, p. 637–642. 79
- STANTON, R. L., C. A. MORRISSEY et R. G. CLARK. 2018, «Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America : A review», *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 254, p. 244–254. 78
- STEINMANN, H.-H. et E. S. DOBERS. 2013, «Spatio-temporal analysis of crop rotations and crop sequence patterns in Northern Germany : Potential implications on plant health and crop protection», *Journal of Plant Diseases and Protection*, vol. 120, n° 2, p. 85–94. 78
- STEPHENS, P. A., L. R. MASON, R. E. GREEN, R. D. GREGORY, J. R. SAUER, J. ALISON, A. AUNINS, L. BROTONS, S. H. BUTCHART et T. CAMPEDELLI. 2016, «Consistent response of bird populations to climate change on two continents», *Science*, vol. 352, n° 6281, p. 84–87. 67, 82
- STOATE, C., A. BÁLDI, P. BEJA, N. D. BOATMAN, I. HERZON, A. VAN DOORN, G. R. DE SNOO, L. RAKOSY et C. RAMWELL. 2009, «Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review», *Journal of Environmental Management*, vol. 91, n° 1, doi :10.1016/j.jenvman.2009.07.005, p. 22–46, ISSN 0301-4797. 78
- STOATE, C., N. D. BOATMAN, R. J. BORRALHO, C. R. CARVALHO, G. R. DE SNOO et P. EDEN. 2001, «Ecological impacts of arable intensification in Europe», *Journal of environmental management*, vol. 63, n° 4, p. 337–365. 78
- STORCHOVÁ, L. et D. HORÁK. 2018, «Life-history characteristics of European birds», *Global Ecology and Biogeography*, vol. 27, n° 4, p. 400–406. 69, 79
- STORKEY, J., S. MEYER, K. S. STILL et C. LEUSCHNER. 2012, «The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora», *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 279, n° 1732, p. 1421–1429. 62
- SUGIHARA, G., R. MAY, H. YE, C.-H. HSIEH, E. DEYLE, M. FOGARTY et S. MUNCH. 2012, «Detecting causality in complex ecosystems», *science*, vol. 338, n° 6106, p. 496–500. 64, 70
- SVENSSON, J., J. ANDERSSON, P. SANDSTRÖM, G. MIKUSIŃSKI et B. G. JONSSON. 2019, «Landscape trajectory of natural boreal forest loss as an impediment to green infrastructure», *Conservation Biology*, vol. 33, n° 1, p. 152–163. 80
- TAHERI, S., D. GARCÍA-CALLEJAS et M. B. ARAÚJO. 2020, «Discriminating climate, land-cover and random effects on species range dynamics», *Global Change Biology*. 63
- TANG, F. H. M., M. LENZEN, A. MCBRATNEY et F. MAGGI. 2021, «Risk of pesticide pollution at the global scale», *Nature Geoscience*, vol. 14, n° 4, doi :10.1038/s41561-021-00712-5, p. 206–210, ISSN 1752-0908. 79
- TAYLEUR, C. M., V. DEVICTOR, P. GAÜZÈRE, N. JONZÉN, H. G. SMITH et \. LINDSTRÖM. 2016, «Regional variation in climate change winners and losers highlights the rapid loss of cold-dwelling species», *Diversity and Distributions*, vol. 22, n° 4, p. 468–480. 82
- TEAM, R. C. 2018, «R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org>», . 67
- TRYJANOWSKI, P., T. HARTEL, A. BÁLDI, P. SZYMAŃSKI, M. TOBOLKA, I. HERZON, A. GOŁAWSKI, M. KONVIČKA, M. HROMADA et L. JERZAK. 2011, «Conservation of farmland birds faces different challenges in Western and Central-Eastern Europe», *Acta Ornithologica*, vol. 46, n° 1, p. 1–12. 62
- TSONIS, A. A., E. R. DEYLE, H. YE et G. SUGIHARA. 2018, «Convergent cross mapping : Theory and an example», dans *Advances in Nonlinear Geosciences*, Springer, p. 587–600. 63, 70

- USHIO, M., C.-H. HSIEH, R. MASUDA, E. R. DEYLE, H. YE, C.-W. CHANG, G. SUGIHARA et M. KONDOH. 2018, «Fluctuating interaction network and time-varying stability of a natural fish community», *Nature*, vol. 554, n° 7692, p. 360–363. [64](#), [70](#)
- VAN KLINK, R., D. E. BOWLER, K. B. GONGALSKY, A. B. SWENGEL, A. GENTILE et J. M. CHASE. 2020, «Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances», *Science*, vol. 368, n° 6489, p. 417–420. [79](#)
- VENTER, O., E. W. SANDERSON, A. MAGRACH, J. R. ALLAN, J. BEHER, K. R. JONES, H. P. POSSINGHAM, W. F. LAURANCE, P. WOOD, B. M. FEKETE, M. A. LEVY et J. E. M. WATSON. 2016, «Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation», *Nature Communications*, vol. 7, n° 1, doi :10.1038/ncomms12558, p. 1–11, ISSN 2041-1723. [62](#), [77](#)
- VIRKKALA, R., R. K. HEIKKINEN, N. LEIKOLA et M. LUOTO. 2008, «Projected large-scale range reductions of northern-boreal land bird species due to climate change», *Biological Conservation*, vol. 141, n° 5, doi :10.1016/j.biocon.2008.03.007, p. 1343–1353, ISSN 0006-3207. [62](#)
- VIRKKALA, R. et A. LEHIKONEN. 2014, «Patterns of climate-induced density shifts of species : Poleward shifts faster in northern boreal birds than in southern birds», *Global change biology*, vol. 20, n° 10, p. 2995–3003. [82](#)
- VIRKKALA, R., A. LEHIKONEN et A. RAJASÄRKKÄ. 2020, «Can protected areas buffer short-term population changes of resident bird species in a period of intensified forest harvesting?», *Biological Conservation*, vol. 244, doi :10.1016/j.biocon.2020.108526, p. 108 526, ISSN 0006-3207. [80](#)
- WANG, J.-Y., T.-C. KUO et C.-H. HSIEH. 2020, «Causal effects of population dynamics and environmental changes on spatial variability of marine fishes», *Nature communications*, vol. 11, n° 1, p. 1–10. [64](#), [70](#)
- WANG, Y., J. YANG, Y. CHEN, P. DE MAEYER, Z. LI et W. DUAN. 2018, «Detecting the causal effect of soil moisture on precipitation using convergent cross mapping», *Scientific reports*, vol. 8, n° 1, p. 1–8. [64](#), [70](#)
- WINTERMANTEL, D., J.-F. ODOUX, A. DECOURTYE, M. HENRY, F. ALLIER et V. BRETAGNOLLE. 2020, «Neonicotinoid-induced mortality risk for bees foraging on oilseed rape nectar persists despite EU moratorium», *Science of the Total Environment*, vol. 704, p. 135 400. [79](#)
- WOOD, T. J. et D. GOULSON. 2017, «The environmental risks of neonicotinoid pesticides : A review of the evidence post 2013», *Environmental Science and Pollution Research*, vol. 24, n° 21, doi :10.1007/s11356-017-9240-x, p. 17 285–17 325, ISSN 1614-7499. [79](#)
- YOSEF, R. et M. A. DEYRUP. 1998, «Effects of fertilizer-induced reduction of invertebrates on reproductive success of Loggerhead Shrikes (*Lanius ludovicianus*)», *Journal für Ornithologie*, vol. 139, n° 3, doi :10.1007/BF01653341, p. 307–312, ISSN 1439-0361. [79](#)

Conclusion partielle de la première partie

En conclusion de cette première partie, on a montré qu'une écologie temporelle prenant en compte la non-linéarité était indispensable au suivi de l'état de conservation des espèces et à la mise en lumière des pressions auxquelles elles doivent faire face. Nous avons en effet montré dans cette première partie qu'une approche non-linéaire des trajectoires de populations permettait de mettre en évidence que plus d'un quart des espèces d'oiseaux communs en France avaient connu une dynamique non monotone, soit accélérée, décélérée ou inversée au cours des deux dernières décennies. De surcroît, la prise en compte des fluctuations temporelles tant des espèces que des facteurs anthropiques nous a permis de faire ressortir les pressions humaines les plus délétères pour l'avifaune commune.

La variété de dynamiques temporelles entre espèces illustre un des aspects centraux qui participe de la complexité du déclin de la biodiversité. En effet, la distinction entre gagnants et perdants des changements globaux peut être confirmée de manière générale avec l'essor des espèces généralistes, et peut être précisée pour certaines des pressions parmi les plus clivantes pour l'avifaune comme l'urbanisation ou le changement climatique. Néanmoins, deux remarques s'imposent. D'une part, le succès ou l'effondrement d'une espèce peuvent en fait se révéler avoir un caractère transitoire, qui appuie encore un peu plus la nécessité d'une approche temporelle en biologie de la conservation. Ainsi en est-il du déclin récent du Moineau domestique (*Passer domesticus*), espèce à laquelle on prédisait encore au milieu du XX^{ème} siècle un avenir assuré avec l'essor de l'urbanisation (DE LAET et SUMMERS-SMITH, 2007), comme du relatif regain de certaines espèces plus rares dont les effectifs avaient longtemps chuté tel le Héron cendré (*Ardea cinerea*) (INGER et collab., 2015). D'autre part, la seconde remarque tient au fait que les pressions liées à l'intensification des pratiques agricoles et en particulier l'usage accru d'intrants (pesticides et engrais) transcendent les clivages entre gagnants et perdants, puisqu'une grande majorité des espèces communes d'oiseaux en pâtissent.

C'est pourquoi le destin tragique et universel de certaines espèces, notamment parmi les spécialistes des milieux agricoles, ne doit pas occulter que des dynamiques très variées peuvent être concomitantes entre populations d'une même espèce au sein de différents pays. Partant, si un syndrome général renseignant les traits les plus communément affectés peut être mis en évidence à partir des tendances des espèces, il faut bien considérer que ces espèces ne subissent pas un déclin intrinsèque à leur nature, mais que la réponse observée dans leur dynamique n'est que le résultat de pressions d'origine humaine sur lesquelles il nous revient d'agir.

Ces deux premiers chapitres ont permis d'éclairer les dynamiques complexes qui régissent le déclin de la biodiversité et de les utiliser pour mettre en lumière le rôle des diverses pressions

liées aux activités humaines. Pour autant, s'arrêter à l'échelon des espèces, que ce soit pour comprendre leurs dynamiques ou saisir l'impact total des facteurs anthropiques, laisserait de côté tout un pan du déclin de la biodiversité : celui du devenir des communautés biotiques et, partant, des interrelations qui existent entre les espèces.

C'est pourquoi je consacre la partie suivante de mon travail à mettre au jour les relations entre espèces à partir de données à large échelle et à suivre leurs dynamiques au regard de l'influence des pressions humaines qui affectent les communautés.

Deuxième partie

Dynamiques des associations et pressions sur les communautés

Chapitre 3

Associations spécifiques

Résumé

Ce chapitre s'appuie sur les manuscrits suivants :

Stanislas Rigal, Vincent Devictor, Pierre Gaüzère, Sonia Kéfi, Jukka T. Forsman, Mira H. Kajanus, ..., Vasilis Dakos. Biotic homogenisation in bird communities leads to large-scale changes in species associations. *Oikos*. *Minor revision*.

Stanislas Rigal, Vincent Devictor, Pierre Gaüzère, Vasilis Dakos. Species associations in common bird communities are declining. *Ecography*. *Submitted*.

Cadre et objectif : Le déclin de la biodiversité est généralement évalué, comme nous l'avons vu dans la première partie, à l'aune des modifications affectant l'abondance et la distribution des espèces ainsi que la richesse et la composition des communautés. Le devenir des liens entre les espèces reste moins documenté alors qu'ils forment la structure des communautés biotiques. Dans ce chapitre, j'étudie, en deux temps, les associations interspécifiques dans les communautés d'oiseaux communs et les modifications qui les affectent. L'objectif du premier temps est l'obtention des indices de réseaux à partir de données de coexistence spatiale afin de suivre les modifications de la structure des réseaux d'association en parallèle des variations de composition spécifique des communautés. Le second temps combine données temporelles et spatiales pour construire des estimateurs plus précis des interactions sous-jacentes afin de suivre l'évolution temporelle du nombre d'associations dans les communautés d'oiseaux communs.

Hypothèse : Les données spatiales et temporelles de coabondance des espèces contiennent une part d'information sur les interactions entre espèces. Tout comme les espèces et la composition des communautés sont impactées par les changements globaux, le réseau d'associations sous-jacent subit des modifications dans le temps.

Prédiction : Le contrôle des filtres autres que les interactions et qui gouvernent à l'assemblage des communautés, voire la combinaison d'approche spatiale et temporelle doit permettre d'obtenir des estimateurs significatifs des interactions entre espèces. Ces derniers peuvent ensuite être utilisés pour reconstruire et suivre le devenir des réseaux d'associations dans le temps et en fonction des modifications de composition des communautés.

Méthode : Dans un premier temps, les associations sont obtenues par l'analyse des données de coabondance spatiale des espèces, issue du STOC entre 2001 et 2017. Elles servent à construire les réseaux d'associations sur lesquels sont mesurés trois indices complémentaires renseignant sur l'intensité, le signe et la structure des associations. Ces indices sont analysés au regard de l'homogénéisation biotique des communautés (β -diversité et proportion d'espèces généralistes) à l'échelle de la France et pour chacun des trois habitats principaux (milieux forestiers, agricoles et urbanisés). Dans un second temps, la significativité des associations est affinée en combinant les associations spatiales à des associations obtenues à partir des séries temporelles, et testée par

rapport aux liens théoriques attendus avec la distance fonctionnelle et la proximité de niches. L'agrégation des associations spatiales et temporelles se fait au prix toutefois des précisions sur la valeur et le signe des associations, et donc seule la connectance moyenne des communautés, c'est-à-dire la densité d'associations, et sa dynamique temporelle sont évaluées (et non les indices similaires à ceux calculés sur les associations uniquement spatiales).

Résultats : Des associations plus faibles et des réseaux plus épars sont liés à une plus faible diversité des espèces et à une plus grande proportion de généralistes. Néanmoins, ce schéma général n'est pas constant entre les habitats, et les communautés des milieux urbains et forestiers montrent des relations opposées entre l'homogénéisation biotique et le changement des réseaux d'associations, suggérant des processus d'homogénéisation distincts. De plus, les réseaux d'associations dans les communautés d'oiseaux montrent un déclin de la connectance sur la période d'étude, déclin qui n'affecte pas de la même manière les différents types d'associations entre espèces.

Introduction

Les changements dans le nombre, l'abondance ou la distribution des espèces sont parmi les preuves les plus courantes que les changements globaux d'origine anthropiques modifient rapidement et profondément les communautés biotiques (KAMPICHLER et collab., 2012; KOERNER et collab., 2017). Les changements dans le nombre et le type d'interactions entre espèces sont cependant moins perceptibles, même si l'effet négatif de la perte d'interactions sur les co-extinctions d'espèces a été très tôt documenté (DUNNE et collab., 2002; JANZEN, 1971). Les interactions entre espèces sont des composantes essentielles de la structure de la communauté (BARABÁS et collab., 2016; DAVIS et collab., 1998), et toute modification du signe, de la force ou du nombre des interactions peut fortement affecter la dynamique de la communauté (LYONS et collab., 2016). Elles représentent donc un sujet d'étude essentiel pour l'écologie et la conservation de la biodiversité (GARCÍA-GIRÓN et collab., 2020; KISSLING et SCHLEUNING, 2015). Bien que les conséquences de telles modifications pour la conservation des réseaux plantes-pollinisateurs ou prédateurs-proies aient été soulignées (TYLIANAKIS et collab., 2010), elles n'ont pas été documentées pour de nombreux groupes, et notamment dans les réseaux non-trophiques entre espèces d'une même guild, comme les oiseaux. En fait, il est courant de supposer que la perte d'interactions n'est qu'un effet secondaire du remplacement des espèces. Cependant, la perte d'espèces peut être découplée de la perte d'interactions, car l'extinction des interactions peut se produire à un rythme plus élevé que l'extinction des espèces (VALIENTE-BANUET et collab., 2015), ce qui signifie que la perte d'interaction peut être une forme majeure quoique négligée de perte de biodiversité. Pourtant, nous savons peu de choses sur la façon dont les interactions entre espèces évoluent dans le temps et l'espace (CARADONNA et collab., 2020).

Au cours des dernières décennies, les approches par réseau ont été de plus en plus utilisées pour étudier les interactions entre espèces dans les communautés empiriques et théoriques (BASCOMPTE et collab., 2003; INGS et collab., 2009; KÉFI et collab., 2015; TRØJELSGAARD et OLESEN, 2016). Les communautés écologiques peuvent en effet être représentées comme des réseaux d'interactions où les nœuds sont définis par des individus ou des espèces, et les liens entre les nœuds par des interactions entre espèces (NEWMAN et collab., 2006). L'estimation des interactions entre espèces est cependant soumise à une question conceptuelle (*comment définir la force et le type d'interactions ?*) et à un défi technique (*comment estimer une interaction ?*). Ces deux points expliquent le nombre limité d'études sur la dynamique des interactions entre espèces car la méthode la plus appropriée pour mesurer ces interactions (par exemple, l'observation sur le terrain ou l'expérimentation) dépend à la fois du type d'interaction (par exemple, le mutualisme ou la compétition) et de l'échelle spatiale considérée (qui peut aller des réseaux microbiens aux études

biogéographiques) (DELMAS et collab., 2019; MORALES-CASTILLA et collab., 2015). Dans certains cas (par exemple, dans les réseaux trophiques simples avec peu de taxons), les observations ou les expériences peuvent répondre à ces deux questions car l'existence et le type d'interactions entre espèces sont clairement identifiés. Cependant, ces cas permettent de déduire les interactions entre espèces dans des systèmes localisés et spécifiques, ce qui rend délicate la formalisation de règles générales concernant les interactions dans des communautés plus larges (DENNY et BENEDETTI-CECCHI, 2012; WHITTAKER et collab., 2005). À l'inverse, l'identification et la mesure empiriques des interactions dans les communautés riches en espèces sont difficilement réalisables de par le nombre élevé d'interactions potentielles à estimer (proportionnel au carré du nombre d'espèces) (BARNER et collab., 2018). Une approche alternative consiste donc à supposer que les associations entre espèces (déduites de leur agrégation spatiale) dérivent, au moins dans une certaine mesure, de la combinaison de véritables interactions (c'est-à-dire des relations écologiques claires telles que la compétition ou la prédation). Dans ce cas, l'étude de communautés comportant un grand nombre d'espèces et une large couverture spatiale devrait constituer un cadre favorable pour l'estimation des associations entre espèces, bien que la capacité des modèles de cooccurrence spatiale à déduire les interactions entre espèces par paires soit encore controversée (BLANCHET et collab., 2020).

Néanmoins, la cooccurrence des espèces pourrait être un indicateur riche en informations sur les interactions biotiques directes et indirectes qui ont lieu à l'intérieur des communautés (DELANDRE et MONTESINOS-NAVARRO, 2018; FREILICH et collab., 2018). En effet, la composition d'une communauté locale résulte d'interactions interspécifiques ainsi que de multiples autres processus liés entre eux et qui génèrent des motifs d'agrégation spatiale entre espèces (Fig. 3.1) (WISZ et collab., 2013). Ces facteurs de cooccurrence comprennent des processus neutres (dispersion régionale et stochasticité locale (HUBBELL, 2001)), des processus historiques (phylogéographie (KRAFT et collab., 2007)) et des processus de niche (HILLERISLAMBERS et collab., 2012; LETTEN et collab., 2017). Les processus de niche combinent ce que l'on appelle notamment les processus grinnelliens et eltoniens (CHASE et LEIBOLD, 2003; DEVICTOR et collab., 2010a). Les processus grinnelliens (GRINNELL (1917); étendus plus tard par HUTCHINSON (1957)) considèrent la niche comme la réponse d'une espèce aux conditions environnementales qui agissent ainsi comme un filtre environnemental pour la communauté. Les processus eltoniens (ELTON, 1927) considèrent la niche comme l'impact de l'espèce sur son environnement et font référence à la dépendance mutuelle des espèces entre elles, regroupant en particulier l'hypothèse de similarité limitante (c'est-à-dire que le chevauchement de niche entre deux espèces limite leur coexistence) (ABRAMS, 1975; MACARTHUR et LEVINS, 1967; MARTIN et BONIER, 2018) et la facilitation entre espèces (par exemple, la coopération ou l'échange d'informations sociales (GIL et collab., 2019; SEPPÄNEN et collab., 2007;

Tu et collab., 2019)).

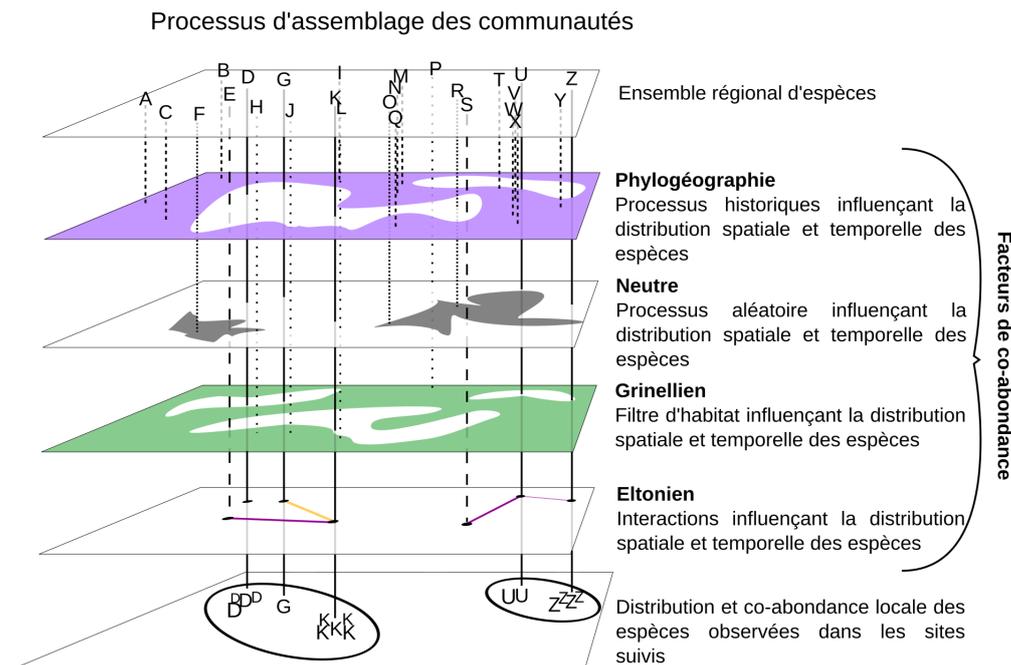


FIGURE 3.1 – Processus d'assemblage des communautés et coabondance des espèces. Les interactions entre espèces qui influencent l'agrégation (ou la ségrégation) spatiale des espèces et la variation temporelle de leur abondance sont désignées sous le nom de composante eltonienne de la coabondance des espèces. En plus de la composante eltonienne, les coabondances sont également le résultat du filtrage par l'habitat (grinellien), des processus aléatoires dus, entre autres, à la dispersion, ainsi que des processus historiques liés à la phylogéographie des espèces. Le résultat de tous ces processus conduit aux coabondances observées entre espèces. Chaque lettre représente une espèce différente. Les espèces U et Z partagent une région biogéographique commune et les processus aléatoires ne les ont pas empêchées de cooccurrer. Comme elles vivent dans un habitat similaire et interagissent d'une manière qui permet leur coexistence, elles peuvent être observées ensemble au même endroit et au même moment.

Affiner l'estimation de la composante eltonienne (c'est-à-dire la partie des cooccurrences due au filtre biotique) peut se faire par de multiples approches (KISLING et collab., 2012). Sur la base de modèles nuls, on peut contrôler les associations entre espèces qui sont simplement attendues par hasard plutôt que fondées sur des processus écologiques en vérifiant si les espèces sont trouvées ensemble plus ou moins fréquemment qu'attendu par chance (GOTELLI, 2000; KOHLI et collab., 2018; ULRICH et GOTELLI, 2010). Les effets indirects entre espèces (c'est-à-dire l'effet d'une troisième espèce sur l'association entre deux autres espèces) peuvent être évalués à l'aide de corrélations partielles (FAUST et RAES, 2012; HARRIS, 2016). Les progrès récents réalisés avec les modèles de distribution conjointe des espèces ont également fourni de nouveaux outils pour estimer les associations entre espèces en étudiant les modèles de cooccurrence résiduels après avoir pris en compte les niches environnementales à partir de grands ensembles de données (TIKHONOV et collab., 2017; ZURELL et collab., 2018). Dans l'ensemble, les méthodes récentes qui suppriment les composantes non eltoniennes des cooccurrences (AZAELE et collab., 2010; FAISAL et collab., 2010; LINDENMAYER et collab., 2015; OVASKAINEN et collab., 2010) sont prometteuses pour mettre en

lumière les réseaux d'association entre espèces (ARAÚJO et collab., 2011; MORUETA-HOLME et collab., 2016). Les cooccurrences sont donc des données riches en informations sur l'effet net des interactions biotiques directes et indirectes dans les communautés (DELALANDRE et MONTESINOS-NAVARRO, 2018; FREILICH et collab., 2018). En particulier, si les réseaux d'interaction restent hors de portée (SANDER et collab., 2017; THURMAN et collab., 2019), les réseaux d'association basés sur la cooccurrence des espèces peuvent être utiles pour saisir l'organisation des communautés par le biais d'indices agrégés à l'échelle de la communauté, c'est-à-dire des statistiques résumant un aspect du réseau au niveau de la communauté (BARNER et collab., 2018).

Le suivi des changements à large échelle dans les associations interspécifiques pourrait représenter une avancée significative pour la macro-écologie et la biogéographie de conservation. En effet, les processus écologiques sont en fin de compte influencés par le type et la manière dont les espèces interagissent (CARDINALE et collab., 2002; GOUDARD et LOREAU, 2008). De plus, les réponses des associations entre espèces aux changements environnementaux ne sont pas nécessairement proportionnelles aux réponses des espèces individuelles (VALIENTE-BANUET et collab., 2015). Par conséquent, mesurer les changements qui affectent la communauté à travers la modification de la diversité des espèces au sein des communautés locales ou, à plus large échelle, entre les communautés (par exemple en utilisant la β -diversité) peut masquer des modifications importantes de la structure et des propriétés de ces communautés (POISOT et collab., 2017). Par exemple, le remplacement d'un ensemble d'espèces diverses et principalement spécialistes par quelques généralistes (MCKINNEY et LOCKWOOD, 1999; OLDEN et collab., 2004) est une forme bien documentée d'homogénéisation biotique (CLAVEL et collab., 2011). Dans ces communautés, la composition tend à être plus proche des attendus aléatoires (BARNAGAUD et collab., 2017), c'est-à-dire avec une influence des processus de niches de moins en moins visible. Pourtant, les perturbations anthropiques peuvent également agir, elles-aussi, comme un filtre puissant sélectionnant les espèces plus spécialisées (GAÜZÈRE et collab., 2020), auquel cas le filtre grinellien l'emporte sur le filtre eltonien. Si de nombreuses études ont mis en évidence l'impact des changements globaux sur l'homogénéisation biotique (NEWBOLD et collab., 2018), il reste à déterminer si l'homogénéisation de la composition des espèces est liée à un changement directionnel au niveau des associations interspécifiques (LI et collab., 2018).

Dans ce premier temps du chapitre, nous avons réalisé une analyse spatio-temporelle à grande échelle des réseaux d'association entre espèces d'oiseaux. Les oiseaux constituent en effet un groupe pertinent pour estimer des associations interspécifiques qui soient significatives sur le plan écologique. En effet, le filtre eltonien est susceptible d'avoir un impact sur les cooccurrences des oiseaux, puisque, parmi d'autres types d'interaction, l'exclusion compétitive ainsi que les échanges d'informations sociales ont été fréquemment démontrés entre les oiseaux (FORSMAN et THOM-

SON, 2008; MAGRATH et collab., 2015; THOMSON et collab., 2003). De plus, le fait que les espèces d'oiseaux soient largement suivies depuis des décennies permet de suivre également les changements dans les réseaux d'association interspécifiques dans l'espace et le temps ; une opportunité qui n'est pas possible pour d'autres groupes d'espèces. En utilisant les données du Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC), nous abordons les deux objectifs suivants :

1. reconstruire les réseaux d'association entre espèces dans les communautés à partir des données de coabondance. Pour ce faire, nous avons d'abord inféré les associations interspécifiques à partir des données de coabondance (qui correspond à la cooccurrence avec une information sur l'abondance) (Fig. 3.2a) corrigées des processus de cooccurrence non-eltoniens. Nous avons ensuite quantifié différents aspects des réseaux d'association interspécifique en utilisant trois indices de réseau complémentaires : l'intensité, l'attractivité et la structure de clique du réseau. L'intensité correspond à la force d'association moyenne. L'attractivité est le ratio des associations positives/négatives, et la structure de clique décrit la complexité de la structure du réseau d'association (Fig. 3.2b).

2. tester si l'homogénéisation biotique était liée à des changements directionnels dans les réseaux d'association. Nous avons analysé les relations entre la dynamique spatio-temporelle des indices des réseaux d'associations d'oiseaux et la dynamique spatio-temporelle de la β -diversité, à grande échelle et séparément dans les trois principaux types d'habitats, les milieux forestiers, les milieux agricoles et les milieux urbanisés. Nous avons également vérifié si la proportion en espèces généralistes et spécialistes de l'habitat étaient responsables des changements observés dans les associations entre espèces dans le temps et l'espace.

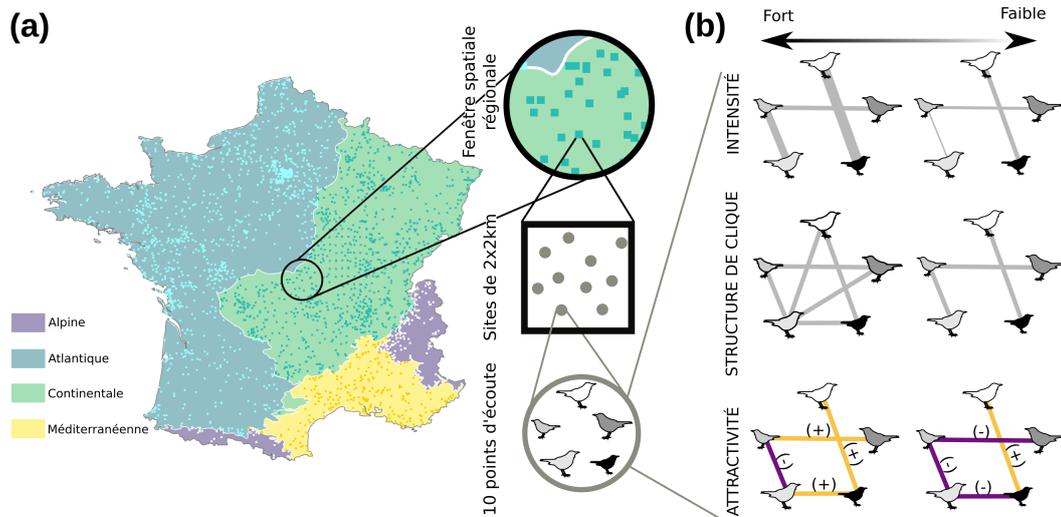


FIGURE 3.2 – Du suivi des oiseaux aux indices de réseaux d’associations. (a) Distribution spatiale des 1 969 sites sélectionnés (sur 2 514) du FBBS 2001 à 2017 (STOC-EPS). Sur chaque site (carré de 2x2 km), les observations d’oiseaux ont été enregistrées sur 10 points d’échantillonnage. Une régression pondérée dans l’espace utilisant les données des fenêtres spatiales régionales a été utilisée pour évaluer les valeurs des indices de réseau. La partie continentale de la France métropolitaine est divisée en 4 régions biogéographiques (alpine, atlantique, continentale et méditerranéenne). (b) Indices de réseau d’association : intensité (force moyenne des associations entre espèces), attractivité (prédominance des associations interspécifiques positives (orange clair) ou négatives (violet foncé)) et structure de clique (niveau de structuration du réseau d’association interspécifique). Les lignes représentent les associations entre espèces. Pour chaque indice, des exemples correspondant à des valeurs élevées et faibles sont présentés respectivement à gauche et à droite. Pour l’intensité, plus la ligne est épaisse, plus la valeur absolue de l’association est élevée. Pour l’attractivité, elle est de 0,5 dans l’exemple de gauche (trois associations positives et une association négative sur 4 associations existantes) et de -0,5 à droite. Pour la structure de clique, elle est de 0,125 à gauche (deux cliques réalisées sur 16 cliques possibles) et la valeur de droite est 0.

Matériel et méthodes pour les associations spatiales

Données sur les oiseaux

Les données sur les oiseaux ont été extraites du Suivi Temporel des Oiseaux Communs par Échantillonnages Ponctuels Simples (STOC-EPS) (JIGUET et collab., 2012) (voir fiche 1 en annexe). Ces données sont les mêmes que celles présentées dans le premier chapitre si ce n'est que seules celles du protocole le plus récent (2001-2017) sont utilisées ici. L'abondance des espèces d'oiseaux communs a été suivie sur 2 514 sites (Fig. 3.2a) qui correspondent à des carrés de 2x2 km dans lesquels 10 points d'échantillonnage sont répartis afin de rendre compte de manière homogène des différents habitats du paysage. Afin d'éviter les classes d'habitats avec trop peu d'observations, nous avons regroupé les 50 principaux types d'habitats décrits sur le terrain en 19 classes pour l'estimation des associations interspécifiques, et en trois groupes, correspondant aux trois principaux types d'habitats de notre jeu de données (milieux forestiers, milieux agricoles et milieux urbanisés), pour les analyses de réseau. Parmi les 242 espèces enregistrées dans l'ensemble de données, nous avons sélectionné les 109 espèces les plus abondantes (représentant 99% de l'abondance totale) afin d'éviter toute surreprésentation des espèces rares (qui sont donc plus difficiles à suivre). Après avoir retiré les espèces rares et les sites qui n'ont été contrôlés qu'une seule fois, notre ensemble de données comprenait 19 580 points d'échantillonnage dans 1 969 sites et 109 espèces (pour les détails sur les habitats et les espèces, voir le matériel supplémentaire 1 de l'annexe 3).

Associations entre espèces

Nous avons estimé les associations entre paires d'espèces à partir des données de coabondance des oiseaux (MORUETA-HOLME et collab., 2016) pour chaque année (2001 à 2017), pour chacune des quatre régions biogéographiques et pour chacun des 19 habitats en utilisant les cinq étapes suivantes (Fig. 3.3).

Étape 1. Afin de limiter l'influence de la phylogéographie et des caractéristiques des habitats sur les associations entre espèces, nous avons d'abord regroupé les données par région biogéographique (continentale, atlantique, méditerranéenne, alpine), par habitat et par année afin d'estimer une association pour chaque paire d'espèces d'oiseaux, pour chaque année, pour chacune des quatre régions biogéographiques (EEA, 2016) et pour chacune des 19 classes d'habitats. Nous avons utilisé les informations les plus détaillées disponibles sur les habitats mais, le grain d'habitat plus fin étant hors de portée, nous admettons que toute l'influence du filtre grinnellien a pu ne pas être éliminée par ce premier filtre.

Étape 2. Dans chaque région biogéographique et chaque habitat, nous avons utilisé les don-

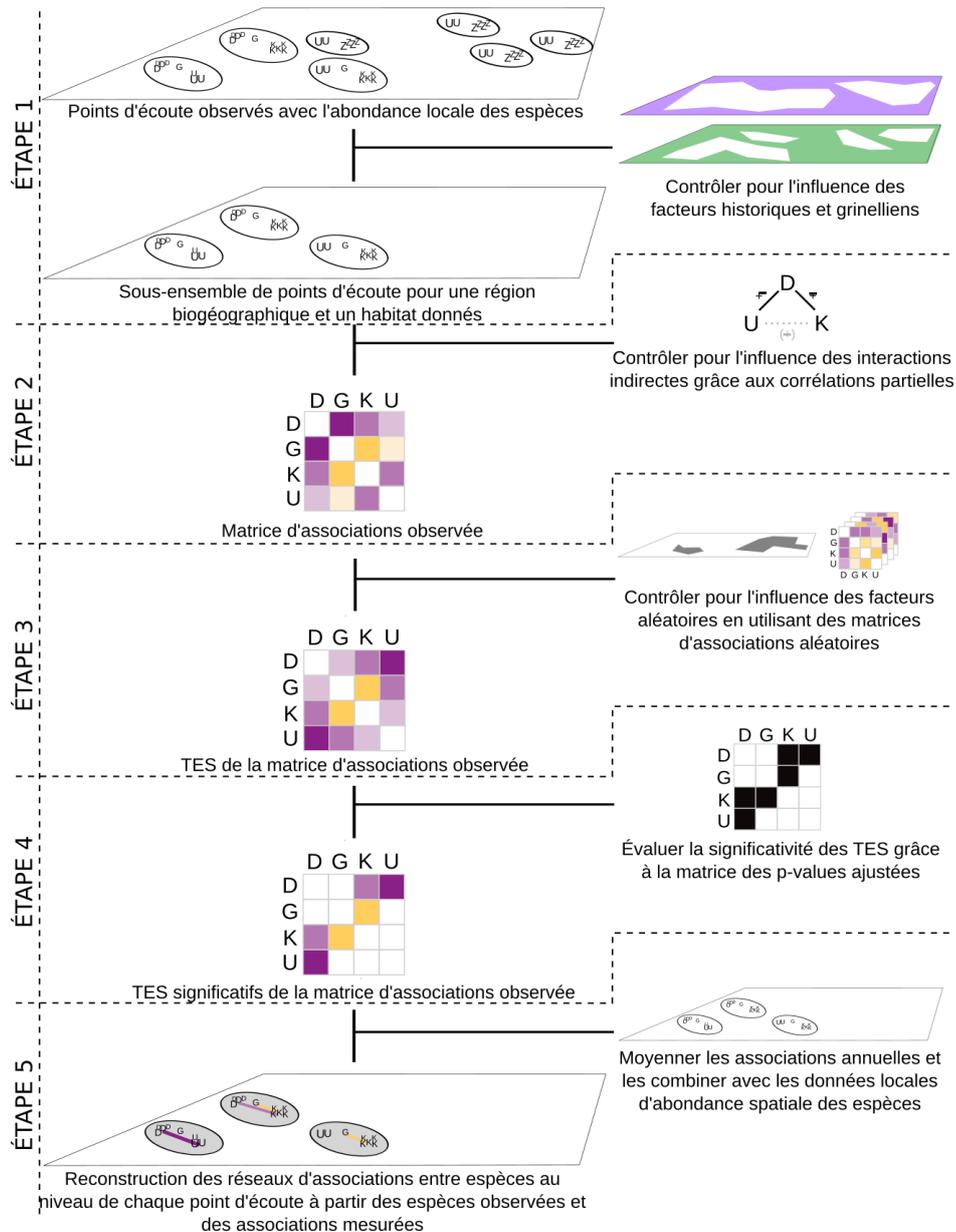


FIGURE 3.3 – Déroulé de l'estimation des réseaux d'association entre espèces. Pour chaque région biogéographique et chaque habitat (étape 1), une matrice d'association observée a été obtenue par corrélations partielles (étape 2) (corrélations positives en orange, corrélations négatives en violet, intensité de la couleur proportionnelle à la force de la corrélation) à partir des données de coabondance (espèces D, K, G, U à titre d'exemple). Des matrices d'association aléatoires ont été calculées en utilisant des corrélations partielles sur des jeux de données permutés (1000 fois) et ont été utilisées pour calculer les tailles d'effet standard (TES) (étape 3) des associations observées ainsi que leurs p-values ajustées pour obtenir les TES significatives de la matrice d'association observée (étape 4). Les étapes 1 à 4 ont été répétées pour chaque année, ce qui a permis d'obtenir des associations annuelles, dont la moyenne a ensuite été calculée sur plusieurs années pour chaque paire d'espèces. Les associations interspécifiques ont finalement été ajoutées aux données de coabondance spatiale afin d'obtenir le réseau d'associations entre espèces pour chacun des points d'échantillonnage (étape 5).

nées de coabondance transformées par logarithme (pour obtenir des données distribuées normalement) pour calculer les associations observées sous forme de corrélations partielles entre chaque paire d'espèces (SCHÄFER et STRIMMER, 2005) comme suit (Eq. 3.1) :

$$CP(O)_{i,j} = \frac{\Sigma_{i,j}^{-1}(O)}{\sqrt{\Sigma_{i,i}^{-1}(O) \cdot \Sigma_{j,j}^{-1}(O)}} \quad (3.1)$$

avec O la matrice d'abondance observée (espèces \times sites), $CP(O)_{i,j}$ la corrélation partielle entre les espèces i et j , et $\Sigma_{i,j}^{-1}$ la valeur pour les espèces i et j de l'inverse de la matrice de covariance. Étant donné que l'association entre deux espèces peut être influencée par la présence d'une autre espèce cooccurrence, cette approche élimine partiellement les effets indirects de l'autre espèce cooccurrence sur l'association estimée entre les deux espèces considérées en se concentrant sur l'association conditionnelle (Harris, 2016).

Étape 3. Les corrélations partielles peuvent être affectées par le fait que les espèces soient plus ou moins communes, puisque les espèces communes ont en effet des probabilités plus élevées de cooccurrer que les espèces moins abondantes, en raison d'une plus grande présence dans les données (BLÜTHGEN et collab., 2008). Pour corriger ce biais, nous avons calculé les corrélations partielles sur 1000 jeux de données de coabondance aléatoires obtenus en maintenant constant le nombre total d'individus dans un point d'échantillonnage donné, et en supposant que la probabilité qu'une espèce soit présente dans un point d'échantillonnage donné était proportionnelle à sa fréquence dans l'ensemble de données. Nous avons ensuite calculé la taille de l'effet standard de la corrélation partielle entre les espèces i et j ($TES_{i,j}$) comme suit (Eq. 3.2) :

$$TES_{i,j} = \frac{CP(O)_{i,j} - \mu(CP(N)_{i,j})}{\sigma(CP(N)_{i,j})} \quad (3.2)$$

avec $CP(O)_{i,j}$ la corrélation partielle observée entre l'espèce i et l'espèce j , $\mu(CP(N)_{i,j})$ et $\sigma(CP(N)_{i,j})$ la moyenne et l'écart-type des corrélations partielles des 1000 jeux de données ré-échantillonnés aléatoirement.

Étape 4. Afin d'identifier les associations significatives, nous avons calculé une p-value à deux queues pour chaque association par paire en utilisant le rang de l'association observée dans la distribution gaussienne des associations nulles obtenue à l'étape 3. En d'autres termes, nous avons déterminé le nombre de cas pour lesquels la valeur absolue de la corrélation partielle observée était supérieure à la valeur absolue de corrélation partielle aléatoire (les p-values ont ensuite été corrigées pour les comparaisons multiples en suivant BENJAMINI et HOCHBERG (1995)). Les associations significatives correspondent donc aux $TES_{i,j}$ pour lesquelles les p-values ajustées étaient inférieures à 0,05.

Étape 5. Pour chaque paire d'espèces, pour chaque région biogéographique et pour chaque

habitat, nous avons calculé la moyenne des associations significatives sur les 17 associations annuelles (une pour chaque année). En l'absence de toute association significative sur les 17 années, l'association a été considérée comme nulle (c'est-à-dire égale à zéro). Il en résulte un ensemble total de 260 191 estimations d'associations, réparties sur 5 886 paires d'espèces, quatre régions biogéographiques et 19 habitats.

Indices de réseaux d'associations

Nous avons considéré trois indices mathématiquement indépendants qui décrivent différents aspects du réseau d'association entre espèce (Fig. 3.2b et voir les exemples dans le matériel supplémentaire 2). Les trois indices ont été calculés pour 121 172 réseaux correspondant aux communautés suivies dans les 19 580 points d'échantillonnage entre 2001 et 2017.

L'intensité I quantifie la force des associations dans le réseau d'association entre espèces d'une communauté. Elle reflète l'intensité moyenne des associations dans le réseau. Elle est pondérée pour tenir compte des différences entre les abondances des espèces (Eq. 3.3).

$$I = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n n'_{ij} \cdot |\alpha_{ij}|}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n n'_{ij}} \quad (3.3)$$

avec n le nombre d'espèces, n'_{ij} le nombre de paires d'espèces i et j dans la communauté, et α_{ij} l'association (définie à l'étape 5) entre les espèces i et j (avec $i \neq j$; lorsque $i = j$, $\alpha_{ij} = 0$). I varie entre 0 et $|\alpha|_{max}$. Les valeurs élevées de I sont atteintes dans les communautés comprenant principalement des associations fortes.

L'attractivité A quantifie le signe prédominant parmi les associations. Elle est calculée comme étant le nombre d'associations positives moins le nombre d'associations négatives, normalisé par le nombre total d'associations (Eq. 3.4). L'attractivité est analogue au ratio d'association décrit pour les réseaux de plantes (SAIZ et collab., 2014). Cependant, nous avons choisi de nommer cette métrique attractivité plutôt que de ratio d'association parce que ce dernier terme est également utilisé pour nommer des méthodes d'estimation des associations (CHIYO et collab., 2011).

$$A = \frac{\pi^+ - \pi^-}{\pi^+ + \pi^-} \quad (3.4)$$

avec π^+ le nombre d'associations positives et π^- le nombre d'associations négatives. A varie entre -1 (si toutes les associations sont négatives) et 1 (si toutes les associations sont positives).

La structure de clique C quantifie le niveau de structuration du réseau d'associations entre espèces. Elle est calculée en utilisant le nombre de cliques existantes (c'est-à-dire des groupes d'espèces entièrement connectés, (LUCE et PERRY, 1949)) regroupant trois espèces ou plus, stan-

dardisé par le nombre de cliques potentielles dans un réseau donné (Eq. 3.5).

$$\begin{aligned}
 C &= \frac{c_{obs}}{c_{max}} \\
 &= \frac{c_{obs}}{\sum_{i=3}^n \binom{n}{i}} \\
 &= \frac{c_{obs}}{\sum_{i=0}^n \binom{n}{i} - \sum_{i=0}^2 \binom{n}{i}} \\
 &= \frac{c_{obs}}{2^n - \frac{n(n+1)}{2} - 1}
 \end{aligned} \tag{3.5}$$

avec c_{max} le nombre maximal possible de 3- à n -cliques, c_{obs} le nombre observé de 3- à n -cliques, n le nombre d'espèces dans le réseau.

C quantifie la complexité de l'architecture du réseau résultant de l'imbrication des espèces associées entre elles (voir le matériel supplémentaire 2). Les réseaux avec des valeurs C élevées ont une structure complexe, avec de multiples groupes d'espèces interconnectées. Les réseaux à faible valeur C ne présentent que quelques groupes d'espèces interconnectés.

Moyennes spatiales et tendances temporelles des indices de réseaux d'associations

Moyennes spatiales des indices de réseaux d'associations

Pour les analyses spatiales, nous avons calculé la moyenne des valeurs annuelles de chaque indice (I, A et C) pour chaque point d'échantillonnage, ce qui donne une valeur moyenne pour chaque indice pour chaque point d'échantillonnage. Nous avons ensuite calculé les valeurs de chaque indice du réseau d'association, pour chaque site et pour chaque année, en utilisant une fenêtre spatiale de 80 km de rayon. La taille de la fenêtre résulte d'un compromis entre une couverture spatiale large et une résolution spatiale fine et nous avons effectué les analyses qui suivent avec différents rayons afin d'évaluer la robustesse de nos résultats aux changements de la taille de la fenêtre (voir le matériel supplémentaire 3). L'utilisation des fenêtres spatiales a plusieurs objectifs, d'une part les valeurs des fenêtres spatiales permettent d'analyser à une échelle spatiale similaire, les relations entre les indices des réseaux et la β -diversité qui est une mesure inter-sites donc par essence basée sur des données provenant de plusieurs sites (voir ci-dessous la section *β -diversité et Indice de Généralisation des Communautés*). D'autre part, l'utilisation de fenêtre spatiale a également permis d'obtenir des données plus complètes lorsque les points d'échantillonnage ou les sites n'étaient pas suivis chaque année, en particulier pour le calcul des tendances temporelles (voir ci-dessous la section *Tendances temporelles des indices de réseaux d'associations*). Les valeurs calculées par fenêtres spatiales ont été obtenues plus spécifiquement en utilisant la régres-

sion pondérée dans l'espace (RPE ; *GWR en anglais*) (BRUNSDON et collab., 1996; GOLLINI et collab., 2015). Dans cette approche, le centre de chaque site est consécutivement considéré comme le centre d'une fenêtre de rayon fixe (80 km ici). Chaque indice est ensuite calculé en utilisant les données de tous les points d'échantillonnage présents dans la fenêtre spatiale. Un poids est attribué à chaque point d'échantillonnage, et ce poids diminue suivant une fonction à noyau bis-carré (*bisquare kernel*) avec la distance au site central sélectionné .

Tendances temporelles des indices de réseaux d'associations

Nous avons estimé les tendances temporelles des indices (I, A et C) dans la fenêtre spatiale en suivant le même cadre que précédemment. La tendance de chaque indice correspond au coefficient d'une régression linéaire calculée à partir des valeurs annuelles des indices dans les points d'échantillonnage sélectionnés, pondérés en fonction de leur proximité avec le site central. Seules les tendances significatives ont été utilisées pour les analyses ultérieures.

En plus d'être calculées sur l'ensemble des données, les valeurs des fenêtres spatiales et temporelles ont également été calculées pour chacun des trois principaux types d'habitats (milieux forestiers, milieux agricoles et milieux urbanisés). Pour ce faire, nous avons sélectionné des points d'échantillonnage qui 1) appartenaient au type d'habitat considéré, et de plus 2) étaient situés dans des sites dominés par ce type d'habitat. Nous avons recalculé les moyennes spatiales des indices du réseau (trop peu de tendances étaient significatives pour effectuer des analyses temporelles) en utilisant le sous-ensemble de points d'échantillonnage pour chacun des trois principaux types d'habitats.

β -diversité et Indice de Généralisation des Communautés

Variations spatiales et temporelles

Nous avons évalué les variations spatiales et temporelles de la β -diversité et de la proportion de généralistes de l'habitat en utilisant aussi la fenêtre spatiale (voir les paragraphes précédents). La β -diversité correspond à la diversité des espèces entre un ensemble de sites et est le résultat de deux composantes, le remplacement des espèces *sensu stricto* et l'imbrication (BASELGA, 2010). Le remplacement d'espèces *sensu lato* entre deux communautés, A et B, peut résulter d'une simple différence de taille de la communauté si B comprend moins d'espèces. Dans ce cas, une partie du remplacement observé est due au fait que la composition de B soit imbriquée dans la composition de A. Autrement dit, une simple perte d'espèces de A à B génère une modification de la composition due à une variation de la taille de la communauté. En revanche, le remplacement des espèces *s.s.* correspond aux espèces qui ne sont pas partagées par les deux communautés, c'est-à-dire résultant du remplacement effectif d'une espèce par une autre. Nous avons d'abord agrégé

les données sur les espèces du niveau du point d'échantillonnage au niveau du site afin d'obtenir des données sur les espèces pour chaque site. Pour calculer la β -diversité sur un nombre constant de sites, nous avons ensuite sélectionné de manière aléatoire 10 sites dans chaque fenêtre spatiale (DEVICTOR et collab., 2010b) et calculé le taux de remplacement des espèces s.s. (dénommé dans le reste du chapitre sous le nom de β -diversité) de l'ensemble des sites de cette fenêtre à l'aide du paquet *R betapart* (BASELGA et ORME, 2012). Nous avons répété cette étape de sélection 10 fois, et nous avons pris la moyenne de la β -diversité.

Nous avons utilisé l'indice de généralisation des espèces (IGE) de GODET et collab. (2015) pour calculer pour chaque communauté l'indice de généralisation de la communauté (IGC). L'IGE correspond à la valeur de spécialisation d'habitat d'une espèce indépendamment de son abondance et de son aire de répartition, et l'IGC à la spécialisation d'habitat moyenne des espèces d'un assemblage donné, pondérée par leurs abondances locales.

Indices de réseaux d'associations vs. β -diversité et IGC

Nous avons enfin analysé les relations spatiales entre la β -diversité et les trois indices de réseau d'association ainsi que les relations spatiales entre l'IGC et les indices de réseau en réalisant des modèles additifs généralisés (MAG) pour évaluer la relation linéaire entre chacun des trois indices de réseau et la β -diversité ou l'IGC, tout en modélisant explicitement l'autocorrélation spatiale (voir fiche 2 en annexe). En d'autres termes, pour tester le lien entre les valeurs spatiales des indices de réseau et la β -diversité, chaque indice de réseau d'association (I, A et C) a été successivement considéré comme la variable de réponse régressée en fonction de la β -diversité ou de l'IGC. Nous avons modélisé explicitement l'autocorrélation spatiale à l'aide d'un produit de tenseur d'un spline de régression de plaque mince basé sur les coordonnées géographiques des sites, en suivant WOOD (2003, 2017). Comme la richesse en espèces peut influencer les indices de réseau, nous avons ajouté la richesse en espèces comme variable explicative pour démêler l'effet de la β -diversité ou de l'IGC, de l'effet de la richesse en espèces sur les indices de réseau. En outre, comme une partie des résultats pourrait être due, du moins dans une certaine mesure, à des relations structurelles entre les indices d'association et la β -diversité, nous avons aussi testé si les relations obtenues pouvaient être dues à une redondance intrinsèque entre les indices de réseau et la β -diversité en utilisant des données simulées et permutées (voir le matériel supplémentaire 4).

À l'aide d'un MAG similaire, nous avons également testé la relation temporelle entre les tendances des trois indices de réseau d'association et la tendance de la β -diversité ou de l'IGC (en tenant compte de la tendance de la richesse en espèces) en utilisant les tendances mesurées par les fenêtres spatiales. Comme les limites de la substitution espace-temps (c'est-à-dire se fonder

uniquement sur le gradient spatial pour déduire les relations temporelles) sont bien documentées (DAMGAARD, 2019), cette étape finale était donc essentielle pour soutenir les résultats de l'analyse spatiale. Cependant, en raison de la limitation des données, cette analyse temporelle n'a été possible qu'à l'échelle nationale et non dans chacun des principaux types d'habitats.

Résultats sur les associations spatiales

Associations entre espèces à partir des coabondances

Nous avons trouvé 8,1% d'associations positives, 38,3% d'associations négatives, et 53,6% d'associations non significatives. 40% des paires d'espèces présentaient des associations qualitativement constantes (c'est-à-dire des associations significatives qui étaient positives ou négatives dans plus de 90% des cas) entre les combinaisons d'habitats et de régions biogéographiques. En moyenne, chaque espèce était associée à 1 à 93 autres espèces (moyenne = 41, écart-type = 26) avec des variations entre les habitats et les régions biogéographiques (associations disponibles dans le matériel supplémentaire 5). En particulier, dans les milieux forestiers, nous avons trouvé 4,3% d'associations positives (par exemple, entre le Torcol fourmilier (*Jynx torquilla*) et le Pic épeichette (*Dryobates minor*)), 28,7% d'associations négatives (par exemple entre le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) et le Coucou gris (*Cuculus canorus*)) et 67,0% d'associations non significatives. Dans les milieux agricoles, nous avons trouvé 7,8% d'associations positives (par exemple, entre l'Alouette calandre (*Melanocorypha calandra*) et l'Alouette des champs (*Alauda arvensis*)), 29,1% d'associations négatives (par exemple, entre la Perdrix rouge (*Alectoris rufa*) et la Perdrix grise (*Perdix perdix*)) et 63,1% d'associations non significatives. Dans les milieux urbanisés, nous avons trouvé 4,6% d'associations positives (par exemple entre le Moineau domestique (*Passer domesticus*) et la Tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*)), 30,1% d'associations négatives (par exemple, entre le Moineau domestique (*Passer domesticus*) et la Corneille noire (*Corvus corone*)) et 64,7% d'associations non significatives.

Relation générale entre les indices de réseaux d'associations, la β -diversité et le IGC dans l'espace et le temps

Dans l'espace, l'intensité est liée positivement à la β -diversité (Fig. 3.4a) et négativement à l'IGC (Fig. 3.4d). L'attractivité est liée de manière négative à la β -diversité (Fig. 3.4b) et de manière non significative à l'IGC (Fig. 3.4e). La structure de la clique est liée positivement à la β -diversité (Fig. 3.4c) et négativement à l'IGC (Fig. 3.4f). Les résultats du modèle sont présentés dans le tableau 3.1.

Dans le temps, la tendance temporelle de l'intensité n'est pas significativement liée à la ten-

dance temporelle de la β -diversité mais est négativement liée à la tendance de l'IGC. La tendance temporelle de l'attractivité est liée négativement à la tendance de la β -diversité et à la tendance temporelle de l'IGC. La tendance de la structure de clique n'est pas liée de manière significative à celle de la β -diversité ni à celle de l'IGC. Ces résultats sur les tendances temporelles corroborent la relation trouvée ci-dessus avec les valeurs spatiales de l'attractivité mais pas pour l'intensité ou la structure de clique.

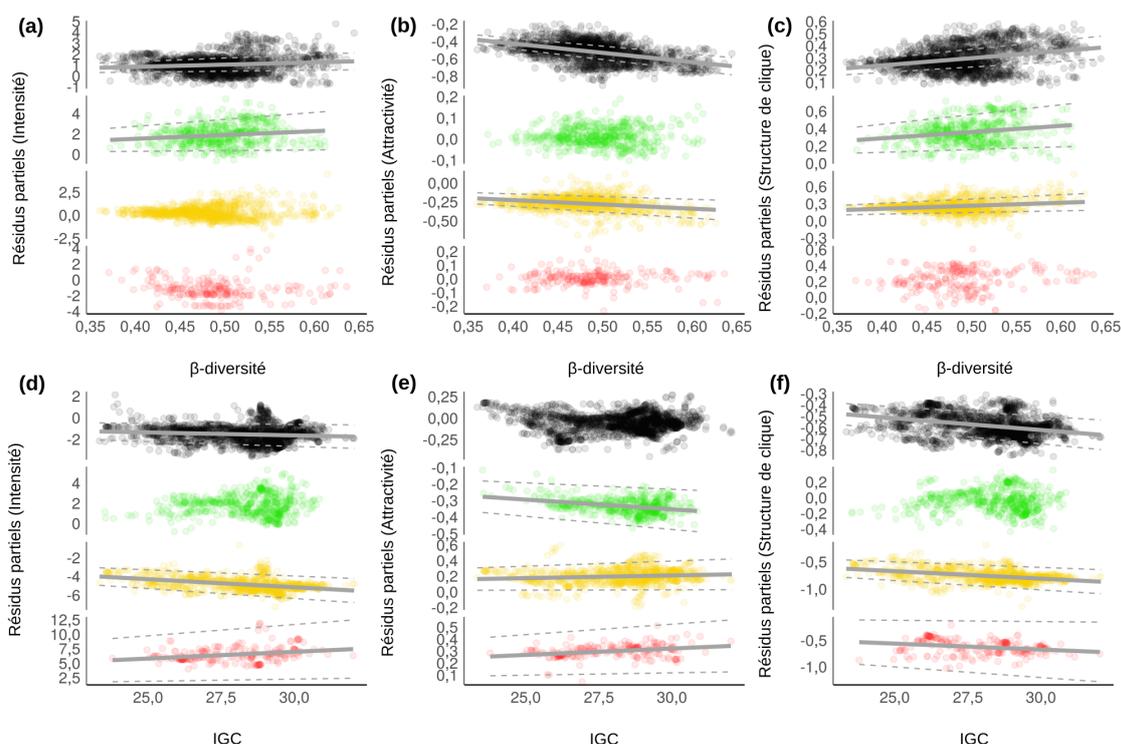


FIGURE 3.4 – Relations entre les indices de réseau et la β -diversité et l'IGC pour tous les habitats (points noirs), les milieux forestiers (points verts), les milieux agricoles (points jaunes) et les milieux urbanisés (points rouges). Première ligne : relations entre (a) intensité et β -diversité, (b) attractivité et β -diversité, (c) structure de clique et β -diversité. Deuxième ligne : relation entre (d) intensité et IGC, (e) attractivité et IGC, (f) structure de clique et IGC. Les points correspondent aux résidus partiels des modèles de régression en fonction des variables explicatives (β -diversité et IGC) et les lignes de régression (lignes continues) avec les intervalles de confiance (lignes pointillées) sont indiquées lorsque les résultats sont significatifs.

Relation entre les indices de réseaux d'associations, la β -diversité et le IGC par habitat

Dans les milieux forestiers, l'intensité est liée de manière positive à la β -diversité mais pas à l'IGC (Tab. 3.1, Fig. 3.4). L'attractivité n'est pas liée de manière significative à la β -diversité et est liée négativement à l'IGC. La structure de clique est liée positivement à la diversité mais pas à l'IGC.

Dans les milieux agricoles, l'intensité n'est pas liée de manière significative à la β -diversité et est liée négativement à l'IGC (Tab. 3.1, Fig. 3.4). L'attractivité est liée négativement à la β -diversité et positivement à l'IGC. La structure en clique est liée positivement à la β -diversité et négativement à l'IGC.

Dans les milieux urbanisés, l'intensité n'est pas liée de manière significative à la β -diversité et est positivement liée à l'IGC (Tab. 3.1, Fig. 3.4). L'attractivité n'est pas liée de manière significative à la β -diversité mais est positivement liée à l'IGC. La structure en clique n'est pas liée de manière significative à la β -diversité mais est liée négativement à l'IGC.

Tous les habitats	β -diversité	Erreur std.	t value	p-value	r^2	dl
Intensité	2,06	0,60	3	< 0,05	0,72	1943
Attractivité	-1,06	0,08	-14	< 0,05	0,77	1943
Structure de clique	0,60	0,07	8	< 0,05	0,78	1943
	Tendance de la β -diversité	Erreur std.	t value	p-value	r^2	dl
Tendance de l'intensité	0,13	0,20	1	0,5	0,38	530
Tendance de l'attractivité	-0,10	0,03	-3	< 0,05	0,18	484
Tendance de la structure de clique	0,01	0,01	1	0,43	0,73	612
	IGC	Erreur std.	t value	p-value	r^2	dl
Intensité	-0,05	0,02	-3	< 0,05	0,72	1945
Attractivité	-2.10^{-3}	2.10^{-3}	-1	0,36	0,75	1945
Structure de clique	-0,02	2.10^{-3}	-10	< 0,05	0,78	1945
	Tendance de l'IGC	Erreur std.	t value	p-value	r^2	dl
Tendance de l'intensité	-0,38	0,03	-11	< 0,05	0,46	813
Tendance de l'attractivité	-0,05	0,01	-9	< 0,05	0,35	722
Tendance de la structure de clique	-2.10^{-3}	2.10^{-3}	-1	0,29	0,68	896
Milieux forestiers	β -diversité	Erreur std.	t value	p-value	r^2	dl
Intensité	3,74	1,53	2	< 0,05	0,57	548
Attractivité	0,02	0,07	0	0,74	0,71	548
Structure de clique	0,72	0,20	4	< 0,05	0,76	548
	IGC	Erreur std.	t value	p-value	r^2	dl
Intensité	0,06	0,05	1	0,18	0,57	548
Attractivité	-0,01	2.10^{-3}	-6	< 0,05	0,73	548
Structure de clique	-2.10^{-3}	6.10^{-3}	0	0,80	0,76	548
Milieux agricoles	β -diversité	Erreur std.	t value	p-value	r^2	dl
Intensité	0,60	0,70	1	0,39	0,49	987
Attractivité	-0,57	0,10	-5	< 0,05	0,84	987
Structure de clique	0,52	0,12	4	< 0,05	0,70	987
	IGC	Erreur std.	t value	p-value	r^2	dl
Intensité	-0,17	0,02	-9	< 0,05	0,52	988
Attractivité	7.10^{-3}	3.10^{-3}	2	< 0,05	0,84	988
Structure de clique	-0,03	3.10^{-3}	-8	< 0,05	0,71	988
Milieux urbanisés	β -diversité	Erreur std.	t value	p-value	r^2	dl
Intensité	-2,53	2,70	-1	0,35	0,58	221
Attractivité	0,01	0,13	0	0,96	0,80	221
Structure de clique	0,45	0,31	1	0,14	0,55	221
	IGC	Erreur std.	t value	p-value	r^2	dl
Intensité	0,23	0,08	3	< 0,05	0,59	221
Attractivité	0,01	3.10^{-3}	3	< 0,05	0,81	221
Structure de clique	-0,02	0,01	-3	< 0,05	0,56	221

TABLEAU 3.1 – Résumé des résultats des modèles GAM, estimations des coefficients (β – *diversity* ou IGC), erreurs standard (*Erreur std.*), *t value* associée, niveau de significativité (*p-value*), qualité de l'ajustement (r^2) et degré de liberté (*dl*).

Discussion intermédiaire

L'homogénéisation biotique (c'est-à-dire le remplacement d'une diversité d'espèces principalement spécialisées par quelques généralistes (MCKINNEY et LOCKWOOD, 1999)) générée par les changements globaux en cours (DEVICTOR et collab., 2008; GODET et collab., 2015; LOCKWOOD et collab., 2000) est considérée comme l'un des aspects les plus largement répandus de la crise de la biodiversité (OLDEN et collab., 2004). A l'échelle locale, nous avons mesuré l'homogénéisation des communautés d'oiseaux comme une diminution de la β -diversité (MCGILL et collab., 2015) dans l'espace et le temps tout en considérant les changements dans la proportion de généralistes de l'habitat. Dans ce chapitre, des relations claires ont été mises en évidence entre l'homogénéisation des espèces et les changements affectant les associations interspécifiques. Ces relations ont pu être révélées grâce à la reconstruction des réseaux d'association à partir des données de coabondance et à la capacité de suivre les modifications de la structure de ces réseaux d'association. Nous avons montré que l'homogénéisation biotique était liée à une intensité et une structure de clique plus faibles, et à une attractivité plus positive. En d'autres termes, des zones plus similaires en termes de composition en espèces abritent des associations plus faibles et relativement plus positives mais des réseaux d'association moins structurés.

Plusieurs études ont montré de manière récurrente les difficultés à utiliser les associations entre espèces comme des estimations fiables des interactions entre espèces (BLANCHET et collab., 2020; FREILICH et collab., 2018; SANDER et collab., 2017). Les associations interspécifiques sont en effet potentiellement affectées par des filtres non biotiques et certains types d'interactions entre espèces restent inaccessibles à partir de la cooccurrence, par exemple l'amensalisme (MORALES-CASTILLA et collab., 2015). Bien que notre méthodologie tienne compte des filtres non biotiques, elle reste soumise aux effets résiduels de ces filtres et à des processus additionnels liés aux traits d'histoire de vie (par exemple, la capacité de dispersion). Cela signifie que certaines des associations interspécifiques que nous avons trouvées sont encore susceptibles de résulter, par exemple, d'un filtrage par un grain d'habitat plus fin, par exemple l'association négative entre le Grimpeur des jardins (*Certhia brachydactyla*) et le Rouge-gorge familier (*Erithacus rubecula*) est probablement due à la préférence de ce dernier pour les jeunes forêts alors que le premier se trouve plutôt dans les vieux peuplements (LAILOLO et collab., 2004). Un autre difficulté est celle d'estimer la variation temporelle des associations entre espèces à partir des données de cooccurrence car, actuellement, seuls les modèles d'espace d'état peuvent permettre de quantifier les interrelations entre espèces dans des environnements variables (DEYLE et collab., 2016) et cette approche nécessite de longues séries temporelles généralement non disponibles sur plusieurs sites et à grande échelle. Cela nous a empêché d'estimer les variations temporelles des associations, bien que les

interactions entre espèces puissent varier à court (OLESEN et collab., 2008; PRICE et collab., 2005) et à long terme (LI et WALLER, 2016; LYONS et collab., 2016) notamment en réponse aux changements environnementaux (BIMLER et collab., 2018; CLARK et collab., 2018; RICO-GRAY et collab., 2012).

En dépit de ces limitations, notre approche a permis de capturer des associations par paires dont une partie peut être directement reliée aux connaissances existantes sur le comportement et les interactions entre espèce d'oiseaux. Par exemple, les associations négatives à l'intérieur de la guildes des *Parus*, en particulier entre le Roitelet huppé (*Regulus regulus*) et les Mésanges boréales et huppée (*Poecile montanus*, *Lophophanes cristatus*) peuvent être liées au comportement de dominance de ces deux dernières espèces qui conduisent à l'exclusion spatiale du Roitelet huppé (ALATALO et collab., 1985). L'association négative entre le Pinson des arbres et le Coucou gris peut être liée au choix du Pinson des arbres pour l'emplacement du site de reproduction en vue de réduire le parasitisme du Coucou gris (TOLVANEN et collab., 2017). Les associations négatives entre la Grive draine (*Turdus viscivorus*) et le Merle noir (*Turdus merula*) ou le Pic épeiche (*Dendrocopos major*) peuvent être le résultat de la territorialité de ces deux espèces comme le rapporte SKÓRKA et WÓJCIK (2005), tandis que l'association négative entre la Perdrix rouge et la Perdrix grise est en accord avec la compétition interspécifique rapportée par RINAUD et collab. (2020). L'association positive entre le Grimpereau des bois (*Certhia familiaris*) et le Roitelet huppé peut résulter de l'exploitation du Grimpereau des bois qui utilise les informations données par vigilance élevée des espèces de la guildes des *Parus* (HENDERSON, 1989). L'association positive entre le Torcol fourmilier et le Pic épeichette peut être liée à la réutilisation des cavités du Pic épeichette par le Torcol fourmilier (PAKKALA et collab., 2019). L'Alouette calandre et l'Alouette des champs, positivement associées, sont connues pour s'attirer réciproquement (DELGADO et collab., 2013), de même que le Moineau domestique et la Tourterelle turque (SKÓRKA et collab., 2016). Outre ces exemples, les indices de réseaux d'association que nous avons utilisés correspondent à des indices agrégés qui sont susceptibles de fournir un estimateur des interactions plus fiable que les associations isolées (BARNER et collab., 2018) et donc utiles pour explorer les moteurs des changements dans les communautés écologiques, même en considérant l'écart conceptuel entre les associations interspécifiques et les interactions entre espèces. Nous sommes donc convaincu que les associations entre espèces mesurées ici englobent des informations pertinentes sur la structure de ces communautés et ses changements dans l'espace et le temps.

Les réseaux d'interactions détaillées entre les oiseaux sont restés limités aux communautés locales (ORCHAN et collab., 2013) et à des réseaux d'associations centrés sur certains assemblages forestiers (LANE et collab., 2014; MOKROSS et collab., 2014). Nos résultats incluant des communautés de différents habitats et à large échelle soulignent que l'homogénéisation biotique et les

modifications des réseaux d'association ne sont pas des processus indépendants, ce qui met en lumière une autre répercussion des changements environnementaux et de l'homogénéisation des communautés d'espèces (voir également [LI et collab. \(2018\)](#)). Globalement, l'intensité des associations diminue avec l'homogénéisation biotique (l'intensité augmente avec la β -diversité et diminue avec l'IGC), ce qui implique que les communautés homogénéisées sont principalement composées d'espèces généralistes de l'habitat qui sont faiblement associées entre elles. Le lien entre la β -diversité et l'IGC (voir le matériel supplémentaire 6) correspond à un processus général visible au niveau européen ([LE VIOL et collab., 2012](#)) dans lequel les espèces contribuant à augmenter la similarité de la communauté sont plus susceptibles d'être des généralistes de l'habitat. De plus, comme l'attractivité diminue avec la β -diversité, cela implique que dans les communautés différenciées (par opposition aux communautés homogénéisées), les associations négatives sont prédominantes. Cela pourrait résulter, en particulier, d'un comportement compétitif, par exemple pour l'emplacement du nid ou la nourriture, comme cela a été constaté précédemment dans les communautés d'oiseaux ([LANE et collab., 2014](#); [ORCHAN et collab., 2013](#)). Enfin, la structure de clique diminue avec l'homogénéisation biotique (la structure de clique augmente avec la β -diversité et diminue avec l'IGC), ce qui suggère que les communautés différenciées ont tendance à avoir des structures de réseau plus complexes que les communautés homogénéisées. En d'autres termes, le filtre eltonien étant de moins en moins visible, l'homogénéisation biotique façonne des réseaux d'association moins denses dans des communautés où les généralistes sont plus faiblement associés.

Cependant, les tendances observées entre les indices de réseau et la biodiversité ne sont pas les mêmes dans tous les habitats. Dans les zones forestières, la β -diversité était plus élevée que dans les autres habitats et n'était pas liée à l'abondance relative des généralistes par rapport aux spécialistes (voir le matériel supplémentaire 6). Cela indique que les communautés forestières sont principalement composées d'espèces ayant le même niveau de spécialisation, comme cela a déjà été constaté dans l'avifaune française ([JULLIARD et collab., 2006](#)). Plus particulièrement, les spécialistes sont regroupés avec d'autres spécialistes fonctionnellement proches et les généralistes avec d'autres généralistes fonctionnellement proches (voir les détails dans le matériel supplémentaire 7). Dans les communautés forestières différenciées (avec une majorité de spécialistes ou de généralistes), les associations sont plus fortes et forment des réseaux plus complexes. Cependant, les associations sont plus négatives dans les communautés de généralistes de l'habitat que dans les communautés de spécialistes, ce qui implique que l'information sociale doit être relativement plus importante chez les spécialistes de l'habitat et la compétition chez les généralistes.

À l'inverse, dans les zones plus perturbées, telles que les milieux urbanisés, l'intensité des associations et la β -diversité ne sont pas liées. L'intensité est même négativement liée à la propor-

tion de spécialistes de l'habitat. Les communautés les plus différenciées ont en effet été modelées par le fort filtre environnemental formé par l'environnement urbain. Ce filtre a sélectionné principalement des espèces spécialisées, considérées comme des gagnants urbains (GUETTÉ et collab., 2017), formant des communautés différenciées d'espèces capables de s'adapter à cet environnement. Un tel filtre sélectionnant les spécialistes dans les zones perturbées a pu être montré sur certaines espèces d'oiseaux récemment (GAÜZÈRE et collab., 2020). Mais ces spécialistes sont fonctionnellement éloignés les uns des autres et, par conséquent, ils n'interagissent pas fortement car ils ne *connaissent* pas les autres espèces (MÖNKKÖNEN et collab., 2017). Les informations sociales pouvant être partagées par ces espèces sont donc limitées, expliquant la faible attractivité observée. Cela conduit à un scénario dans lequel les communautés différenciées et avec des spécialistes sont composées d'espèces faiblement et négativement associées, sélectionnées pour leur capacité à subsister dans un environnement fortement modifié par l'homme, formant des réseaux d'association épars. En d'autres termes, le filtre grinellien semble l'emporter fortement sur le filtre eltonien dans ces communautés. Les communautés des milieux agricoles présentent, elles, des niveaux intermédiaires de diversité et de spécialisation par rapport aux deux autres types d'habitats. L'intensité des associations n'est pas liée à la diversité des espèces mais à la quantité de spécialistes de l'habitat. Les spécialistes, dans les communautés différenciées, sont également plus négativement associés et forment des réseaux d'association plus complexes. L'homogénéisation biotique des milieux agricoles semble donc se faire aux dépens des spécialistes de l'habitat qui sont en compétition, tout en remodelant les réseaux d'association vers des espèces généralistes faiblement et moins négativement associées, formant des réseaux d'association épars.

En résumé, l'exploration du devenir des associations entre espèces met en lumière une nouvelle dimension du processus d'homogénéisation biotique, en plus de l'homogénéisation de la composition des espèces, car les communautés homogénéisées ont, en général, des réseaux d'association plus faibles, moins négatifs et plus simples. L'utilisation des associations interspécifiques peut également aider à discriminer entre plusieurs formes d'homogénéisation biotique qui ont eu lieu dans différents habitats dans lesquels le rôle des filtres grinelliens et eltoniens varie. La prise en compte des associations entre espèces a mis en évidence le fait que les communautés différenciées, même lorsqu'elles sont composées de spécialistes de l'habitat, peuvent cacher des processus très différents aboutissant soit à des réseaux complexes et fortement associés, soit à des réseaux d'association très épars.

Combiner associations spatiales et temporelles

Le premier temps de ce chapitre s'est concentré sur la mesure et l'analyse des changements des associations entre espèces mesurées à partir de données de coabondance spatiale. Bien que cette approche repose sur la théorie de la coexistence et les règles d'assemblage des communautés (HILLERISLAMBERS et collab., 2012; LETTEN et collab., 2017) pour distinguer l'effet du filtre biotique (c'est-à-dire des interactions) des autres filtres (par exemple, le filtrage de l'habitat), la pertinence des associations spatiales en tant qu'estimateurs significatifs des interactions écologiques a été critiquée. En effet, de nombreux processus non biotiques non contrôlés peuvent encore influencer les cooccurrences d'espèces (par exemple, la dispersion, l'habitat, la phylogéographie) (BARNER et collab., 2018; FREILICH et collab., 2018; SANDER et collab., 2017). Une autre famille de méthodes a, en parallèle, été proposée pour estimer les interactions entre espèces et repose sur la synchronie ou l'asynchronie des cofluctuations temporelles entre les espèces pour déterminer l'effet d'une espèce sur une autre. Néanmoins, la recherche d'interactions entre espèces basées sur leur dynamique temporelle est sujette à des corrélations artéfactuelles dues, par exemple, à un forçage environnemental commun (effet Moran (MORAN, 1953)). Pour remédier aux limites des approches corrélatives dues à ces corrélations artéfactuelles, de nouvelles méthodes se concentrent désormais sur l'identification des interactions entre espèces en détectant la causalité entre les séries temporelles des espèces. Ces méthodes comprennent la cartographie convergente croisée (CCC) (SUGIHARA et collab., 2012) et le S-map (DEYLE et collab., 2016), utilisés dans le deuxième chapitre, et qui permettent de déduire si une série temporelle est susceptible d'être prédite par une autre et comment les deux sont quantitativement liées. Par exemple, en utilisant ces deux méthodes, il a été possible d'identifier des associations temporelles quantitatives par paires dans une communauté de poissons (USHIO et collab., 2018). Bien que l'application et la pertinence des techniques CCC et S-map à d'autres systèmes empiriques restent à tester (COBEY et BASKERVILLE, 2016), elles constituent des approches intéressantes pour compléter les méthodes de cooccurrence spatiale et déduire les interactions entre espèces.

Le couplage des analyses de cooccurrence spatiale et de cofluctuation temporelle pourrait constituer un pas en avant pour remédier à leurs propres limites et pour déduire la nature et la force des associations entre espèces, mais jusqu'à présent, ces deux approches n'ont jamais été appliquées ensemble. Étant donné que les associations spatiales et temporelles contiennent des signaux écologiques différents sur les interactions entre espèces, leur analyse conjointe devrait en effet conduire à des estimations plus robustes des associations interspécifiques (Fig. 3.5). Par exemple, une association positive provenant de la cooccurrence spatiale pourrait résulter d'une interaction positive entre les deux espèces due à la facilitation (ARNHOLD et collab., 2019), ou d'un

chevauchement de niche, les deux espèces coexistant dans des endroits où une ressource importante est disponible pour les deux. L'association entre espèces estimée à partir des cofluctuations temporelles pourrait aider à identifier la nature de l'interaction entre ces deux espèces : une association temporelle positive (carré supérieur droit de la figure 3.5) impliquerait une facilitation, tandis qu'une association temporelle négative (carré inférieur droit de la figure 3.5) une compétition. Au contraire, si les dynamiques temporelles des espèces ne sont pas associées (ligne horizontale dans la figure 3.5), l'association spatiale positive détectée entre les deux espèces pourrait simplement résulter d'un chevauchement de niche.

Une façon de vérifier si les associations entre espèces, estimées en couplant les approches spatiales et temporelles, sont écologiquement significatives est de s'appuyer sur la théorie d'assemblage des communautés en revenant aux traits. En effet, les processus d'assemblage des communautés biotiques devraient théoriquement influencer sur la distance fonctionnelle ou d'habitat par paire et, de la même manière, jouer sur l'association interspécifique estimée. Les espèces ayant des traits fonctionnels ou des habitats similaires peuvent soit avoir tendance à s'exclure les unes des autres en raison de la compétition pour les ressources, selon l'hypothèse de similarité limitante (ABRAMS, 1975; MACARTHUR et LEVINS, 1967; MARTIN et BONIER, 2018), soit interagir positivement par l'échange d'informations sociales et les processus de facilitation (GIL et collab., 2017; SCHMIDT et collab., 2010; SEPPÄNEN et collab., 2007). En fonction du conservatisme des traits parmi les espèces considérées, un phénomène similaire est attendu pour les distances phylogénétiques entre les espèces : les espèces étroitement apparentées devraient interagir plus ou moins que les espèces apparentées de façon plus lointaine (KRAFT et collab., 2007). Globalement, les espèces fonctionnellement proches les unes des autres (ou étroitement liées au niveau de la phylogénie) ou vivant dans des habitats similaires devraient donc interagir plus fortement, que ce soit positivement ou négativement (MÖNKKÖNEN et collab., 2017; STOUFFER et collab., 2012). De tels processus ont été documentés pour des paires spécifiques chez les oiseaux (FORSMAN et THOMSON, 2008; MAGRATH et collab., 2015; THOMSON et collab., 2003), ou des communautés locales (ORCHAN et collab., 2013). Mais les changements dans les réseaux d'association chez les oiseaux restent principalement évalués en se fondant sur l'hypothèse de substitution espace-temps (Damgaard 2019), dans laquelle les changements temporels sont extrapolés à partir de comparaisons entre des communautés spatialement réparties entre différents environnements (LANE et collab., 2014; MOKROSS et collab., 2014).

Dans ce second temps du chapitre, nous avons testé si et comment les réseaux d'associations construits à partir des associations interspécifiques spatio-temporelles changent dans le temps en utilisant l'exemple des communautés d'oiseaux françaises. Comme la composition et l'état des communautés d'oiseaux sont profondément modifiés par les changements globaux (GAÜZÈRE

et collab., 2015; KAMPICHLER et collab., 2012), les réseaux d'association sous-jacents sont susceptibles d'être également impactés. Nous avons d'abord estimé les associations par paires en combinant à la fois la méthode utilisant les cooccurrences présentée au début du chapitre et les séries temporelles, en utilisant les données du STOC entre 2001 et 2017. Cette approche pour estimer les réseaux d'associations interspécifiques est censée fournir une estimation des interactions permettant de suivre les modifications du réseau d'interactions entre espèces dans les communautés à partir d'observations à grande échelle, nous avons testé la signification écologique des associations spatiales et temporelles en utilisant les hypothèses théoriques quant à leurs relations avec la similarité fonctionnelle, phylogénétique et la préférence d'habitat. Nous avons ensuite suivi les changements temporels dans le type et le nombre d'associations entre espèces au sein des communautés locales à l'échelle nationale pendant 17 ans afin d'étudier si les communautés d'oiseaux deviennent plus ou moins densément connectées au fil du temps.

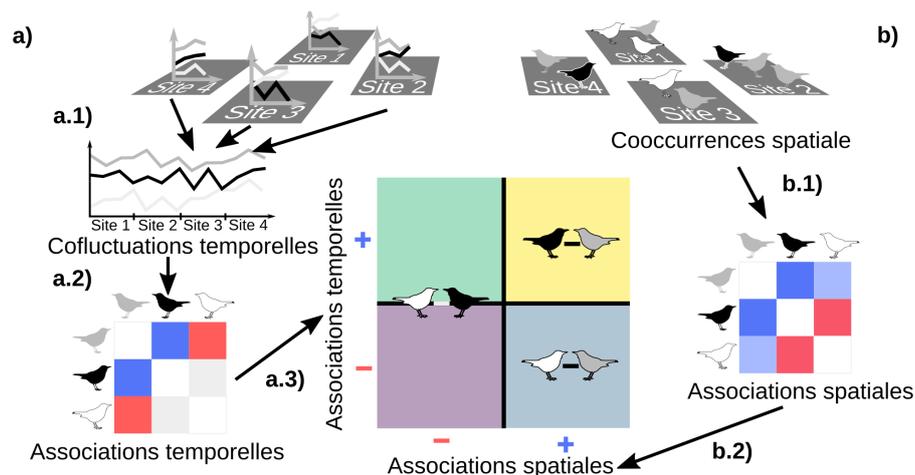


FIGURE 3.5 – Des données spatio-temporelles aux associations interspécifiques. a) Les données d'abondance temporelle et b) spatiale de 109 espèces d'oiseaux (trois espèces d'oiseaux (blanc, gris et noir) sont représentées à titre d'exemple) provenant de 1969 sites (quatre sites (1-4) sont représentés à titre d'exemple) sont utilisées pour obtenir des associations interspécifiques spatiales et temporelles. a.1) et a.2) L'analyse des co-fluctuations temporelles des séries temporelles fournit a.3) les associations temporelles entre espèces (positive en bleu, négative en rouge, non significative en gris), et b.1) l'analyse des cooccurrences fournit b.2) les associations spatiales des espèces (positive en bleu, négative en rouge). En couplant les méthodes spatiales et temporelles, les associations interspécifiques significatives à la fois dans l'espace et dans le temps sont extraites et séparées en quatre types différents (du haut à gauche au bas à droite) : négatives dans l'espace et positives dans le temps (vert), positives dans l'espace et dans le temps (jaune), négatives dans l'espace et dans le temps (violet) ou positives dans l'espace et négatives dans le temps (cyan). Ces associations spatio-temporelles sont ensuite utilisées pour la reconstruction du réseau d'associations entre espèces. Par exemple, une combinaison d'association spatiale positive et d'association temporelle négative pourrait résulter d'une compétition locale pour l'emplacement des nids. Une association spatiale et temporelle positive pourrait résulter d'un échange d'informations sur la disponibilité de la nourriture ou de stratégies anti-prédateurs partagées.

Matériel et méthodes pour les associations spatio-temporelles

Inférer les associations temporelles entre espèces

Précision sur les associations spatiales entre espèces

Nous avons estimé les associations spatiales entre les espèces d'oiseaux sur les données STOC comme détaillé au début de ce chapitre (et voir fiche 1 en annexe). Afin de limiter tout biais dupliquant l'information temporelle dans le calcul des associations spatiales en plus de sa prise en compte dans les associations temporelles, nous avons utilisé la coabondance moyenne par site sur l'ensemble de la période et non un calcul par an comme dans le premier temps du chapitre. Un TES positif correspond à une association spatiale positive significative de deux espèces dans un habitat et une région biogéographique donnés qui ne pourrait pas être obtenue par hasard.

Associations temporelles entre espèces

Nous avons sélectionné les sites du STOC suivis pendant au moins six années consécutives. Ceci représente le meilleur compromis pour combiner un nombre élevé de sites (766 sites) et des séries temporelles suffisamment longues pour permettre d'évaluer l'association temporelle entre deux espèces. Pour chaque espèce, nous avons reconstruit sa série temporelle sur un site donné en utilisant son abondance enregistrée, fixée à 0 lorsque l'espèce n'a pas été enregistrée pendant une session de suivi du site. Nous avons ensuite suivi USHIO et collab. (2018) pour estimer les associations temporelles entre les espèces en deux étapes.

Étape 1. Inférer les associations temporelles entre espèces. Nous avons déterminé quelles associations étaient significatives en nous basant sur la relation causale entre les séries temporelles d'espèces estimées par cartographie convergente croisée (CCC) (SUGIHARA et collab., 2012). Comme dans le deuxième chapitre, l'idée est que, si les séries temporelles de deux espèces sont causalement liées, cela signifie que l'une affecte l'autre et qu'elles sont donc associées par des types d'interactions uniques ou multiples. La CCC identifie la causalité si nous pouvons prédire la dynamique de l'espèce X en utilisant les séries temporelles de l'espèce Y, c'est-à-dire si l'attracteur de X peut être estimé à partir de l'attracteur de Y. Dans ce cas, l'espèce X a une signature de la dynamique de l'espèce Y, ce qui signifie que l'espèce X affecte l'espèce Y (voir un exemple empirique détaillé dans le matériel supplémentaire 8 et dans TSONIS et collab. (2018)). La CCC aboutit à une valeur de corrélation ρ , décrivant la corrélation entre les deux attracteurs, associée à une p-value pour la significativité. Parce que les séries temporelles disponibles ici sont trop courtes pour pouvoir utiliser la CCC originale, nous avons appliqué la CCC multi-spatiale (package R `multispatialCCM`) (CLARK et collab., 2015) permettant de déterminer la causalité entre des séries tem-

porelles courtes en utilisant les données de plusieurs sites et en utilisant une routine bootstrap pour déterminer ρ . Nous avons utilisé la CCC multi-spatiale sur les 16 348 combinaisons de paires d'espèces, d'habitats et de régions biogéographiques, pour lesquelles la pseudo-série temporelle (c'est-à-dire la série temporelle reconstruite en plaçant côte à côte les données de plusieurs sites) était supérieure à 500 pas de temps (suivant ainsi l'ordre de grandeur des données empiriques utilisées par CLARK et collab. (2015)). Comme ce choix pouvait avoir un impact sur les résultats, nous avons mené les analyses suivantes avec d'autres valeurs seuils, voir le matériel supplémentaire 9. Nous avons utilisé 300 itérations pour la routine bootstrap en raison du temps de calcul (sachant qu'un nombre $>$ à 100 itérations est conseillé). La CCC multi-spatiale nous a donné des paires d'espèces pour lesquelles la série temporelle de l'une était liée de manière causale (au sens de la dynamique des systèmes) à la série temporelle de l'autre. Cependant, si cette première étape permet de déterminer quelles paires d'espèces sont causalement liées, une étape supplémentaire est nécessaire pour quantifier la valeur et le signe de l'association elle-même (en particulier le signe car ρ tend vers 1 lorsque les séries temporelles sont effectivement reliées (DAVID et collab., 2016)).

Étape 2. Estimation de la force des associations temporelles d'espèces. Nous avons donc quantifié les valeurs d'association pour chaque association significative à l'aide de la méthode multivariée S-map (DEYLE et collab., 2016; SUGIHARA, 1994). Dans cette méthode, un attracteur est construit en utilisant des séries temporelles de deux espèces couvrant la même période. Dans le voisinage proche d'un état de l'attracteur (c'est-à-dire autour d'un point donné défini par les abondances des espèces au temps t), la relation entre les séries temporelles des espèces est linéaire, définie comme la dérivée partielle entre les séries temporelles et correspond à la valeur de l'association temporelle entre les deux espèces. Le S-map correspond donc à une régression linéaire multivariée pondérée localement entre les séries temporelles des espèces et donne des valeurs pour chaque pas de temps (voir le matériel supplémentaire 8 pour les détails du calcul). Comme nous avons utilisé des pseudo-séries temporelles provenant de répliquats spatiaux et non des données provenant d'un système unique, nous avons utilisé la moyenne des valeurs d'association temporelle à chaque pas de temps comme une estimation de la valeur moyenne de l'association temporelle entre les deux espèces. Il a en effet été démontré que la valeur moyenne à long terme de l'association estimée à l'aide de S-map converge vers la force de l'interaction dans un modèle dynamique d'équations (USHIO et collab., 2018). Une valeur d'association positive correspond à une association temporelle positive significative entre deux espèces dans un habitat et une région biogéographique donnés, qui ne pourrait pas être obtenue par une corrélation artificielle.

Relier les associations entre espèces aux distances fonctionnelle et phylogénétique et à la préférence d'habitat

Nous avons ensuite cherché à savoir si les associations spatiales et temporelles que nous avons trouvées étaient écologiquement significatives en utilisant les règles d'assemblage des communautés via les traits des espèces. On s'attend à ce que les espèces ayant des traits fonctionnels similaires (ou regroupées d'un point de vue phylogénétique) ou ayant un chevauchement d'habitats important interagissent plus fortement (MÖNKKÖNEN et collab., 2017), soit positivement par l'échange d'informations sociales et les processus de facilitation (GIL et collab., 2017), soit négativement en raison de la compétition pour les ressources selon l'hypothèse de similarité limitante (ABRAMS, 1983). Nous avons d'abord calculé la moyenne des associations entre espèces provenant de différents habitats et zones biogéographiques afin d'obtenir une seule estimation de l'association spatiale par paire d'espèces (et éviter ainsi de donner plus de poids à une paire d'espèce associée dans plusieurs habitats ou régions biogéographiques, voir le détail des distances dans le matériel supplémentaire 10).

Nous avons ensuite vérifié si les associations interspécifiques observées étaient liées aux distances fonctionnelles et phylogénétiques entre les paires d'espèces, ainsi qu'à la distance de spécialisation de l'habitat et au chevauchement des niches d'habitat entre les paires d'espèces (voir les détails dans le matériel supplémentaire 10). On s'attend à une diminution de la valeur absolue des associations interspécifiques par paires lorsque la distance fonctionnelle ou phylogénétique entre les espèces augmente. Cela devrait se traduire par une relation en entonnoir, formé par la diminution des valeurs absolues des associations positives et négatives avec la distance de niche. Une relation similaire est attendue entre les associations interspécifiques et la distance de spécialisation ainsi qu'entre les associations interspécifiques et le chevauchement de niche. Cela s'explique par le fait que les oiseaux vivent préférentiellement dans des communautés partageant un niveau de spécialisation similaire (JULLIARD et collab., 2006) et que les espèces partageant des habitats similaires devraient être plus associées (positivement ou négativement) que les espèces utilisant des habitats différents. Pour tester ces relations, nous avons calculé la régression pour chaque quantile d'associations interspécifiques entre 0,01 et 0,99 en fonction des distances de niches et nous nous attendions à ce que les quantiles supérieurs présentent une relation négative avec la distance et que les quantiles inférieurs présentent un lien positif avec la distance, formant ainsi un entonnoir.

Distances fonctionnelles et phylogénétiques

La distance fonctionnelle a été estimée à l'aide d'un ensemble de données de traits d'histoire de vie pour les oiseaux du Paléarctique (STORCHOVÁ et HOŘÁK, 2018). Les traits d'histoire de vie

sont composés de traits fonctionnels (longueurs de l’oiseau, de l’aile, de la queue, du bec, du tarse, poids, dimorphisme sexuel, taille de la ponte, couvées par an, longueur, largeur et poids de l’œuf, type de jeune, association pendant la nidification, type de nid, construction du nid, système d’accouplement, période d’incubation, sexe d’incubation, territorialité, stratégie de migration (sédentaire, facultative, migrant à courte ou longue distance)), du régime alimentaire (au moins 10 % de ce régime pendant la saison de reproduction folivore, frugivore, granivore, basé sur les arthropodes, sur les autres invertébrés, sur les poissons, sur les autres vertébrés, charognard, omnivore) et des exigences en matière d’habitat (zone de reproduction avec forêt de feuillus, forêt de conifères, bois, arbustes, savane, toundra, prairie, prairies de montagne, roseaux, marécages, désert, eau douce, mer, rochers, zones urbanisées).

Nous avons calculé la diversité fonctionnelle des espèces en suivant [MOUCHET et collab. \(2008\)](#) pour générer une distance de dissimilarité fonctionnelle par paire entre toutes les paires d’espèces ([MOUCHET et collab., 2010](#)). Cette méthode calcule toutes les combinaisons des algorithmes de classification à partir d’une matrice de distance fonctionnelle et fournit le meilleur arbre de consensus, c’est-à-dire celui pour lequel la dissimilarité avec la matrice de distance originale est la plus faible selon l’indice de qualité d’ajustement à la norme 2 ([MÉRIGOT et collab., 2010](#)). Nous avons construit la matrice de distance fonctionnelle initiale en utilisant la distance de Gower, car la matrice des traits contenait à la fois des données qualitatives et quantitatives ([GOWER, 1971](#)). Pour nos données, le meilleur dendrogramme consensuel a été construit en utilisant l’algorithme des groupes de paires non pondérés utilisant la moyenne arithmétique (*en anglais, UPGMA*) (norme 2=3,39, seuil=3,47). À partir de ce dendrogramme, nous avons calculé la distance fonctionnelle cophénétique ([SOKAL et ROHLF, 1962](#)) entre les espèces.

Les arbres phylogénétiques des 242 espèces d’oiseaux ont été évalués à partir de [birdtree.org](#) ([JETZ et collab., 2014](#)). Nous avons estimé l’arbre consensuel à partir de 10 000 arbres en utilisant le package *ape* ([PARADIS et collab., 2004](#)). Nous avons calculé la distance phylogénétique comme la distance cophénétique entre chaque paire d’espèces dans l’arbre consensus.

Chevauchement de niche

Nous avons calculé le chevauchement de niche pour chaque paire d’espèces comme étant le chevauchement entre les distributions de fréquence dans les 19 classes d’habitat de chacune des deux espèces de la paire considérée. Pour ce faire, nous avons utilisé les informations relatives à l’habitat pour chaque point d’échantillonnage et nous avons calculé la distribution de fréquence de chaque espèce sur les 19 classes d’habitat dans l’ensemble des données. Nous avons ensuite calculé la distance du χ^2 , largement utilisée pour comparer les assemblages écologiques ([BEN-SHAHAR et SKINNER, 1988](#); [FLOWER et collab., 1997](#)), pour estimer la distance entre les pro-

de niche d'habitat de chaque espèce. Cette distance caractérise la proximité des profils de distribution des habitats, indépendamment de l'abondance des espèces. Nous avons défini le chevauchement de niche d'habitat comme la similarité entre les profils d'habitat comme suit (Eq. 3.6) et voir le matériel supplémentaire 10) :

$$\begin{aligned} \text{DCN}_{a,b} &= 1 - \chi_{\text{dist},a,b}^2 \\ &= \sqrt{\sum_{j=1}^H \frac{y_t}{y_h} \left(\frac{y_{ah}}{y_a} - \frac{y_{hb}}{y_b} \right)^2} \end{aligned} \quad (3.6)$$

avec $\text{DCN}_{a,b}$ la distance de chevauchement de niche entre les espèces a et b , $\chi_{\text{dist},a,b}^2$ la distance χ^2 entre les profils d'habitat des espèces a et b , H le nombre d'habitats, y_t l'abondance totale des espèces a et b dans tous les habitats, y_h l'abondance des espèces a et b dans l'habitat h , y_{ah} l'abondance de l'espèce a dans h , y_a l'abondance totale de l'espèce a , y_{hb} l'abondance de l'espèce b dans h et y_b l'abondance totale de l'espèce b .

Distance de spécialisation de l'habitat

Pour évaluer le niveau de spécialisation des espèces, nous utilisons l'indice de spécialisation des espèces (ISE) de [JULLIARD et collab. \(2006\)](#) qui correspond à un indice de spécialisation pour chaque espèce d'oiseau basé sur la distribution de leur densité relative parmi les classes d'habitat en France. Nous avons calculé la distance de spécialisation par paire comme la distance euclidienne entre les valeurs de spécialisation (voir les relations entre toutes les distances de niche dans la Fig. S3b).

Dynamique temporelle de la connectance des réseaux d'associations entre espèces

Nous avons suivi l'évolution de la densité des associations entre espèces dans les réseaux d'association, c'est-à-dire l'évolution de la connectance du réseau, au fil du temps. Pour cela, nous avons reconstruit le réseau d'association entre espèces sur chaque site et pour chaque année en utilisant les espèces comme nœuds et les associations comme liens. Les analyses de la connectance du réseau ont été réalisées en utilisant uniquement les associations pour chaque paire, dans chaque habitat et dans chaque zone biogéographique qui étaient significatives à la fois dans l'espace et dans le temps. La connectance correspond à la densité des associations et est mesurée comme le nombre d'associations réalisées parmi les associations possibles ([LANDI et collab., 2018](#)). En d'autres termes, elle correspond au nombre de paires d'espèces associées parmi toutes celles présentes. Comme la taille du réseau peut avoir un impact sur les valeurs de connectance ([BLÜTHGEN et collab., 2006](#)), nous avons corrigé la taille du réseau en utilisant les tailles d'effet

standard (TES) de la connectance (PITTELOUD et collab., 2020). Nous avons généré 200 réseaux d'association entre espèces aléatoires sur chaque site en rééchantillonnant les communautés à partir du pool régional d'espèces, en maintenant l'abondance constante. Les valeurs de SES correspondent à l'écart par rapport à l'attendu aléatoire, ce qui élimine le biais dû à la taille du réseau.

Nous avons ensuite calculé le changement annuel de la connectance dans les réseaux d'association interspécifique en estimant l'effet des années (définies comme une variable explicative) sur la connectance (TES définie comme la variable de réponse). Pour ce faire, nous avons utilisé des modèles additifs généralisés mixtes (MAGM) pour modéliser explicitement l'auto-corrélation spatiale entre les sites à l'aide d'un produit de tenseur d'un spline de régression de plaque mince basé sur les coordonnées géographiques des sites (WOOD, 2003, 2017) (voir fiche 2 en annexe). Comme le nombre de sites suivis change d'une année sur l'autre ainsi que la représentativité de chaque habitat et zone biogéographique, nous avons ajouté les sites, les habitats et les zones biogéographiques comme variables aléatoires.

Un changement dans la connectance peut résulter d'un changement dans le nombre d'associations réalisées ou dans le nombre d'associations potentielles. Par exemple, un déclin de la connectance peut résulter d'une diminution plus forte du nombre d'associations réalisées que du nombre d'associations potentielles ou d'une augmentation plus forte du nombre d'associations potentielles que du nombre d'associations réalisées. Pour distinguer laquelle de ces deux composantes est à l'origine de la variation temporelle de la connectance, nous avons analysé la variation annuelle du nombre d'associations réalisées et d'individus (qui est directement liée au nombre d'associations potentielles) en utilisant le même modèle MAGM que celui décrit ci-dessus.

Résultats sur les associations spatio-temporelles

Associations spatiales et temporelles entre espèces

Parmi les 292 796 associations spatiales potentielles entre 5 886 paires d'espèces d'oiseaux, provenant de quatre régions biogéographiques et de 19 habitats, nous avons trouvé 30% (89 270) d'associations spatiales significatives. Parmi les 16 348 associations interspécifiques temporelles potentielles (c'est-à-dire obtenues à partir de séries chronologiques comportant plus de 500 pas de temps), nous avons trouvé 5% (817) d'associations temporelles significatives. L'approche très conservative consistant à ne prendre en compte que les associations significatives à la fois dans l'espace et dans le temps a permis de sélectionner 1,6% (263) des associations (voir les détails dans le matériel supplémentaire 11). En faisant la moyenne des associations par paire d'espèces afin de tester leurs relations avec les distances fonctionnelles, 96% (5 631) des paires d'espèces étaient significativement associées dans l'espace et 10% (598) significativement associées dans le temps

(voir détails dans la figure 3.6). Parmi ces associations, moyennées par paire d'espèces, toutes les associations significatives dans le temps étaient également significatives dans l'espace. 4% (255) des paires d'espèces n'ont jamais été associées de manière significative ni dans l'espace ni dans le temps.

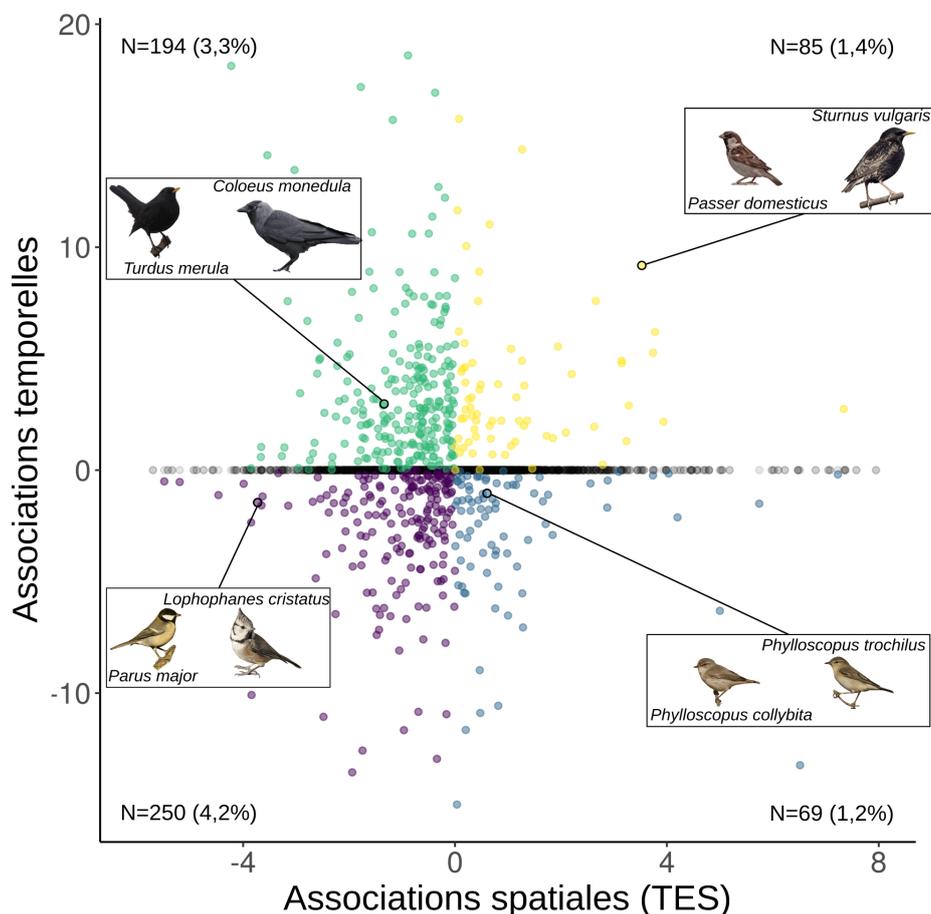


FIGURE 3.6 – Distribution des associations entre toutes les paires d'espèces ($N = 5886$) avec les valeurs moyennes des associations temporelles en fonction des valeurs moyennes des associations spatiales (TES : taille d'effet standard pour les associations spatiales). Les valeurs d'association sont moyennées par paire d'espèces et mises à l'échelle. Les associations non significatives dans l'espace ou dans le temps sont représentées en gris. Toutes les paires d'espèces associées dans le temps ($N = 589$, 10% des paires d'espèces) étaient également associées dans l'espace, ce qui explique l'absence d'une ligne verticale en zéro. Parmi les paires d'espèces significativement associées à la fois dans l'espace et dans le temps, les points verts représentent les associations positives dans le temps mais négatives dans l'espace ($N = 194$, 3,3%), les points jaunes les associations positives dans l'espace et dans le temps ($N = 85$, 1,4%), les points violets les associations négatives dans l'espace et dans le temps ($N = 250$, 4,2%) et les points bleus les associations positives dans l'espace mais négatives dans le temps ($N = 69$, 1,2%). Un exemple pour chaque type d'association est fourni.

Parmi les associations significatives (Fig. 3.6), nous avons trouvé, par exemple, des associations temporelles et spatiales positives entre l'Étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) et le Moineau domestique (*Passer domesticus*), ainsi qu'entre le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) et la Mésange charbonnière (*Parus major*). Des associations spatiales négatives ont été trouvées entre le Grimpereau des jardins (*Certhia brachydactyla*) et le Grimpereau des bois (*Certhia familiaris*) et

des associations spatiales et temporelles négatives ont été observées entre la Mésange charbonnière et la Mésange huppée (*Lophophanes cristatus*). Des associations spatiales positives et temporelles négatives ont été observées entre le Pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*) et le Pouillot fitis (*Phylloscopus trochilus*). Des associations spatiales négatives et temporelles positives ont été trouvées entre le Choucas des tours (*Coloeus monedula*) et le Merle noir (*Turdus merula*).

Distances de niches et associations entre espèces

Dans l'ensemble, nous avons constaté que les relations entre les associations interspécifiques (temporelles et spatiales) et les distances fonctionnelles ou phylogénétiques, la spécialisation des habitats ou le chevauchement des niches répondent aux attendus théoriques établis pour les interactions entre espèces (Fig. 3.7). Plus précisément, la relation en entonnoir attendue a été retrouvée de façon significative entre les associations spatiales ou temporelles et tous les paramètres de similarité entre espèces considérés. Les associations spatiales et temporelles sont liées de manière significative aux distances fonctionnelles et phylogénétiques en décrivant un diagramme en entonnoir (Fig. 3.7a-d). Les associations spatiales et temporelles sont également liées au chevauchement de niche (Fig. 3.7e-f), comme on s'y attend pour les interactions selon la similarité limitante (les interactions devraient être plus négatives avec le chevauchement d'habitat (ABRAMS, 1975; MACARTHUR et LEVINS, 1967)) et l'échange d'informations sociales (les interactions devraient être plus positives avec le chevauchement d'habitat (GIL et collab., 2017; GOODALE et collab., 2010)), un processus fréquemment observé chez les oiseaux (FORSMAN et THOMSON, 2008; MAGRATH et collab., 2015; THOMSON et collab., 2003). Si les associations spatiales n'étaient que le reflet des associations statistiques pilotées par l'habitat, nous aurions pu nous attendre à ce que les espèces partageant une niche d'habitat très similaire soient uniquement associées positivement dans l'espace. Dans un tel cas, il aurait été impossible de distinguer les associations spatiales artéfactuelles des associations plus significatives sur le plan biologique. À l'inverse, nous avons montré que des espèces ayant des exigences très similaires en matière d'habitat pouvaient être fortement associées de manière positive ou négative dans l'espace. Ce schéma a été confirmé par des associations temporelles pour lesquelles la force diminue également avec la distance de chevauchement des niches. Enfin, les associations spatiales et temporelles sont également liées à la distance de spécialisation de l'habitat (Fig. 3.7g-h). En moyenne, les spécialistes d'un habitat donné sont fortement associés, de même que les généralistes avec d'autres généralistes, mais les spécialistes sont faiblement associés aux généralistes. Cela est attendu en raison de la structure des communautés d'oiseaux dans lesquelles les espèces ont tendance à être regroupées en fonction de leur niveau de spécialisation (JULLIARD et collab., 2006).

Quelques exemples peuvent ainsi être fournis. La Mésange charbonnière (*Parus major*) et la

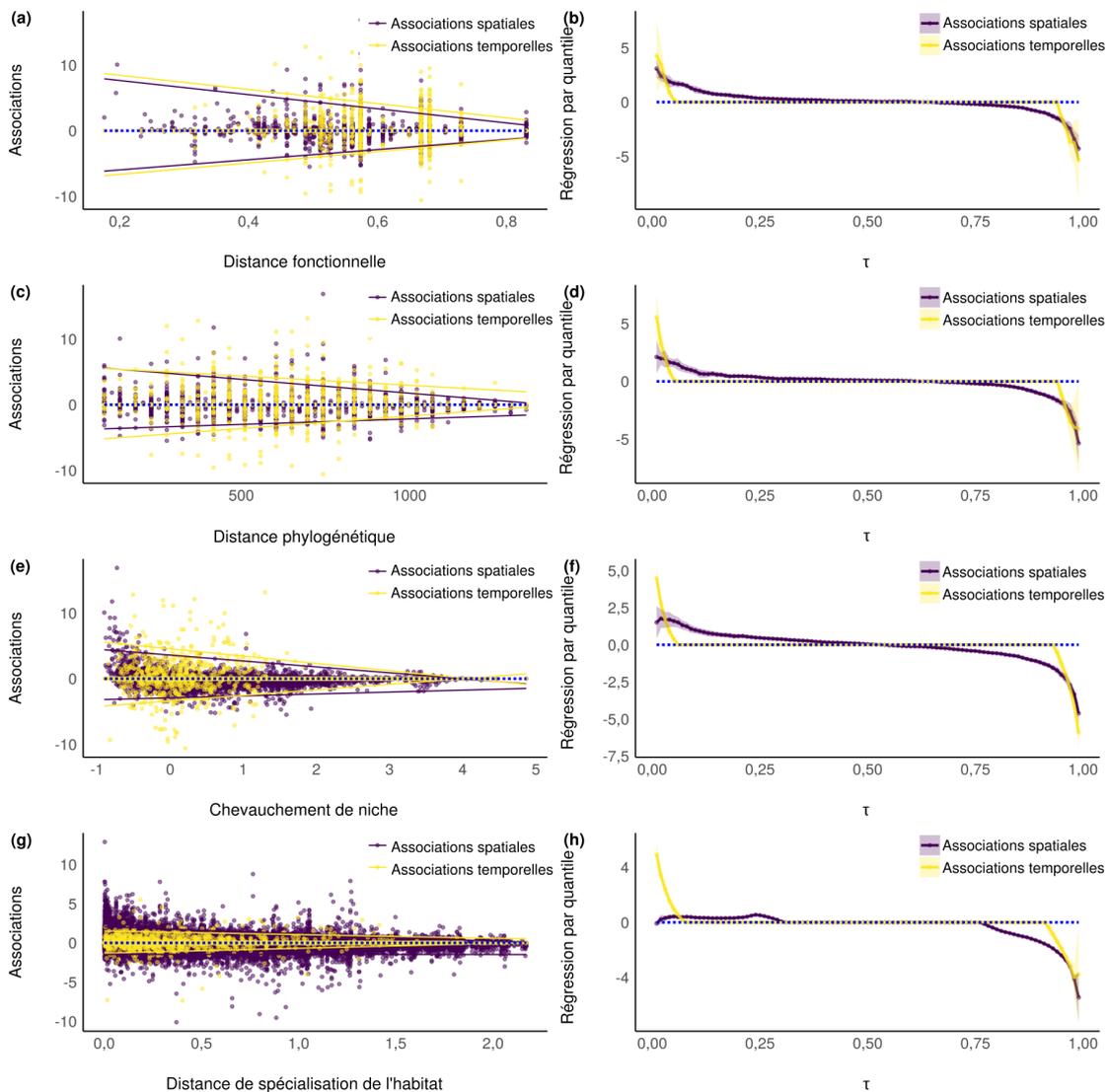


FIGURE 3.7 – Régression par quantile des associations entre espèces sur les distances fonctionnelle, phylogénétique, de chevauchement de niche et de spécialisation de l'habitat. Première ligne, distance fonctionnelle. a) Associations spatiales et temporelles sur la distance fonctionnelle. Les lignes violettes indiquent la régression sur le premier et le dernier quantile significatifs des associations spatiales et les lignes jaunes indiquent la régression sur le premier et le dernier quantile significatifs des associations temporelles. b) Signification des coefficients de régression par quantile des associations spatiales et temporelles pour chaque quantile (τ). Deuxième ligne, distance phylogénétique. c) Associations spatiales et temporelles sur la distance phylogénétique. d) Signification des coefficients de régression par quantile des associations spatiales et temporelles pour chaque quantile (τ). Troisième ligne, chevauchement de niche. e) Associations spatiales et temporelles sur la distance de chevauchement de niche. f) Signification des coefficients de régression par quantile des associations spatiales et temporelles pour chaque quantile (τ). Quatrième ligne, distance de spécialisation de l'habitat. g) Associations spatiales et temporelles sur la distance de spécialisation. h) Signification des coefficients de régression par quantile des associations spatiales et temporelles pour chaque quantile (τ).

Mésange huppée (*Lophophanes cristatus*) sont un exemple de forte association (négative dans l'espace et le temps) entre des espèces fonctionnellement proches. En ce qui concerne la distance phylogénétique, le Pouillot fitis (*Phylloscopus trochilus*) et le Pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*) sont étroitement liées sur le plan phylogénétique et présentent une forte association temporelle négative et une association spatiale positive. En ce qui concerne la distance d'habitat (distance de chevauchement de niche), le Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) et la Mésange charbonnière partagent des exigences similaires en matière d'habitat et ils sont fortement et positivement associés dans l'espace et le temps. À l'inverse, le Lorient d'Europe (*Oriolus oriolus*) et la Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) sont associés négativement dans l'espace et positivement dans le temps alors que leur distance de recouvrement de niche était courte. Enfin, un exemple de forte association entre des espèces ayant des niveaux de spécialisation proches est la forte association dans l'espace et dans le temps dans de multiples habitats (forêts de feuillus, milieux ouverts et zones périurbaines) entre le Chardonneret élégant (*Carduelis carduelis*) et la Fauvette à tête noire qui ont un indice de spécialisation similaire.

Variation temporelle dans les réseaux d'associations entre espèces

Nous avons constaté que les communautés d'oiseaux nicheurs avaient tendance à être de moins en moins densément associées (Fig. 3.8). La connectance des réseaux d'association reconstruits allait de 0 à 0,31 (moyenne = 0,01, écart-type = 0,01) et, après correction du biais lié à la taille du réseau, la connectance (en TES) allait de -1,33 à 28,63 (moyenne = 3,73, écart-type = 3,97) (voir les distributions dans le matériel supplémentaire 12). Le déclin de la connectance entre 2001 et 2017 a été observé à la fois pour la connectance non corrigée (pente = $-5,8 \cdot 10^{-5}$, erreur standard = $1,6 \cdot 10^{-5}$, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,76, r^2 marginal = 0,0005) et pour les TES de la connectance (pente = $-6,6 \cdot 10^{-2}$, erreur standard = $0,7 \cdot 10^{-2}$, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,68, r^2 marginal = 0,01).

Tant le nombre d'associations réalisées que le nombre d'individus ont diminué (pente = -2,31, erreur standard = 0,24, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,74, r^2 marginal = 0,004, et pente = -0,95, erreur standard = 0,09, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,75, r^2 marginal = 0,004, respectivement). Par conséquent, le déclin de la connectance a été causé par un déclin plus fort des associations réalisées que du nombre potentiel d'associations. La diminution du nombre d'individus correspond à un déclin général de l'abondance et est parallèle à la diminution de la richesse spécifique (pente = -0,15, erreur standard = 0,01, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,77, r^2 marginal = 0,005).

La diminution du nombre d'associations réalisées a été observée pour chaque type d'association mais avec des intensités différentes. Les associations négatives dans l'espace et le temps ou négatives dans l'espace et positives dans le temps ont connu une baisse plus forte entre 2001

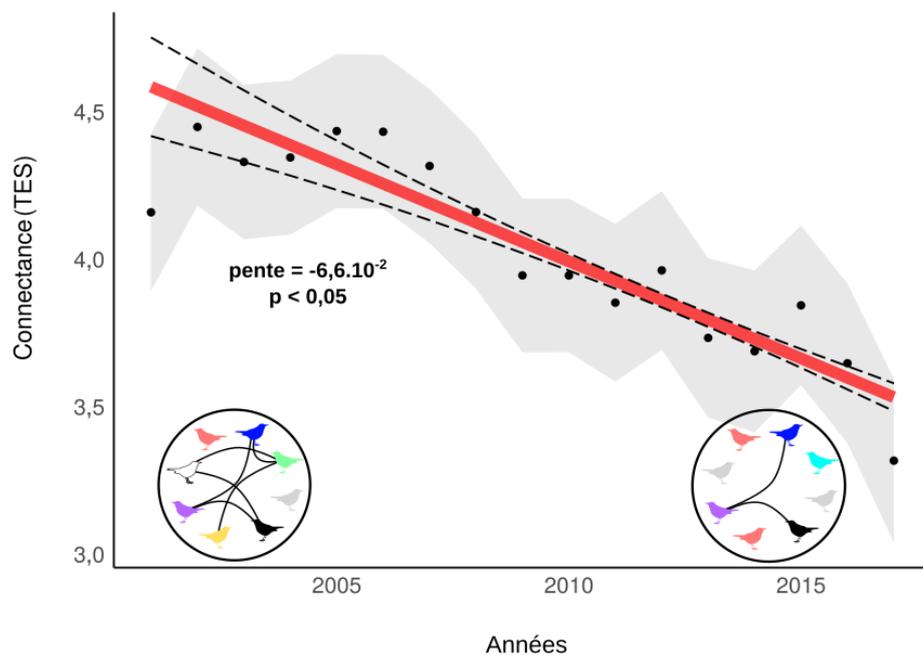


FIGURE 3.8 – Variation temporelle de la connectance (nombre d’associations observées parmi les associations possibles) dans les communautés d’oiseaux entre 2001 et 2017 en France. Changement temporel de la connectance corrigé pour la variation de la taille du réseau (donnée en valeurs de TES, ce qui explique les valeurs supérieures à 1). La connectance diminue de manière significative depuis 2001. Des exemples de communautés à forte connectance (à gauche, connectance = 0,21) et à faible connectance (à droite, connectance = 0,07) sont illustrés, les différentes espèces étant représentées par des couleurs différentes. La régression linéaire est représentée par une ligne rouge avec des intervalles de confiance affichés en pointillés. Pour la clarté de la figure, nous avons utilisé l’effet annuel d’un MAGM avec les années comme facteur (points noirs), l’écart-type étant représenté par une zone grise (voir le matériel supplémentaire 12 pour les résidus partiels du MAGM avec l’année comme variable continue).

et 2017 (respectivement -36,9% et -36,1%) que les deux autres types (positives dans l'espace et le temps : -25,8%, positives dans l'espace et négatives dans le temps : -12,0%) (voir les détails dans le matériel supplémentaire 12).

Discussion

Dans ce deuxième temps du chapitre, nous avons estimé des associations par paires d'espèce entre 109 espèces d'oiseaux, déduites de leurs covariations spatiales et temporelles, en utilisant les données d'abondance d'un programme de suivi à grande échelle et qui ont une signification du point de vue écologique. Nous avons documenté un déclin de la densité et du nombre d'associations entre 2001 et 2017, ce qui suggère que les espèces impliquées dans de nombreuses associations sont remplacées par des espèces moins associées au fil du temps.

En utilisant les traits fonctionnels et la phylogénie, nous avons constaté que la force des associations spatiales et temporelles diminuait avec la similarité décroissante, comme prévu pour les interactions entre espèces (MÖNKKÖNEN et collab., 2017). Ces résultats suggèrent que notre approche a fourni des associations entre espèces qui, lorsqu'elles sont statistiquement significatives, sont dans leur ensemble significatives sur le plan écologique. En plus de cette validation des attendus théoriques, de nombreuses associations entre espèces trouvées par cette approche sont conformes aux connaissances actuelles sur le comportement des espèces et les relations interspécifiques. Par exemple, les associations temporelles et spatiales positives entre l'Étourneau sansonnet et le Moineau domestique sont conformes aux observations faites dans les rassemblements mixtes (CLERGEAU, 1990). Bien que les étourneaux soient surtout insectivores et les moineaux surtout granivores, leur association positive pourrait ainsi résulter d'échanges d'informations et de stratégies anti-prédateurs. L'association positive dans l'espace et négative dans le temps entre le Pouillot véloce et le Pouillot fitis peut s'expliquer par une compétition pour l'habitat qui ne conduit cependant pas à l'exclusion d'une des deux espèces, car elles sont capables de coexister en fonction du type d'habitat et de la densité de nourriture (CODY, 1978; HOWARD, 1920). Les comportements de compétition et de dominance entre la Mésange charbonnière et la Mésange huppée peuvent expliquer les associations spatiales et temporelles négatives observées entre ces deux espèces, la Mésange huppée évitant les sites de recherche de nourriture de la mésange charbonnière (ALATALO, 1981). Ainsi, si les données à large échelle sont rarement optimales pour discriminer la force et le signe des interactions, la mise en évidence d'associations interspécifiques biologiquement significatives semble néanmoins à portée de main.

Cependant, les associations spatiales et temporelles doivent encore être interprétées individuellement avec prudence. Malgré les informations biologiques incluses dans les associations

spatiales, des résultats antérieurs ont souligné les limites de l'utilisation des cooccurrences spatiales pour déduire les interactions entre espèces (BLANCHET et collab., 2020; THURMAN et collab., 2019). Si les associations temporelles peuvent aider à affiner et à renforcer les estimations d'associations spatiales, elles nécessitent également des interprétations individuelles prudentes. Nos résultats ont montré que plusieurs associations temporelles par paires étaient significatives sans aucune influence sur la distribution spatiale des espèces, ou même significativement positives lorsque les espèces étaient séparées dans l'espace. Une forte variabilité environnementale affectant les deux espèces de la même manière pourrait induire de tels résultats (COBEY et BASKERVILLE, 2016; PARADIS et collab., 2000) bien que la CCC ait été initialement conçue pour exclure l'influence de ces forçages externes (SUGIHARA et collab., 2012). En outre, une résolution temporelle plus fine pourrait être nécessaire pour détecter plus précisément la valeur des associations. Cela permettrait également d'affiner le signe de certaines associations, notamment lorsqu'elles sont asymétriques ou lorsque le signe change dans le temps (LI et WALLER, 2016; OLESEN et collab., 2008; PRICE et collab., 2005) ou dans l'espace (mais les variations géographiques des associations sont partiellement évaluées dans ce chapitre, puisqu'elles ont été calculées pour différents habitats et zones biogéographiques), et d'exclure plus systématiquement l'influence des variables environnementales. D'autre part, la possibilité d'obtenir des associations artefactuelles significatives à la fois dans l'espace et dans le temps est limitée, car l'influence des facteurs non biotiques devrait agir à la fois dans l'espace et dans le temps et aurait probablement affecté négativement l'adéquation entre la relation observée et celle attendue entre associations et distances de niche.

En tenant compte des limitations mentionnées ci-dessus, nous nous sommes concentrés sur les associations significatives à la fois dans l'espace et dans le temps. Cela nous a permis d'obtenir quatre types d'associations (Fig. 3.6), deux types pour lesquels les signes d'association des espèces étaient similaires dans l'espace et dans le temps, tous deux positifs ou tous deux négatifs, et deux types pour lesquels les signes étaient différents dans l'espace et dans le temps, positif dans l'espace et négatif dans le temps ou négatif dans l'espace et positif dans le temps. Interpréter chaque catégorie comme un type défini d'interaction (par exemple, la compétition ou le parasitisme), resterait discutable car les méthodes spatiales et temporelles estiment l'effet net, c'est-à-dire la somme des interactions directes et indirectes, ce qui signifie que l'asymétrie ne peut pas être évaluée. En outre, différents types d'interaction pourraient également donner lieu à des motifs de coexistence spatio-temporels similaires. Par exemple, dans certains cas, la compétition et la prédation peuvent à la fois conduire à une association spatiale positive et à une association temporelle négative, selon l'échelle et la disponibilité des ressources (GILLER et DOUBE, 1994; THURMAN et collab., 2019). Les associations interspécifiques significatives à la fois dans l'espace et dans le temps correspondent toutefois aux estimateurs les plus probables des liens écologiques entre les espèces dérivés des

données de suivi à large échelle (et voir [BARNER et collab. \(2018\)](#) sur la pertinence d'évaluer les métriques de réseau agrégées à partir des associations).

La connectance dans les réseaux d'associations chez les oiseaux communs, c'est-à-dire la densité des associations, a diminué en France au cours de la période étudiée. Cela signifie que de moins en moins d'associations ont été observées à travers le temps par rapport aux associations possibles. Cela implique que les communautés deviennent moins connectées, étant peuplées d'espèces qui interagissent moins entre elles. Un tel déclin de la connectance peut être dû soit à la perte d'interactions en soi, soit à la perte d'espèces ayant beaucoup d'interactions, soit au remplacement par des espèces réalisant moins d'interactions. Nous avons constaté une diminution de l'abondance et de la richesse des espèces qui n'affecte pas de la même manière les espèces réalisant beaucoup d'associations et les espèces réalisant moins d'associations. Si le nombre d'espèces diminue, nous aurions dû observer une augmentation de la connectance dans le cas où les associations restent les mêmes. Mais comme nous avons observé une diminution de la connectance, cela implique que les espèces plus associées diminuent encore plus que les espèces moins associées, ce qui conduit à des réseaux d'association plus épars. En d'autres termes, les changements temporels dans les réseaux d'association entre espèces rapportés dans ce chapitre correspondent à un remplacement relatif des espèces avec plus d'associations par des espèces avec moins d'associations. Ceci est confirmé par l'établissement d'un lien entre les tendances de l'abondance des espèces individuelles et la propension des espèces à être impliquées dans des associations spatiales ou temporelles : les espèces moins associées aux autres sont celles qui présentent des tendances plus positives (voir le matériel supplémentaire 13). En outre, le déclin de la connectance n'a pas été partagé de manière égale entre les différents types d'associations. Chaque type d'association n'a pas décliné à un rythme similaire, ce qui implique une modification du ratio des types d'association dans les communautés avec des conséquences potentielles sur la stabilité de la communauté ([MOUGI et KONDOH, 2012](#)).

Les trois aspects du déclin de la connectance, à savoir une diminution globale de la densité d'association, entraînée par un remplacement par des espèces avec peu d'associations, et affectant inégalement les différents types d'associations, peuvent être expliqués par plusieurs facteurs. Premièrement, la propagation géographique d'espèces particulières pourrait correspondre à la colonisation locale d'espèces géographiquement déconnectées du groupe d'espèce avec lesquelles elles sont habituellement en interaction ([GRIFFITH et collab., 2018](#)), expliquant l'augmentation des espèces avec peu d'association. Les espèces d'oiseaux connaissent en effet une expansion ou une contraction de leur aire de répartition spatiale lorsque la température augmente ([DEVICTOR et collab., 2012](#)). Les espèces qui sont plus enclines à suivre les niches thermiques peuvent, *de facto*, ne plus être en présence des membres traditionnels de leur communauté (pour lesquels l'expansion

de l'aire de répartition peut être plus lente ou limitée par d'autres filtres) dans les zones nouvellement colonisées. Ensuite, les espèces dépendantes (et donc associées) à de nombreuses autres espèces peuvent être plus touchées par les extinctions secondaires (BRODIE et collab., 2014) tandis que les espèces moins dépendantes (avec moins d'associations) profitent des places vacantes, expliquant le déclin des espèces avec plus d'associations. Chez les oiseaux, la disparition locale d'espèces clefs fournissant un habitat ou donnant des informations sociales à de nombreuses autres espèces (BEDNARZ et collab., 2004; FARINE et collab., 2015; MARTIN et collab., 2004) entraînerait également un déclin de la connectance si elles sont remplacées par d'autres espèces non clefs. Enfin, les espèces d'oiseaux bénéficiant des changements globaux sont principalement des généralistes de l'habitat (GODET et collab., 2015), conduisant à une homogénéisation structurelle des communautés, où l'influence des filtres biotiques et environnementaux sont moins visibles, leur composition se rapprochant de plus en plus d'un attendu aléatoire (BARNAGAUD et collab., 2017). Cela peut participer à la fois à la modification du ratio des types d'association et à la baisse de la connectance. En effet, les espèces généralistes ou spécialistes des zones perturbées sont souvent fonctionnellement plus dissemblables et interagissent donc moins, soit négativement pour la compétition pour les ressources, soit positivement pour le partage d'informations sociales (voir le premier temps du chapitre). En outre, comme les généralistes doivent utiliser des informations sociales provenant de sources multiples, cela peut conduire à des interactions opportunistes qui dépendent du contexte (PALAMETA et LEFEBVRE, 1988; RAFACZ et TEMPLETON, 2003; SASVÁRI, 1979) et sont donc plus difficiles à détecter dans les données à large échelle.

Il est crucial, à la fois de suivre et de comprendre les changements dans la structure et la composition des communautés mis en évidence dans ce chapitre, car ils peuvent, à leur tour, influencer la façon dont les communautés répondront aux perturbations futures. Les réponses des communautés sont affectées par la perte d'espèces (LOREAU et DE MAZANCOURT, 2013) qui est amplifiée par la modification ou la disparition d'associations (GILLJAM et collab., 2015). La façon dont cette érosion cachée de la biodiversité affectera la stabilité des communautés et leur capacité à faire face aux changements globaux rapides et multiples doit être explorée plus avant. Notre approche fournit un moyen de suivre les changements dans la structure des communautés en déduisant les associations entre espèces dans des systèmes où ces informations ne sont pas facilement disponibles. La cartographie de ces changements entre différents types d'associations peut ainsi aider à anticiper la capacité des communautés à se perpétuer dans des environnements plus ou moins perturbés.

Références

ABRAMS, P. 1975, «Limiting similarity and the form of the competition coefficient», *Theoretical Population Biology*, vol. 8, n° 3, p. 356–375. [99](#), [120](#), [129](#)

- ABRAMS, P. 1983, «The theory of limiting similarity», *Annual review of ecology and systematics*, vol. 14, n° 1, p. 359–376. [124](#)
- ALATALO, R. V. 1981, «Interspecific competition in tits *Parus* spp. and the goldcrest *Regulus regulus* : Foraging shifts in multispecific flocks», *Oikos*, p. 335–344. [133](#)
- ALATALO, R. V., L. GUSTAFSSON, M. LINDEN et A. LUNDBERG. 1985, «Interspecific competition and niche shifts in tits and the goldcrest : An experiment», *The Journal of Animal Ecology*, p. 977–984. [116](#)
- ARAÚJO, M. B., A. ROZENFELD, C. RAHBK et P. A. MARQUET. 2011, «Using species co-occurrence networks to assess the impacts of climate change», *Ecography*, vol. 34, n° 6, p. 897–908. [101](#)
- ARNHOLD, T. R., J. PENHA, B. K. PEOPLES et L. A. MATEUS. 2019, «Positive co-occurrence between feeding-associative savannah fishes depends on species and habitat», *Freshwater Biology*, vol. 64, n° 5, p. 1029–1039. [119](#)
- AZAELE, S., R. MUNEEPEERAKUL, A. RINALDO et I. RODRIGUEZ-ITURBE. 2010, «Inferring plant ecosystem organization from species occurrences», *Journal of theoretical biology*, vol. 262, n° 2, p. 323–329. [100](#)
- BARABÁS, G., M. J. MICHALSKA-SMITH et S. ALLESINA. 2016, «The effect of intra- and interspecific competition on co-existence in multispecies communities», *The American Naturalist*, vol. 188, n° 1, p. E1–E12. [98](#)
- BARNAGAUD, J.-Y., P. GAÛZÈRE, B. ZUCKERBERG, K. PRINCÉ et J.-C. SVENNING. 2017, «Temporal changes in bird functional diversity across the United States», *Oecologia*, vol. 185, n° 4, p. 737–748. [101](#), [136](#)
- BARNER, A. K., K. E. COBLENTZ, S. D. HACKER et B. A. MENGE. 2018, «Fundamental contradictions among observational and experimental estimates of non-trophic species interactions», *Ecology*, vol. 99, n° 3, p. 557–566. [99](#), [101](#), [116](#), [119](#), [135](#)
- BASCOMPTE, J., P. JORDANO, C. J. MELIÁN et J. M. OLESEN. 2003, «The nested assembly of plant–animal mutualistic networks», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 100, n° 16, p. 9383–9387. [98](#)
- BASELGA, A. 2010, «Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity», *Global ecology and biogeography*, vol. 19, n° 1, p. 134–143. [109](#)
- BASELGA, A. et C. D. L. ORME. 2012, «Betapart : An R package for the study of beta diversity», *Methods in ecology and evolution*, vol. 3, n° 5, p. 808–812. [110](#)
- BEDNARZ, J. C., D. RIPPER et P. M. RADLEY. 2004, «Emerging concepts and research directions in the study of cavity-nesting birds : Keystone ecological processes», *The Condor*, vol. 106, n° 1, p. 1–4. [136](#)
- BEN-SHAHAR, R. et J. D. SKINNER. 1988, «Habitat Preferences of African Ungulates Derived by Uni- and Multivariate Analyses», *Ecology*, vol. 69, n° 5, doi :10.2307/1941645, p. 1479–1485, ISSN 1939-9170. [125](#)
- BENJAMINI, Y. et Y. HOCHBERG. 1995, «Controlling the false discovery rate : A practical and powerful approach to multiple testing», *Journal of the Royal statistical society : series B (Methodological)*, vol. 57, n° 1, p. 289–300. [106](#)
- BIMLER, M. D., D. B. STOUFFER, H. R. LAI et M. M. MAYFIELD. 2018, «Accurate predictions of coexistence in natural systems require the inclusion of facilitative interactions and environmental dependency», *Journal of Ecology*, vol. 106, n° 5, doi :10.1111/1365-2745.13030, p. 1839–1852, ISSN 1365-2745. [116](#)
- BLANCHET, F. G., K. CAZELLES et D. GRAVEL. 2020, «Co-occurrence is not evidence of ecological interactions», *Ecology Letters*, vol. 23, n° 7, p. 1050–1063. [99](#), [115](#), [134](#)
- BLÜTHGEN, N., J. FRÜND, D. P. VÁZQUEZ et F. MENZEL. 2008, «What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits», *Ecology*, vol. 89, n° 12, p. 3387–3399. [106](#)
- BLÜTHGEN, N., F. MENZEL et N. BLÜTHGEN. 2006, «Measuring specialization in species interaction networks», *BMC Ecology*, vol. 6, n° 1, doi :10.1186/1472-6785-6-9, p. 9, ISSN 1472-6785. [126](#)
- BRODIE, J. F., C. E. ASLAN, H. S. ROGERS, K. H. REDFORD, J. L. MARON, J. L. BRONSTEIN et C. R. GROVES. 2014, «Secondary extinctions of biodiversity», *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 29, n° 12, p. 664–672. [136](#)
- BRUNSDON, C., A. S. FOTHERINGHAM et M. E. CHARLTON. 1996, «Geographically weighted regression : A method for exploring spatial nonstationarity», *Geographical analysis*, vol. 28, n° 4, p. 281–298. [109](#)
- CARADONNA, P. J., L. A. BURKLE, B. SCHWARZ, J. RESASCO, T. M. KNIGHT, G. BENADI, N. BLÜTHGEN, C. F. DORMANN, Q. FANG et J. FRÜND. 2020, «Seeing through the static : The temporal dimension of plant–animal mutualistic interactions», *Ecology Letters*. [98](#)
- CARDINALE, B. J., M. A. PALMER et S. L. COLLINS. 2002, «Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation», *Nature*, vol. 415, n° 6870, p. 426–429. [101](#)
- CHASE, J. M. et M. A. LEIBOLD. 2003, *Ecological Niches : Linking Classical and Contemporary Approaches*, University of Chicago Press. [99](#)

- CHIYO, P. I., E. A. ARCHIE, J. A. HOLLISTER-SMITH, P. C. LEE, J. H. POOLE, C. J. MOSS et S. C. ALBERTS. 2011, «Association patterns of African elephants in all-male groups : The role of age and genetic relatedness», *Animal Behaviour*, vol. 81, n° 6, p. 1093–1099. [107](#)
- CLARK, A. T., H. YE, F. ISBELL, E. R. DEYLE, J. COWLES, G. D. TILMAN et G. SUGIHARA. 2015, «Spatial convergent cross mapping to detect causal relationships from short time series», *Ecology*, vol. 96, n° 5, p. 1174–1181. [122](#), [123](#)
- CLARK, N. J., K. WELLS et O. LINDBERG. 2018, «Unravelling changing interspecific interactions across environmental gradients using Markov random fields», *Ecology*, vol. 99, n° 6, doi :10.1002/ecy.2221, p. 1277–1283, ISSN 1939-9170. [116](#)
- CLAVEL, J., R. JULLIARD et V. DEVICTOR. 2011, «Worldwide decline of specialist species : Toward a global functional homogenization?», *Frontiers in Ecology and the Environment*, vol. 9, n° 4, p. 222–228. [101](#)
- CLERGEAU, P. 1990, «Mixed flocks feeding with starlings : An experimental field study in Western Europe», *Bird Behavior*, vol. 8, n° 2, p. 95–100. [133](#)
- COBEY, S. et E. B. BASKERVILLE. 2016, «Limits to causal inference with state-space reconstruction for infectious disease», *PLoS one*, vol. 11, n° 12, p. e0169 050. [119](#), [134](#)
- CODY, M. L. 1978, «Habitat selection and interspecific territoriality among the sylviid warblers of England and Sweden», *Ecological Monographs*, vol. 48, n° 4, p. 351–396. [133](#)
- DAMGAARD, C. 2019, «A critique of the space-for-time substitution practice in community ecology», *Trends in ecology & evolution*. [111](#)
- DAVID, R. F., A. E. BOZORGMAGHAM, D. G. SCHMALE, S. D. ROSS et L. C. MARR. 2016, «Identification of meteorological predictors of *Fusarium graminearum* ascospore release using correlation and causality analyses», *European Journal of Plant Pathology*, vol. 145, n° 2, doi :10.1007/s10658-015-0832-3, p. 483–492, ISSN 1573-8469. [123](#)
- DAVIS, A. J., J. H. LAWTON, B. SHORROCKS et L. S. JENKINSON. 1998, «Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under global environmental change», *Journal of Animal Ecology*, vol. 67, n° 4, p. 600–612. [98](#)
- DELALANDRE, L. et A. MONTESINOS-NAVARRO. 2018, «Can co-occurrence networks predict plant-plant interactions in a semi-arid gypsum community?», *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 31, doi :10.1016/j.ppees.2018.01.001, p. 36–43, ISSN 1433-8319. [99](#), [101](#)
- DELGADO, M. P., M. A. SANZA, M. B. MORALES, J. TRABA et D. RIVERA. 2013, «Habitat selection and coexistence in wintering passerine steppe birds», *Journal of Ornithology*, vol. 154, n° 2, p. 469–479. [116](#)
- DELMAS, E., M. BESSON, M.-H. BRICE, L. A. BURKLE, G. V. DALLA RIVA, M.-J. FORTIN, D. GRAVEL, P. R. GUIMARÃES JR, D. H. HEMBRY et E. A. NEWMAN. 2019, «Analysing ecological networks of species interactions», *Biological Reviews*, vol. 94, n° 1, p. 16–36. [99](#)
- DENNY, M. et L. BENEDETTI-CECCHI. 2012, «Scaling up in ecology : Mechanistic approaches», *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 43, p. 1–22. [99](#)
- DEVICTOR, V., J. CLAVEL, R. JULLIARD, S. LAVERGNE, D. MOUILLOT, W. THUILLER, P. VENAIL, S. VILLEGER et N. MOUQUET. 2010a, «Defining and measuring ecological specialization», *Journal of Applied Ecology*, vol. 47, n° 1, p. 15–25. [99](#)
- DEVICTOR, V., R. JULLIARD, J. CLAVEL, F. JIGUET, A. LEE et D. COUVET. 2008, «Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes», *Global ecology and biogeography*, vol. 17, n° 2, p. 252–261. [115](#)
- DEVICTOR, V., D. MOUILLOT, C. MEYNARD, F. JIGUET, W. THUILLER et N. MOUQUET. 2010b, «Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity : The need for integrative conservation strategies in a changing world», *Ecology letters*, vol. 13, n° 8, p. 1030–1040. [110](#)
- DEVICTOR, V., C. VAN SWAAY, T. BRERETON, L. BROTONS, D. CHAMBERLAIN, J. HELIÖLÄ, S. HERRANDO, R. JULLIARD, M. KUUSSAARI et \. LINDSTRÖM. 2012, «Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale», *Nature climate change*, vol. 2, n° 2, p. 121. [135](#)
- DEYLE, E. R., R. M. MAY, S. B. MUNCH et G. SUGIHARA. 2016, «Tracking and forecasting ecosystem interactions in real time», *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 283, n° 1822, p. 20152 258. [115](#), [119](#), [123](#)
- DUNNE, J. A., R. J. WILLIAMS et N. D. MARTINEZ. 2002, «Food-web structure and network theory : The role of connectance and size», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 99, n° 20, p. 12 917–12 922. [98](#)
- EEA. 2016, «Biogeographical regions in Europe, <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/biogeographical-regions-europe-3>», . [104](#)
- ELTON, C. 1927, «Animal Ecology, 1927», *Sidgwick & Jackson, LTD, London*, p. 56. [99](#)

- FAISAL, A., F. DONDELINGER, D. HUSMEIER et C. M. BEALE. 2010, «Inferring species interaction networks from species abundance data : A comparative evaluation of various statistical and machine learning methods», *Ecological Informatics*, vol. 5, n° 6, p. 451–464. [100](#)
- FARINE, D. R., L. M. APLIN, B. C. SHELDON et W. HOPPITT. 2015, «Interspecific social networks promote information transmission in wild songbirds», *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 282, n° 1803, p. 20142 804. [136](#)
- FAUST, K. et J. RAES. 2012, «Microbial interactions : From networks to models», *Nature Reviews Microbiology*, vol. 10, n° 8, p. 538. [100](#)
- FLOWER, R. J., S. JUGGINS et R. W. BATTARBEE. 1997, «Matching diatom assemblages in lake sediment cores and modern surface sediment samples : The implications for lake conservation and restoration with special reference to acidified systems», *Hydrobiologia*, vol. 344, n° 1-3, p. 27–40. [125](#)
- FORSMAN, J. T. et R. L. THOMSON. 2008, «Evidence of information collection from heterospecifics in cavity-nesting birds», *Ibis*, vol. 150, n° 2, p. 409–412. [101](#), [120](#), [129](#)
- FREILICH, M. A., E. WIETERS, B. R. BROITMAN, P. A. MARQUET et S. A. NAVARRETE. 2018, «Species co-occurrence networks : Can they reveal trophic and non-trophic interactions in ecological communities?», *Ecology*, vol. 99, n° 3, p. 690–699. [99](#), [101](#), [115](#), [119](#)
- GARCÍA-GIRÓN, J., J. HEINO, F. GARCÍA-CRIADO, C. FERNÁNDEZ-ALÁEZ et J. ALAHUHTA. 2020, «Biotic interactions hold the key to understanding metacommunity organisation», *Ecography*. [98](#)
- GAÜZÈRE, P., L. BARBARO, F. CALATAYUD, K. PRINCÉ, V. DEVICTOR, L. RAISON, C. SIRAMI et G. BALENT. 2020, «Long-term effects of combined land-use and climate changes on local bird communities in mosaic agricultural landscapes», *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 289, p. 106722. [101](#), [118](#)
- GAÜZÈRE, P., F. JIGUET et V. DEVICTOR. 2015, «Rapid adjustment of bird community compositions to local climatic variations and its functional consequences», *Global Change Biology*, vol. 21, n° 9, p. 3367–3378. [120](#)
- GIL, M. A., M. L. BASKETT et S. J. SCHREIBER. 2019, «Social information drives ecological outcomes among competing species», *Ecology*, vol. 100, n° 11, p. e02 835. [99](#)
- GIL, M. A., Z. EMBERTS, H. JONES et C. M. ST. MARY. 2017, «Social information on fear and food drives animal grouping and fitness», *The American Naturalist*, vol. 189, n° 3, p. 227–241. [120](#), [124](#), [129](#)
- GILLER, P. S. et B. M. DOUBE. 1994, «Spatial and temporal co-occurrence of competitors in Southern African dung beetle communities», *Journal of Animal Ecology*, p. 629–643. [134](#)
- GILLJAM, D., A. CURTSDOTTER et B. EBENMAN. 2015, «Adaptive rewiring aggravates the effects of species loss in ecosystems», *Nature Communications*, vol. 6, n° 1, p. 1–10. [136](#)
- GODET, L., P. GAÜZÈRE, F. JIGUET et V. DEVICTOR. 2015, «Dissociating several forms of commonness in birds sheds new light on biotic homogenization», *Global Ecology and Biogeography*, vol. 24, n° 4, p. 416–426. [110](#), [115](#), [136](#)
- GOLLINI, I., B. LU, M. CHARLTON, C. BRUNSDON et P. HARRIS. 2015, «GWmodel : An R Package for Exploring Spatial Heterogeneity Using Geographically Weighted Models», *Journal of Statistical Software*, vol. 63, n° 1, doi:10.18637/jss.v063.i17, p. 1–50, ISSN 1548-7660. [109](#)
- GOODALE, E., G. BEAUCHAMP, R. D. MAGRATH, J. C. NIEH et G. D. RUXTON. 2010, «Interspecific information transfer influences animal community structure», *Trends in ecology & evolution*, vol. 25, n° 6, p. 354–361. [129](#)
- GOTELLI, N. J. 2000, «Null model analysis of species co-occurrence patterns», *Ecology*, vol. 81, n° 9, p. 2606–2621. [100](#)
- GOUDARD, A. et M. LOREAU. 2008, «Nontrophic interactions, biodiversity, and ecosystem functioning : An interaction web model», *The American Naturalist*, vol. 171, n° 1, p. 91–106. [101](#)
- GOWER, J. C. 1971, «A general coefficient of similarity and some of its properties», *Biometrics*, p. 857–871. [125](#)
- GRIFFITH, G. P., P. G. STRUTTON et J. M. SEMMENS. 2018, «Climate change alters stability and species potential interactions in a large marine ecosystem», *Global change biology*, vol. 24, n° 1, p. e90–e100. [135](#)
- GRINNELL, J. 1917, «The niche-relationships of the California Thrasher», *Auk*, vol. 34, n° 4, p. 427–433. [99](#)
- GUETTÉ, A., P. GAÜZÈRE, V. DEVICTOR, F. JIGUET et L. GODET. 2017, «Measuring the synanthropy of species and communities to monitor the effects of urbanization on biodiversity», *Ecological Indicators*, vol. 79, p. 139–154. [118](#)
- HARRIS, D. J. 2016, «Inferring species interactions from co-occurrence data with Markov networks», *Ecology*, vol. 97, n° 12, p. 3308–3314. [100](#)
- HENDERSON, I. G. 1989, «The exploitation of tits *Parus* species, Long-tailed Tits *Aegithos caudatus* and Goldcrests *Regulus regulus* by Treecreepers *Certhia familiaris* : A behavioural study», *Bird Study*, vol. 36, n° 2, p. 99–104. [116](#)

- HILLERISLAMBERS, J., P. B. ADLER, W. S. HARPOLE, J. M. LEVINE et M. M. MAYFIELD. 2012, «Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory», *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, vol. 43, p. 227–248. [99](#), [119](#)
- HOWARD, H. E. 1920, *Territory in Bird Life*, EP Dutton. [133](#)
- HUBBELL, S. P. 2001, *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32)*, Princeton University Press. [99](#)
- HUTCHINSON, G. 1957, «Concluding remarks : Cold Sprig Harbor Symposia on Quantitative Biology», dans *Cold Sprig Harbor Symposia on Quantitative Biology : Yale University New Haven*, p. 66–77. [99](#)
- INGS, T. C., J. M. MONTOYA, J. BASCOMPTE, N. BLÜTHGEN, L. BROWN, C. F. DORMANN, F. EDWARDS, D. FIGUEROA, U. JACOB et J. I. JONES. 2009, «Ecological networks–beyond food webs», *Journal of Animal Ecology*, vol. 78, n° 1, p. 253–269. [98](#)
- JANZEN, D. H. 1971, «The deflowering of central America», . [98](#)
- JETZ, W., G. H. THOMAS, J. B. JOY, D. W. REDDING, K. HARTMANN et A. O. MOOERS. 2014, «Global Distribution and Conservation of Evolutionary Distinctness in Birds», *Current Biology*, vol. 24, n° 9, doi :10.1016/j.cub.2014.03.011, p. 919–930, ISSN 0960-9822. [125](#)
- JIGUET, F., V. DEVICTOR, R. JULLIARD et D. COUVET. 2012, «French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences», *Acta Oecologica*, vol. 44, p. 58–66. [104](#)
- JULLIARD, R., J. CLAVEL, V. DEVICTOR, F. JIGUET et D. COUVET. 2006, «Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities», *Ecology letters*, vol. 9, n° 11, p. 1237–1244. [117](#), [124](#), [126](#), [129](#)
- KAMPICHLER, C., C. A. VAN TURNHOUT, V. DEVICTOR et H. P. VAN DER JEUGD. 2012, «Large-scale changes in community composition : Determining land use and climate change signals», *PloS one*, vol. 7, n° 4, p. e35272. [98](#), [121](#)
- KÉFI, S., E. L. BERLOW, E. A. WIETERS, L. N. JOPPA, S. A. WOOD, U. BROSE et S. A. NAVARRETE. 2015, «Network structure beyond food webs : Mapping non-trophic and trophic interactions on Chilean rocky shores», *Ecology*, vol. 96, n° 1, p. 291–303. [98](#)
- KISSLING, W. D., C. F. DORMANN, J. GROENEVELD, T. HICKLER, I. KÜHN, G. J. MCINERNY, J. M. MONTOYA, C. RÖMERMANN, K. SCHIFFERS et F. M. SCHURR. 2012, «Towards novel approaches to modelling biotic interactions in multispecies assemblages at large spatial extents», *Journal of Biogeography*, vol. 39, n° 12, p. 2163–2178. [100](#)
- KISSLING, W. D. et M. SCHLEUNING. 2015, «Multispecies interactions across trophic levels at macroscales : Retrospective and future directions», *Ecography*, vol. 38, n° 4, p. 346–357. [98](#)
- KOERNER, S. E., J. R. POULSEN, E. J. BLANCHARD, J. OKOUYI et C. J. CLARK. 2017, «Vertebrate community composition and diversity declines along a defaunation gradient radiating from rural villages in Gabon», *Journal of Applied Ecology*, vol. 54, n° 3, p. 805–814. [98](#)
- KOHLI, B. A., R. C. TERRY et R. J. ROWE. 2018, «A trait-based framework for discerning drivers of species co-occurrence across heterogeneous landscapes», *Ecography*, vol. 41, n° 12, p. 1921–1933. [100](#)
- KRAFT, N. J., W. K. CORNWELL, C. O. WEBB et D. D. ACKERLY. 2007, «Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities», *The American Naturalist*, vol. 170, n° 2, p. 271–283. [99](#), [120](#)
- LAIOLO, P., A. ROLANDO et V. VALSANIA. 2004, «Responses of birds to the natural re-establishment of wilderness in montane beechwoods of North-western Italy», *Acta Oecologica*, vol. 25, n° 1-2, p. 129–136. [115](#)
- LANDI, P., H. O. MINOARIVELLO, \. BRÄNNSTRÖM, C. HUI et U. DIECKMANN. 2018, «Complexity and stability of adaptive ecological networks : A survey of the theory in community ecology», dans *Systems Analysis Approach for Complex Global Challenges*, Springer, p. 209–248. [126](#)
- LANE, P. W., D. B. LINDENMAYER, P. S. BARTON, W. BLANCHARD et M. J. WESTGATE. 2014, «Visualization of species pairwise associations : A case study of surrogacy in bird assemblages», *Ecology and evolution*, vol. 4, n° 16, p. 3279–3289. [116](#), [117](#), [120](#)
- LE VIOL, I., F. JIGUET, L. BROTONS, S. HERRANDO, \. LINDSTRÖM, J. W. PEARCE-HIGGINS, J. REIF, C. VAN TURNHOUT et V. DEVICTOR. 2012, «More and more generalists : Two decades of changes in the European avifauna», *Biology letters*, vol. 8, n° 5, p. 780–782. [117](#)
- LETTEN, A. D., P.-J. KE et T. FUKAMI. 2017, «Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory», *Ecological Monographs*, vol. 87, n° 2, p. 161–177. [99](#), [119](#)
- LI, D., T. POISOT, D. M. WALLER et B. BAISER. 2018, «Homogenization of species composition and species association networks are decoupled», *Global Ecology and Biogeography*, vol. 27, n° 12, p. 1481–1491. [101](#), [117](#)
- LI, D. et D. WALLER. 2016, «Long-term shifts in the patterns and underlying processes of plant associations in Wisconsin forests», *Global ecology and biogeography*, vol. 25, n° 5, p. 516–526. [116](#), [134](#)

- LINDENMAYER, D. B., A. WELSH, W. BLANCHARD, P. TENNANT et C. DONNELLY. 2015, «Exploring co-occurrence of closely-related guild members in a fragmented landscape subject to rapid transformation», *Ecography*, vol. 38, n° 3, p. 251–260. [100](#)
- LOCKWOOD, J. L., T. M. BROOKS et M. L. MCKINNEY. 2000, «Taxonomic homogenization of the global avifauna», dans *Animal Conservation Forum*, vol. 3, Cambridge University Press, p. 27–35. [115](#)
- LOREAU, M. et C. DE MAZANCOURT. 2013, «Biodiversity and ecosystem stability : A synthesis of underlying mechanisms», *Ecology letters*, vol. 16, p. 106–115. [136](#)
- LUCE, R. D. et A. D. PERRY. 1949, «A method of matrix analysis of group structure», *Psychometrika*, vol. 14, n° 2, p. 95–116. [107](#)
- LYONS, S. K., K. L. AMATANGELO, A. K. BEHRENSMEYER, A. BERCOVICI, J. L. BLOIS, M. DAVIS, W. A. DiMICHELE, A. DU, J. T. ERONEN et J. T. FAITH. 2016, «Holocene shifts in the assembly of plant and animal communities implicate human impacts», *Nature*, vol. 529, n° 7584, p. 80. [98](#), [116](#)
- MACARTHUR, R. et R. LEVINS. 1967, «The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species», *The American Naturalist*, vol. 101, n° 921, p. 377–385. [99](#), [120](#), [129](#)
- MAGRATH, R. D., T. M. HAFF, P. M. FALLOW et A. N. RADFORD. 2015, «Eavesdropping on heterospecific alarm calls : From mechanisms to consequences», *Biological Reviews*, vol. 90, n° 2, p. 560–586. [102](#), [120](#), [129](#)
- MARTIN, K., K. E. AITKEN et K. L. WIEBE. 2004, «Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada : Nest characteristics and niche partitioning», *The condor*, vol. 106, n° 1, p. 5–19. [136](#)
- MARTIN, P. R. et F. BONIER. 2018, «Species interactions limit the occurrence of urban-adapted birds in cities», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 115, n° 49, p. E11 495–E11 504. [99](#), [120](#)
- MCGILL, B. J., M. DORNELAS, N. J. GOTELLI et A. E. MAGURRAN. 2015, «Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene», *Trends in ecology & evolution*, vol. 30, n° 2, p. 104–113. [115](#)
- MCKINNEY, M. L. et J. L. LOCKWOOD. 1999, «Biotic homogenization : A few winners replacing many losers in the next mass extinction», *Trends in ecology & evolution*, vol. 14, n° 11, p. 450–453. [101](#), [115](#)
- MÉRIGOT, B., J.-P. DURBEC et J.-C. GAERTNER. 2010, «On goodness-of-fit measure for dendrogram-based analyses», *Ecology*, vol. 91, n° 6, p. 1850–1859. [125](#)
- MOKROSS, K., T. B. RYDER, M. C. CÔRTEZ, J. D. WOLFE et P. C. STOUFFER. 2014, «Decay of interspecific avian flock networks along a disturbance gradient in Amazonia», *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 281, n° 1776, p. 20132 599. [116](#), [120](#)
- MÖNKKÖNEN, M., V. DEVICTOR, J. T. FORSMAN, A. LEHIKONEN et M. ELO. 2017, «Linking species interactions with phylogenetic and functional distance in European bird assemblages at broad spatial scales», *Global ecology and biogeography*, vol. 26, n° 8, p. 952–962. [118](#), [120](#), [124](#), [133](#)
- MORALES-CASTILLA, I., M. G. MATIAS, D. GRAVEL et M. B. ARAÚJO. 2015, «Inferring biotic interactions from proxies», *Trends in ecology & evolution*, vol. 30, n° 6, p. 347–356. [99](#), [115](#)
- MORAN, P. A. 1953, «The statistical analysis of the Canadian lynx cycle.», *Australian Journal of Zoology*, vol. 1, n° 3, p. 291–298. [119](#)
- MORUETA-HOLME, N., B. BLONDER, B. SANDEL, B. J. MCGILL, R. K. PEET, J. E. OTT, C. VIOLLE, B. J. ENQUIST, P. M. JØRGENSEN et J.-C. SVENNING. 2016, «A network approach for inferring species associations from co-occurrence data», *Ecography*, vol. 39, n° 12, p. 1139–1150. [101](#), [104](#)
- MOUCHET, M., F. GUILHAUMON, S. VILLÉGER, N. W. MASON, J.-A. TOMASINI et D. MOUILLOT. 2008, «Towards a consensus for calculating dendrogram-based functional diversity indices», *Oikos*, vol. 117, n° 5, p. 794–800. [125](#)
- MOUCHET, M. A., S. VILLÉGER, N. W. MASON et D. MOUILLOT. 2010, «Functional diversity measures : An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules», *Functional Ecology*, vol. 24, n° 4, p. 867–876. [125](#)
- MOUGI, A. et M. KONDOH. 2012, «Diversity of interaction types and ecological community stability», *Science*, vol. 337, n° 6092, p. 349–351. [135](#)
- NEWBOLD, T., L. N. HUDSON, S. CONTU, S. L. L. HILL, J. BECK, Y. LIU, C. MEYER, H. R. P. PHILLIPS, J. P. W. SCHARLEMANN et A. PURVIS. 2018, «Widespread winners and narrow-ranged losers : Land use homogenizes biodiversity in local assemblages worldwide», *PLOS Biology*, vol. 16, n° 12, doi :10.1371/journal.pbio.2006841, p. e2006 841, ISSN 1545-7885. [101](#)
- NEWMAN, M. E., A.-L. E. BARABÁSI et D. J. WATTS. 2006, *The Structure and Dynamics of Networks.*, Princeton university press. [98](#)

- OLDEN, J. D., N. L. POFF, M. R. DOUGLAS, M. E. DOUGLAS et K. D. FAUSCH. 2004, «Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization», *Trends in ecology & evolution*, vol. 19, n° 1, p. 18–24. [101](#), [115](#)
- OLESEN, J. M., J. BASCOMPTE, H. ELBERLING et P. JORDANO. 2008, «Temporal dynamics in a pollination network», *Ecology*, vol. 89, n° 6, p. 1573–1582. [116](#), [134](#)
- ORCHAN, Y., F. CHIRON, A. SHWARTZ et S. KARK. 2013, «The complex interaction network among multiple invasive bird species in a cavity-nesting community», *Biological Invasions*, vol. 15, n° 2, p. 429–445. [116](#), [117](#), [120](#)
- OVASKAINEN, O., J. HOTTOLA et J. SIITONEN. 2010, «Modeling species co-occurrence by multivariate logistic regression generates new hypotheses on fungal interactions», *Ecology*, vol. 91, n° 9, p. 2514–2521. [100](#)
- PAKKALA, T., J. TIAINEN, M. PIHA et J. KOUKI. 2019, «Hole life : Survival patterns and reuse of cavities made by the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor*», *Ardea*, vol. 107, n° 2, p. 173–181. [116](#)
- PALAMETA, L. et B. LEFEBVRE. 1988, «Mechanisms, ecology, and population diffusion of socially-learned, food-finding behavior in feral pigeons», cahier de recherche, TR Zentall y Galef, BG, Jr.(Eds.), Sociallearning : Psychological and [136](#)
- PARADIS, E., S. R. BAILLIE, W. J. SUTHERLAND et R. D. GREGORY. 2000, «Spatial synchrony in populations of birds : Effects of habitat, population trend, and spatial scale», *Ecology*, vol. 81, n° 8, p. 2112–2125. [134](#)
- PARADIS, E., J. CLAUDE et K. STRIMMER. 2004, «APE : Analyses of phylogenetics and evolution in R language», *Bioinformatics*, vol. 20, n° 2, p. 289–290. [125](#)
- PITTELOU, C., J.-C. WALSER, P. DESCOMBES, C. NOVAES DE SANTANA, S. RASMANN et L. PELLISSIER. 2020, «The structure of plant–herbivore interaction networks varies along elevational gradients in the European Alps», *Journal of Biogeography*. [127](#)
- POISOT, T., C. GUÉVENEUX-JULIEN, M.-J. FORTIN, D. GRAVEL et P. LEGENDRE. 2017, «Hosts, parasites and their interactions respond to different climatic variables», *Global ecology and biogeography*, vol. 26, n° 8, p. 942–951. [101](#)
- PRICE, M. V., N. M. WASER, R. E. IRWIN, D. R. CAMPBELL et A. K. BRODY. 2005, «Temporal and spatial variation in pollination of a montane herb : A seven-year study», *Ecology*, vol. 86, n° 8, p. 2106–2116. [116](#), [134](#)
- RAFACZ, M. et J. J. TEMPLETON. 2003, «Environmental unpredictability and the value of social information for foraging starlings», *Ethology*, vol. 109, n° 12, p. 951–960. [136](#)
- RICO-GRAY, V., C. DÍAZ-CASTELAZO, A. RAMÍREZ-HERNÁNDEZ, P. R. GUIMARÃES et J. N. HOLLAND. 2012, «Abiotic factors shape temporal variation in the structure of an ant–plant network», *Arthropod-Plant Interactions*, vol. 6, n° 2, p. 289–295. [116](#)
- RINAUD, T., C. HARMANGE, O. PAYS, M. SARASA, M. SAILLARD et V. BRETAGNOLLE. 2020, «Interspecific competition between two partridges in farmland landscapes», *Animal Behaviour*, vol. 165, p. 23–34. [116](#)
- SAIZ, H., C. L. ALADOS et Y. PUEYO. 2014, «Plant–plant spatial association networks in gypsophilous communities : The influence of aridity and grazing and the role of gypsophytes in its structure», *Web Ecology*, vol. 14, n° 1, p. 39–49. [107](#)
- SANDER, E. L., J. T. WOOTTON et S. ALLESINA. 2017, «Ecological network inference from long-term presence-absence data», *Scientific reports*, vol. 7, n° 1, p. 7154. [101](#), [115](#), [119](#)
- SASVÁRI, L. 1979, «Observational learning in great, blue and marsh tits», *Animal Behaviour*, vol. 27, doi :10.1016/0003-3472(79)90012-5, p. 767–771, ISSN 0003-3472. [136](#)
- SCHÄFER, J. et K. STRIMMER. 2005, «A shrinkage approach to large-scale covariance matrix estimation and implications for functional genomics», *Statistical applications in genetics and molecular biology*, vol. 4, n° 1. [106](#)
- SCHMIDT, K. A., S. R. DALL et J. A. VAN GILS. 2010, «The ecology of information : An overview on the ecological significance of making informed decisions», *Oikos*, vol. 119, n° 2, p. 304–316. [120](#)
- SEPPÄNEN, J.-T., J. T. FORSMAN, M. MÖNKKÖNEN et R. L. THOMSON. 2007, «Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics», *Ecology*, vol. 88, n° 7, p. 1622–1633. [99](#), [120](#)
- SKÓRKA, P., K. SIERPOWSKA, A. HAIDT, \. MYCZKO, A. EKNER-GRZYB, Z. M. ROSIN, Z. KWIECIŃSKI, J. SUCHODOLSKA, V. TAKACS et \. JANKOWIAK. 2016, «Habitat preferences of two sparrow species are modified by abundances of other birds in an urban environment», *Current zoology*, vol. 62, n° 4, p. 357–368. [116](#)
- SKÓRKA, P. et J. D. WÓJCIK. 2005, «Population dynamics and social behavior of the Mistle Thrush *Turdus viscivorus* during winter», *Acta Ornithologica*, vol. 40, n° 1, p. 35–42. [116](#)
- SOKAL, R. R. et F. J. ROHLF. 1962, «The comparison of dendrograms by objective methods», *Taxon*, p. 33–40. [125](#)
- STORCHOVÁ, L. et D. HOŘÁK. 2018, «Life-history characteristics of European birds», *Global Ecology and Biogeography*, vol. 27, n° 4, p. 400–406. [124](#)

- STOUFFER, D. B., M. SALES-PARDO, M. I. SIRER et J. BASCOMPTE. 2012, «Evolutionary Conservation of Species' Roles in Food Webs», *Science*, vol. 335, n° 6075, doi :10.1126/science.1216556, p. 1489–1492, ISSN 0036-8075, 1095-9203. [120](#)
- SUGIHARA, G. 1994, «Nonlinear forecasting for the classification of natural time series», *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A : Physical and Engineering Sciences*, vol. 348, n° 1688, p. 477–495. [123](#)
- SUGIHARA, G., R. MAY, H. YE, C.-H. HSIEH, E. DEYLE, M. FOGARTY et S. MUNCH. 2012, «Detecting causality in complex ecosystems», *science*, vol. 338, n° 6106, p. 496–500. [119](#), [122](#), [134](#)
- THOMSON, R. L., J. T. FORSMAN et M. MÖNKKÖNEN. 2003, «Positive interactions between migrant and resident birds : Testing the heterospecific attraction hypothesis», *Oecologia*, vol. 134, n° 3, p. 431–438. [102](#), [120](#), [129](#)
- THURMAN, L. L., A. K. BARNER, T. S. GARCIA et T. CHESTNUT. 2019, «Testing the link between species interactions and species co-occurrence in a trophic network», *Ecography*, vol. 42, n° 10, p. 1658–1670. [101](#), [134](#)
- TIKHONOV, G., N. ABREGO, D. DUNSON et O. OVASKAINEN. 2017, «Using joint species distribution models for evaluating how species-to-species associations depend on the environmental context», *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 8, n° 4, doi :10.1111/2041-210X.12723, p. 443–452, ISSN 2041-210X. [100](#)
- TOLVANEN, J., J. T. FORSMAN et R. L. THOMSON. 2017, «Reducing cuckoo parasitism risk via informed habitat choices», *The Auk : Ornithological Advances*, vol. 134, n° 3, p. 553–563. [116](#)
- TRØJELSGAARD, K. et J. M. OLESEN. 2016, «Ecological networks in motion : Micro-and macroscopic variability across scales», *Functional Ecology*, vol. 30, n° 12, p. 1926–1935. [98](#)
- TSONIS, A. A., E. R. DEYLE, H. YE et G. SUGIHARA. 2018, «Convergent cross mapping : Theory and an example», dans *Advances in Nonlinear Geosciences*, Springer, p. 587–600. [122](#)
- TU, C., S. SUWEIS, J. GRILLI, M. FORMENTIN et A. MARITAN. 2019, «Reconciling cooperation, biodiversity and stability in complex ecological communities», *Scientific reports*, vol. 9, n° 1, p. 5580. [100](#)
- TYLIANAKIS, J. M., E. LALIBERTÉ, A. NIELSEN et J. BASCOMPTE. 2010, «Conservation of species interaction networks», *Biological conservation*, vol. 143, n° 10, p. 2270–2279. [98](#)
- ULRICH, W. et N. J. GOTELLI. 2010, «Null model analysis of species associations using abundance data», *Ecology*, vol. 91, n° 11, p. 3384–3397. [100](#)
- USHIO, M., C.-H. HSIEH, R. MASUDA, E. R. DEYLE, H. YE, C.-W. CHANG, G. SUGIHARA et M. KONDOH. 2018, «Fluctuating interaction network and time-varying stability of a natural fish community», *Nature*, vol. 554, n° 7692, p. 360–363. [119](#), [122](#), [123](#)
- VALIENTE-BANUET, A., M. A. AIZEN, J. M. ALCÁNTARA, J. ARROYO, A. COCUCCI, M. GALETTI, M. B. GARCÍA, D. GARCÍA, J. M. GÓMEZ et P. JORDANO. 2015, «Beyond species loss : The extinction of ecological interactions in a changing world», *Functional Ecology*, vol. 29, n° 3, p. 299–307. [98](#), [101](#)
- WHITTAKER, R. J., M. B. ARAÚJO, P. JEPSON, R. J. LADLE, J. E. WATSON et K. J. WILLIS. 2005, «Conservation biogeography : Assessment and prospect», *Diversity and distributions*, vol. 11, n° 1, p. 3–23. [99](#)
- WISZ, M. S., J. POTTIER, W. D. KISSLING, L. PELLISSIER, J. LENOIR, C. F. DAMGAARD, C. F. DORMANN, M. C. FORCHHAMMER, J.-A. GRYTNES et A. GUISAN. 2013, «The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species : Implications for species distribution modelling», *Biological reviews*, vol. 88, n° 1, p. 15–30. [99](#)
- WOOD, S. N. 2003, «Thin plate regression splines», *Journal of the Royal Statistical Society : Series B (Statistical Methodology)*, vol. 65, n° 1, p. 95–114. [110](#), [127](#)
- WOOD, S. N. 2017, *Generalized Additive Models : An Introduction with R*, Chapman and Hall/CRC. [110](#), [127](#)
- ZURELL, D., L. J. POLLOCK et W. THUILLER. 2018, «Do joint species distribution models reliably detect interspecific interactions from co-occurrence data in homogenous environments?», *Ecography*, vol. 41, n° 11, doi :10.1111/ecog.03315, p. 1812–1819, ISSN 1600-0587. [100](#)

Chapitre 4

Pressions anthropiques et réponses des réseaux d'associations

Résumé

Ce chapitre s'appuie sur le manuscrit suivant :

Stanislas Rigal, Vincent Devictor, Vasilis Dakos. Anthropogenic drivers reshape network structure and composition of bird communities.

Cadre et objectif : Si l'impact des changements globaux sur la composition des communautés biotiques et sur les espèces, considérées individuellement, est de mieux en mieux cerné, ainsi que nous l'avons vu dans le deuxième chapitre, l'influence des pressions anthropiques sur la structure des réseaux d'associations sous-jacents reste peu étudiée à large échelle. Or, nous venons de voir dans le chapitre précédent que la structure de ces réseaux d'associations subissait des modifications marquées. Dans ce chapitre, on s'intéresse donc à étudier les relations entre facteurs anthropiques et modification de la structure des communautés d'oiseaux communs en France.

Hypothèse : Tout comme les espèces prises séparément dans le deuxième chapitre, la structure et la composition des communautés sont affectées par des facteurs anthropiques. L'homogénéisation de la structure des communautés et la baisse de la connectance observées dans le troisième chapitre sont liées à l'influence de ces facteurs.

Prédiction : L'intensification des pratiques agricoles, le changement d'affectation des terres et le changement climatique sont reliés au déclin général de la densité d'associations dans les communautés d'oiseaux communs en France.

Méthode : Les modifications dans la structure des réseaux d'associations reconstruits dans le troisième chapitre à partir des données du STOC entre 2001 et 2017 sont analysées au regard de la tendance des facteurs anthropiques que sont l'intensification des pratiques agricoles (quantité de pesticides et taille des exploitations), le changement d'affectation des terres (urbanisation et changement du couvert forestier) et le changement climatique (variation de la température et des précipitations).

Résultats : Les modifications dans la structure des réseaux d'associations entre espèces sont reliées aux facteurs anthropiques considérés. Les communautés sont progressivement dominées par des espèces généralistes avec moins d'associations d'espèces dans les paysages affectés par l'intensification agricole. Un déclin du nombre d'associations entre espèces est aussi observé dans les zones les plus affectées par le changement climatique. À l'inverse, la densité des associations d'espèces et la spécialisation des communautés sont positivement liées à l'augmentation de la couverture forestière. Ces résultats montrent que la structure et la composition des communautés biotiques sont rapidement remodelées par les facteurs anthropiques à large échelle.

Introduction

Les impacts des activités humaines sur la biodiversité s'intensifient (IPBES, 2019; RIPPLE et collab., 2017). Les déclin de l'abondance, de la richesse et de l'aire de répartition des espèces sont bien documentés (LESICA et CRONE, 2017; MURPHY et ROMANUK, 2014; ROSENBERG et collab., 2019), et les effets directs des pressions anthropiques sur les espèces individuelles sont également de mieux en mieux compris comme nous l'avons vu dans le deuxième chapitre. Cependant, la façon dont les interactions entre les espèces sont également affectées par les pressions anthropiques en cours reste négligée (TYLIANAKIS et collab., 2008). Pourtant, les biologistes de la conservation ont très tôt perçu la co-dépendance des espèces comme un sujet d'intérêt et de préoccupation (JANZEN, 1971). En effet, les changements dans les interactions entre espèces peuvent être découplés des variations d'abondance des espèces individuelles ou de la composition des communautés (VALIENTE-BANUET et collab., 2015).

Parmi les principaux moteurs de la crise actuelle de la biodiversité, il a été démontré que les modifications des habitats (par exemple, par l'intensification de l'agriculture (EMMERSON et collab., 2016) et d'autres changements d'utilisation des terres (ELLIS et collab., 2010)), ainsi que le changement climatique, sont prédominants (IPBES, 2019). En outre, ces pressions peuvent agir ensemble, voire en synergie, sur la biodiversité (BROOK et collab., 2008). Au-delà de leur effet sur les espèces individuelles analysé au chapitre deux, ces pressions anthropiques peuvent aussi avoir un impact sur des composantes interdépendantes des communautés biotiques : la composition et l'abondance des espèces ainsi que la structure du réseaux d'interaction qui sous-tend la communauté (Fig. 4.1).

L'existence, l'intensité et la fréquence des interactions entre espèces peuvent en effet être modifiées par des changements directs des conditions environnementales ou par des modifications de l'abondance et du comportement des espèces, dues à des facteurs anthropiques (WONG et CANDOLIN, 2015) (Fig. 4.1b). Par exemple, l'effet du changement climatique sur les interactions entre espèces fait l'objet d'une attention croissante depuis deux décennies (BOUKAL et collab., 2019; HARRINGTON et collab., 1999; TYLIANAKIS et collab., 2008). Cependant, les influences d'autres pressions anthropiques sont beaucoup moins documentées (DE CHAZAL et ROUNSEVELL, 2009; HOOVER et TYLIANAKIS, 2012; TORRES et collab., 2017), avec quelques exceptions dans les interactions entre plantes (BROOKER, 2006; PFLIEGER et ZOBEL, 1995). Les quelques études traitant des conséquences des pressions non climatiques aux côtés de l'effet au changement climatique ont souligné la nécessité de prendre en compte l'effet combiné de tous les facteurs de perturbations anthropiques sur les interactions entre espèces (SCHWEIGER et collab., 2010; START et collab., 2020; TYLIANAKIS et MORRIS, 2017). Néanmoins, notre compréhension de la façon dont les pres-

sions affectent les interactions entre espèces reste généralement limitée, notamment parce que les interactions entre espèces peuvent aussi, en retour, influencer la façon dont l'ensemble de la communauté répond au changement global (HOBART et collab., 2019; SUTTLE et collab., 2007). En effet, des changements dans la composition des espèces et/ou dans les interactions entre espèces peuvent avoir un impact sur l'ensemble du réseau et pourraient donc modifier les propriétés émergentes de ce réseau telles que la résilience de la communauté aux perturbations (LARSEN et collab., 2005; THÉBAULT et FONTAINE, 2010).

Les analyses à grande échelle des réseaux d'interactions dans les communautés face aux changements globaux sont aussi principalement limitées par l'estimation des interactions elles-mêmes, notamment à partir de données macro-écologiques. Les interactions sont donc principalement abordées en utilisant des mesures intermédiaires telles que les associations entre espèces, définies comme la relation statistique (spatiale ou temporelle) entre les espèces. Les associations interspécifiques peuvent être obtenues à partir de la cooccurrence spatiale (MORUETA-HOLME et collab., 2016) avec des limites bien connues dues aux nombreux processus non biotiques influençant la distribution des espèces (BARNER et collab., 2018; BLANCHET et collab., 2020). Les récentes avancées théoriques en matière de détection de causalité dans les séries temporelles (SUGIHARA et collab., 2012) ont ouvert une nouvelle voie de recherche pour quantifier les interactions entre espèces à partir de séries temporelles d'espèces (DEYLE et collab., 2016; USHIO et collab., 2018). Cependant, l'application de ces méthodes à des systèmes empiriques variés peut être difficile car l'incertitude et le bruit des données pourraient l'emporter sur les informations importantes contenues dans les séries temporelles. Par conséquent, une approche transversale combinant les informations de la cooccurrence spatiale et de la cofluctuation temporelle des espèces, limitant les biais inhérents à la fois aux méthodes spatiales et temporelles, fait partie des approches les plus complètes pour obtenir des estimations correctes des interactions entre espèces à partir d'ensembles de données spatiales et temporelles à grande échelle comme nous l'avons présenté dans le troisième chapitre.

L'identité et l'abondance des espèces dans les communautés peuvent, elles aussi, être affectées (Fig. 4.1a), par exemple par un changement des conditions environnementales, de la disponibilité de l'habitat ou par la destruction directe d'individus. Il en résulte une modification de la composition de la communauté, certaines espèces disparaissant localement tandis que d'autres peuvent les remplacer. L'un des changements les plus documentés dans la composition des communautés est le remplacement des espèces spécialistes par des généralistes, qui conduit à une homogénéisation généralisée des communautés (MCKINNEY et LOCKWOOD, 1999).

Comme détaillé dans le troisième chapitre, les oiseaux communs forment un groupe pertinent pour estimer les associations écologiquement significatives, étant donné que l'exclusion compé-

titive et l'échange d'informations sociales sont signalés entre de multiples espèces d'oiseaux, et pour suivre leurs changements parallèlement aux variations de la composition des communautés, étant donné que leur dynamique a été largement suivie pendant des décennies (voir la première partie ainsi que [BRLÍK et collab. \(2021\)](#)). En outre, les réponses des oiseaux aux facteurs anthropiques - l'intensification de l'agriculture par l'utilisation de pesticides et le remembrement des terres, le changement d'utilisation des terres par l'urbanisation et le changement de la couverture forestière, et le changement climatique par le changement des températures et des précipitations - sont bien documentées (dans le chapitre deux et voir aussi [BOWLER et collab. \(2018\)](#); [HALLMANN et collab. \(2014\)](#); [STANTON et collab. \(2018\)](#)). Ces facteurs ont également été rapportés comme étant liés à la modification de la composition des communautés d'oiseaux ([DAVEY et collab., 2012](#); [GAÜ-ZÈRE et collab., 2015](#)). Or dans le troisième chapitre nous mettons en évidence un déclin de la connectance des communautés d'oiseaux françaises au cours des deux dernières décennies. Pourtant, l'influence relative des facteurs anthropiques sur un tel changement dans la composition des communautés et la structure des réseaux reste à éclaircir.

Dans ce chapitre, nous utilisons les associations spatio-temporelles issues du STOC et calculées dans le troisième chapitre pour évaluer si et comment le changement temporel observé dans la structure du réseau d'association des espèces (connectance) peut être lié à l'influence des facteurs anthropiques (intensification de l'agriculture, changement d'utilisation des terres et changement climatique). Nous nous intéressons également plus spécifiquement à savoir si et comment ces facteurs spécifiques modifient la composition des communautés en utilisant la proportion de généralistes de l'habitat dans les communautés d'oiseaux, qui, elle, devrait augmenter avec les perturbations anthropiques.

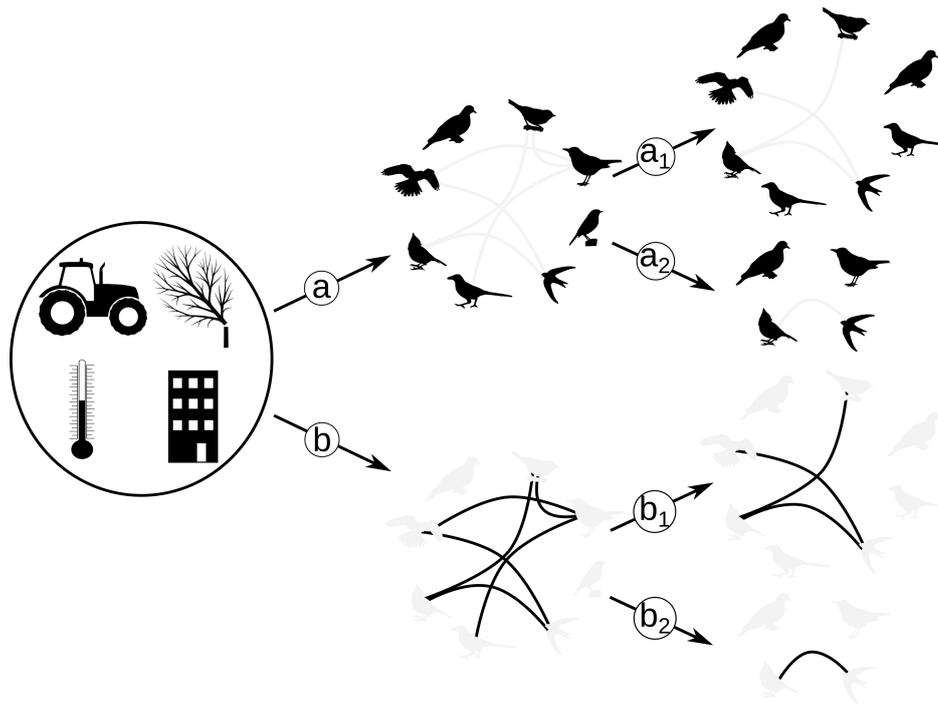


FIGURE 4.1 – Effets multiples des pressions anthropiques sur les communautés d’oiseaux. a) En se concentrant sur les espèces, on peut montrer que a1) l’identité des espèces et a2) l’abondance ou la richesse des espèces peuvent être affectées par les perturbations. b) En se concentrant sur les interactions entre espèces, on peut mettre en évidence qu’au-delà des changements dans l’identité et l’abondance des espèces, le nombre et la densité des interactions entre espèces (b1 et b2) peuvent être affectés par des pressions anthropiques qui entraînent ainsi des changements dans la structure du réseau.

Matériel et méthodes

Données sur les oiseaux et composition et structure des communautés

Associations entre espèces et connectance des réseaux

Nous avons utilisé les valeurs d’association interspécifiques obtenues dans le troisième chapitre sur les données STOC (voir fiche 1 en annexe) via la co-occurrence spatiale et les co-fluctuations temporelles pour reconstruire les réseaux d’association entre espèces dans chaque site en utilisant les espèces comme nœuds et les associations comme liens. Suivant la méthode utilisée au chapitre trois, les réseaux sont reconstruits uniquement avec les associations significatives dans le temps et dans l’espace, dans chacun des sites suivis, en fonction de l’habitat et de la région biogéographique du site. Le fait de se concentrer sur les associations interspécifiques significatives à la fois dans l’espace et dans le temps permet de remédier aux limites des méthodes spatiales et temporelles prises isolément. En outre, la signification écologique de ces associations a également été testée quantitativement et qualitativement dans le chapitre trois. Une fois les réseaux reconstruits, nous avons calculé la connectance pour chaque réseau d’association, en mesurant le nombre d’associations réalisées parmi les associations possibles (LANDI et collab., 2018), c’est-

à-dire le nombre de paires d'espèces associées parmi toutes celles présentes. La taille du réseau pouvant avoir un impact sur les valeurs de connectance, nous modélisons explicitement la taille du réseau dans les modèles (voir le modèle détaillé dans la section *Analyses statistiques*) pour tenir compte de ce biais.

Indice de généralisation des espèces et des communautés

L'indice de généralisation des espèces (IGE) a été obtenu à partir de Godet et al. (2015) de la même façon que dans le chapitre trois. Cet indice est basé sur la distribution de la densité relative entre les classes d'habitat pour chaque espèce d'oiseau. L'IGE est indépendant de la distribution des espèces dans l'espace et des abondances locales des espèces ; il correspond à la préférence d'une espèce donnée pour des habitats spécifiques. L'indice de généralisation de la communauté (IGC) est calculé comme la moyenne pondérée de l'IGE pour la communauté et caractérise si une communauté est plus ou moins composée de généralistes ou de spécialistes de l'habitat. L'IGC augmente suite à une augmentation relative de l'abondance des espèces généralistes.

Facteurs anthropiques

Intensification agricole

Nous avons utilisé les données d'achat de pesticides (herbicides, fongicides, insecticides et régulateurs de croissance) (2013-2017) agrégées par le Système d'Information sur l'Eau (SIE, 2019) et représentant la quantité de chaque substance active (Q en kg) utilisée pour chaque code postal. Nous avons géoréférencé les données sur les pesticides à partir des informations sur les codes postaux (ODS, 2013) et nous avons évalué la surface agricole utile (SAU) pour chaque code postal à partir des données gouvernementales (AGRESTE, 2016). Les n substances actives appliquées sur une parcelle ne sont pas efficaces pour une même masse. L'indice d'intensité de traitement (IIT) (Pingault et al., 2009) permet d'estimer la quantité de substance active par hectare tout en standardisant chaque substance par sa dose efficace, c'est-à-dire la dose unitaire approuvée (DUA en $kg \cdot ha^{-1}$). La DUA est disponible à partir des informations d'usage des produits (ANSES, 2019) et correspond à la quantité de substance active utilisée pour un traitement moyen, spécifiée pour l'autorisation de mise sur le marché. L'IIT pour chaque code postal c a été obtenue en additionnant la quantité de chaque substance active i divisée par sa DUA, et normalisée par la SAU du code postal (Eq. 4.1). Le changement dans l'utilisation des pesticides a été calculé en utilisant une fenêtre spatiale (voir ci-dessous *Analyses statistiques*).

$$IIT_c = \frac{\sum_i^n \left(\frac{Q_i}{DUA_i} \right)}{SAU_c} \quad (4.1)$$

Outre l'utilisation de pesticides, la taille des unités de production agricole a été obtenue à partir du recensement agricole national. La taille des exploitations correspond à la moyenne de la surface agricole utile (SAU en *ha*) par exploitation en 2010. L'évolution de la taille des exploitations correspond à la variation de la SAU par exploitation entre 2000 et 2010.

Changement d'affectation des terres

Nous avons utilisé les données d'occupation des sols fournies par le Centre d'étude spatiale de la biosphère (INGLADA et collab., 2017) pour estimer le niveau d'urbanisation. Nous avons utilisé les valeurs de couverture des sols pour 2009 car elle correspondait à l'année intermédiaire de la période couverte par les données STOC et était cohérente avec les données disponibles pour le changement d'urbanisation. Les données d'occupation des sols sont disponibles à une résolution de 30 m. Nous avons regroupé les quatre classes urbaines (tissu urbain continu, tissu urbain discontinu, unités industrielles et commerciales, surfaces routières) et nous avons mesuré le pourcentage du site (2x2km) couvert par ces quatre classes de couverture terrestre artificielle.

Les changements d'urbanisation ont été récupérés à partir de la carte d'évolution de l'urbanisation entre 2009 et 2018 mise à disposition par le Centre d'étude sur les risques, l'environnement et l'aménagement du territoire (CEREMA, 2019). Pour chaque code postal, le flux d'urbanisation entre 2009 et 2018 a été mesuré en pourcentage de la surface totale du code postal. Pour chaque site, la valeur du changement d'urbanisation correspond à la valeur du changement d'urbanisation de son code postal.

La couverture forestière en 2000 et le changement de la couverture forestière entre 2000 et 2016 ont été obtenus à partir du Global Forest Change (HANSEN et collab., 2013). Le couvert forestier correspond à la fermeture de la canopée mesurée avec une résolution de 30m. Pour chaque site, la valeur du couvert forestier correspond à la moyenne du couvert forestier sur le site. Le changement de la couverture forestière a été calculé comme la différence entre le gain de forêt et la perte de forêt sur le site.

Changement climatique

Les données de température de 2001 à 2017 ont été mises à disposition par l'institut météorologique français avec des moyennes de températures mensuelles proches de la surface fournies pour chaque cellule de 8x8 km sur la France (GAÜZÈRE et collab., 2015). Pour chaque site, la valeur de la température correspond à la température moyenne d'avril à août (en °C, choix des mois suivant GAÜZÈRE et collab. (2015)) entre 2001 et 2017. L'évolution de la température a été calculée à l'aide d'une fenêtre spatiale (voir ci-dessous *Analyses statistiques*).

Les données de précipitations de 2001 à 2013 ont également été recueillies auprès de l'institut

météorologique français avec la même résolution spatiale. Pour chaque site, on a pris la moyenne des précipitations d'avril à août (en mm) sur l'ensemble de la période. Le changement dans les précipitations a été calculé en utilisant une fenêtre spatiale (voir ci-dessous *Analyses statistiques*).

Analyses statistiques

Fenêtre spatiale régionale

Comme chaque site n'a pas nécessairement fait l'objet d'un suivi annuel, la connectance et l'IGC n'étaient pas toujours disponibles pour chaque année dans chaque site. De plus, les facteurs anthropiques n'étaient pas disponibles à la même résolution en raison de la variété des sources de données et les tendances de certains facteurs (utilisation de pesticides, température et précipitations) n'étaient pas directement disponibles. Nous avons donc utilisé une approche par fenêtre spatiale à l'instar du chapitre trois pour évaluer les tendances de la connectance, de l'IGC, de l'utilisation des pesticides, de la température et des précipitations avec suffisamment de données et pour analyser les pressions anthropiques et les réponses des communautés à une échelle spatiale similaire. Pour ce faire, nous avons utilisé une approche basée sur la régression pondérée dans l'espace (RPE) (GOLLINI et collab., 2015; LU et collab., 2013) dans laquelle chaque site a été considéré comme le centre d'une fenêtre de 80 km de rayon. La taille de la fenêtre correspond à un compromis pour avoir à la fois une précision spatiale suffisante et suffisamment de fenêtres englobant plus de 20 sites (voir l'annexe 4). A chaque site de la fenêtre a été attribué un poids décroissant avec la distance au site central sélectionné, suivant une fonction à noyau bis-carré. La valeur de la tendance attribuée au site central pour la connectance, l'IGC, l'utilisation de pesticides, la température et les précipitations, correspond à la pente d'une régression linéaire pondérée calculée avec les valeurs de tous les sites de la fenêtre. Pour la taille des exploitations, l'urbanisation et la couverture forestière (pour lesquels les changements étaient directement disponibles à partir des données), la valeur de la tendance attribuée au site central correspond à la moyenne pondérée des valeurs de tous les sites de la fenêtre.

Modèle statistique

Nous avons d'abord estimé les relations entre la connectance et l'IGC dans l'espace et dans le temps en utilisant un modèle additif généralisé mixte (MAGM). Nous avons calculé l'effet linéaire de l'IGC (défini comme variable explicative) sur la connectance (définie comme variable de réponse) avec les valeurs spatiales puis avec les tendances temporelles, tout en modélisant explicitement l'autocorrélation spatiale entre les sites à l'aide d'un produit de tenseur d'un spline de régression de plaque mince basé sur les coordonnées géographiques des sites (WOOD, 2003, 2017) (voir fiche 2 en annexe). Comme le nombre de sites suivis varie selon les années ainsi que la re-

présentativité de chaque zone biogéographique, nous avons ajouté l'identité des sites et les zones biogéographiques comme variables aléatoires.

Nous avons ensuite estimé l'effet des facteurs anthropiques sur les tendances de la connectance et de l'IGC. Nous avons utilisé un MAGM similaire, en estimant l'effet linéaire de la tendance des facteurs anthropiques (définies comme variables explicatives) sur les tendances de la connectance ou de l'IGC (définies comme variables de réponse) tout en contrôlant les valeurs de base des facteurs. Nous avons également contrôlé la multicollinéarité entre les variables explicatives en utilisant des facteurs d'inflation de la variance (FOX et MONETTE, 1992).

Résultats

Distributions and tendances des facteurs

L'utilisation de pesticides et la taille des exploitations ont augmenté dans la plupart des régions (Fig. 4.2) et en particulier dans les endroits où les pratiques agricoles étaient déjà intenses (voir l'annexe 4), par exemple dans le Bassin parisien (nord-est), la région méditerranéenne (sud-est) et le Bassin aquitain (sud-ouest). En revanche, les zones montagneuses (par exemple, les zones pyrénéenne (extrême sud-ouest) et alpine (extrême sud-est)) ont été moins touchées.

La tendance à l'urbanisation est élevée dans et autour des villes et des milieux déjà urbanisés. L'évolution de la couverture forestière est en partie liée aux conséquences des tempêtes atlantiques qui ont fortement touché la forêt landaise (sud-ouest), mais l'urbanisation, la gestion forestière et la déprise agricole ont également affecté le couvert forestier dans toutes les autres zones.

Les changements récents de température (2001-2017) montrent un contraste net entre l'augmentation très forte de la température dans la zone de montagne (les Alpes au sud-est et les Pyrénées au sud-ouest) et le reste du territoire. Il convient cependant de noter que sur une période plus longue (1980-2017), l'augmentation de la température a été plus sévère et a été constatée presque partout (voir l'annexe 4). Les précipitations ont surtout diminué dans le nord et l'ouest et augmenté dans le sud et l'est entre 2001 et 2013.

Changements dans les réseaux d'associations des communautés d'oiseaux

En contrôlant la richesse en espèces, la connectance, c'est-à-dire le nombre d'associations interspécifiques réalisées parmi celles possibles, a diminué au cours de la période considérée, et l'IGC, c'est-à-dire le généralisme moyen des espèces dans les communautés, a augmenté au cours de la période considérée à l'échelle nationale (voir l'annexe 4) ainsi que dans la plupart des communautés (Fig 4.3a et b).

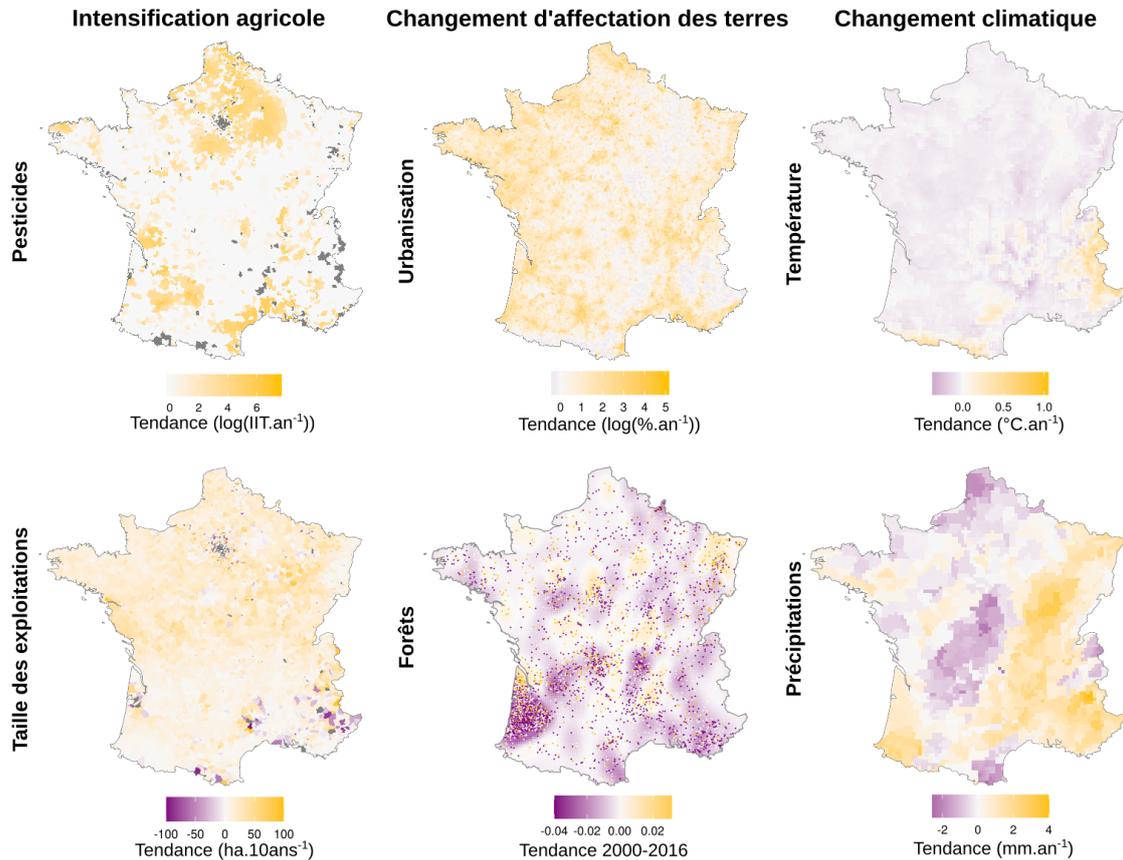


FIGURE 4.2 – Distribution spatiale des tendances des facteurs anthropiques. L'intensification de l'agriculture est représentée à la fois par le changement des méthodes de gestion à haut niveau d'intrants (utilisation de pesticides) et des unités de production de terres agricoles (taille des exploitations). La tendance de l'utilisation des pesticides est la pente de régression de l'IIT entre 2013 et 2017. L'évolution de la taille des exploitations est mesurée entre 2000 et 2010. Le changement d'affectation des terres correspond à l'évolution de la couverture urbaine et forestière. La tendance de l'urbanisation correspond au pourcentage de zones nouvellement artificialisées entre 2009 et 2018. Les changements de la couverture forestière sont mesurés entre 2000 et 2016 sous forme de perte ou de gain (points) et interpolés pour la visualisation des données. Le changement climatique est évalué à travers les variations de température et de précipitations. Les changements de température et de précipitations correspondent aux pentes de régression linéaire de la température et des précipitations printanières, respectivement entre 2001 et 2017 pour la température et entre 2001 et 2013 pour les précipitations.

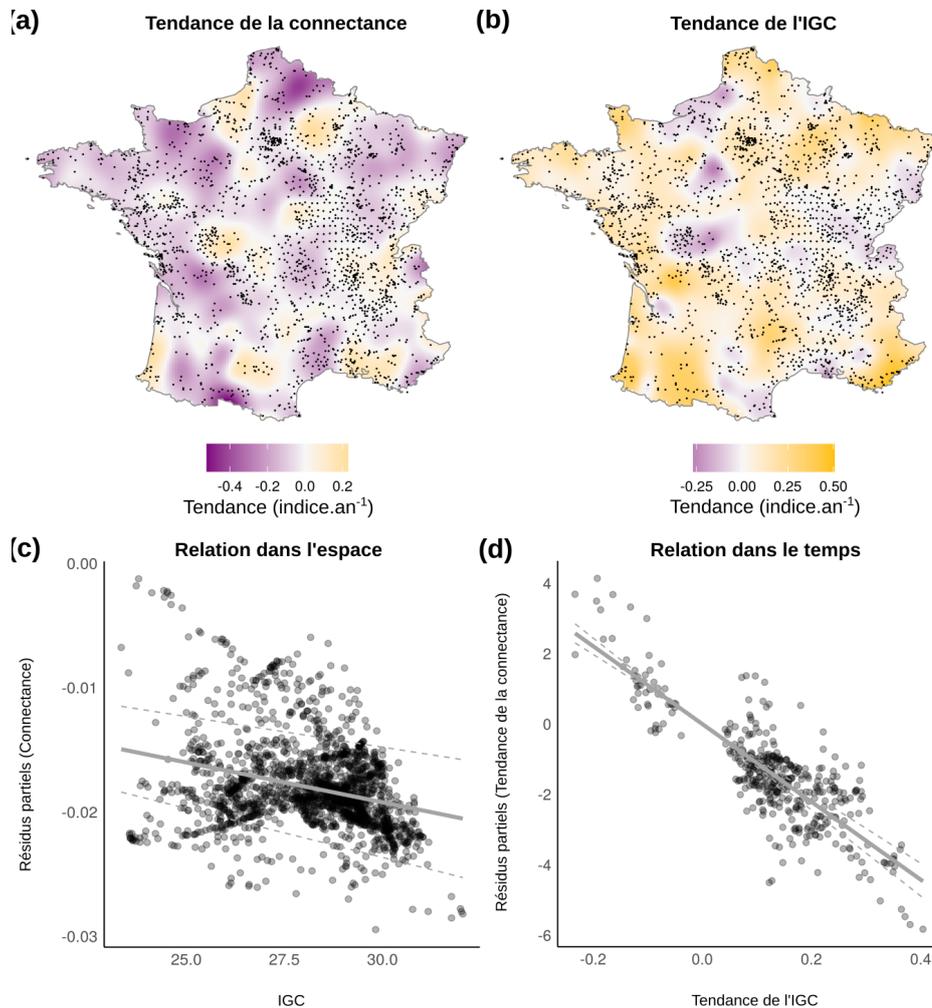


FIGURE 4.3 – Tendances et relation entre la connectance et l'indice de généralisation des communautés (IGC). a) Carte des tendances de la connectance obtenue par interpolation. Valeurs positives en orange, valeurs négatives en violet. b) Carte des tendances de l'IGC obtenue par interpolation. Valeurs positives en orange, valeurs négatives en violet. c) Relation entre la connectance (résidus partiels du MAGM) et l'IGC. d) Relation entre la tendance de la connectance (résidus partiels du MAGM) et la tendance de l'IGC. Notez que les valeurs non significatives de la tendance de l'IGC et de la connectance ont été retirées de l'analyse, ce qui explique la lacune autour de zéro.

Facteurs	Coefficient	Erreur std.	t value	p-value
Tendance pesticide	-0,85	0,12	-7,26	< 0,05
Tendance taille exploitation	-0,23	0,14	-1,71	0,09
Tendance urbanisation	0,17	0,12	1,39	0,17
Tendance forêts	0,39	0,07	5,24	< 0,05
Tendance température	-0,18	0,13	-1,40	0,16
Tendance précipitations	0,01	0,08	0,11	0,91

TABLEAU 4.1 – Effets des facteurs anthropiques sur la tendance de la connectance. Estimation des coefficients (*Coefficient*), Erreurs standards (*Erreurst.*), *tvalue* associée et niveau de significativité (*p-value*). r^2 ajusté = 0,29.

La connectance et l'IGC étaient négativement liées dans l'espace (pente = $-6,4 \cdot 10^{-4}$, erreur standard = $0,7 \cdot 10^{-4}$, t-value = -8,67, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,76, r^2 marginal = 0,24) et dans le temps (pente = -11,1, erreur standard = 0,6, t-value = -19,04, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,71, r^2 marginal = 0,44) (Fig. 4.3c-d). Il convient de noter que cette relation ne dérive pas directement d'une relation préexistante au niveau des espèce car le IGE et le nombre d'associations significatives par espèce ne sont pas significativement liés (voir l'annexe 4).

Impacts des facteurs anthropiques sur la connectance et la composition des communautés

Dans l'ensemble, nous avons constaté que la tendance de la connectance était négativement liée à la tendance de l'utilisation des pesticides et positivement liée à la tendance de la couverture forestière (Tab. 4.1, Fig. 4.4).

Une inspection plus approfondie de la cause du déclin de la connectance, c'est-à-dire en examinant l'effet des facteurs anthropogéniques sur les deux composantes de la tendance de la connectance (tendances du nombre d'associations observées et potentielles), montre que la tendance de l'utilisation des pesticides a été négativement liée aux deux composantes (Fig. 4.4). Ceci n'est toutefois pas visible pour la couverture forestière.

En outre, si la connectance n'est pas affectée par la tendance de la taille des exploitations, cette dernière est négativement liée aux tendances du nombre d'associations observées et potentielles (Fig. 4.4). La tendance à l'urbanisation est liée à une augmentation du nombre d'associations potentielles, la tendance à la température à un déclin du nombre d'associations observées et la tendance aux précipitations à la fois à un déclin du nombre d'associations observées et à une augmentation du nombre d'associations potentielles (Fig. 4.4). Dans ces cas toutefois, les relations ne semblent pas être assez fortes pour être visibles au niveau de la connectance.

L'évolution de l'IGC est positivement liée à l'augmentation de la taille des exploitations et négativement liée à la tendance de la couverture forestière (Tab. 4.2, Fig. 4.5).

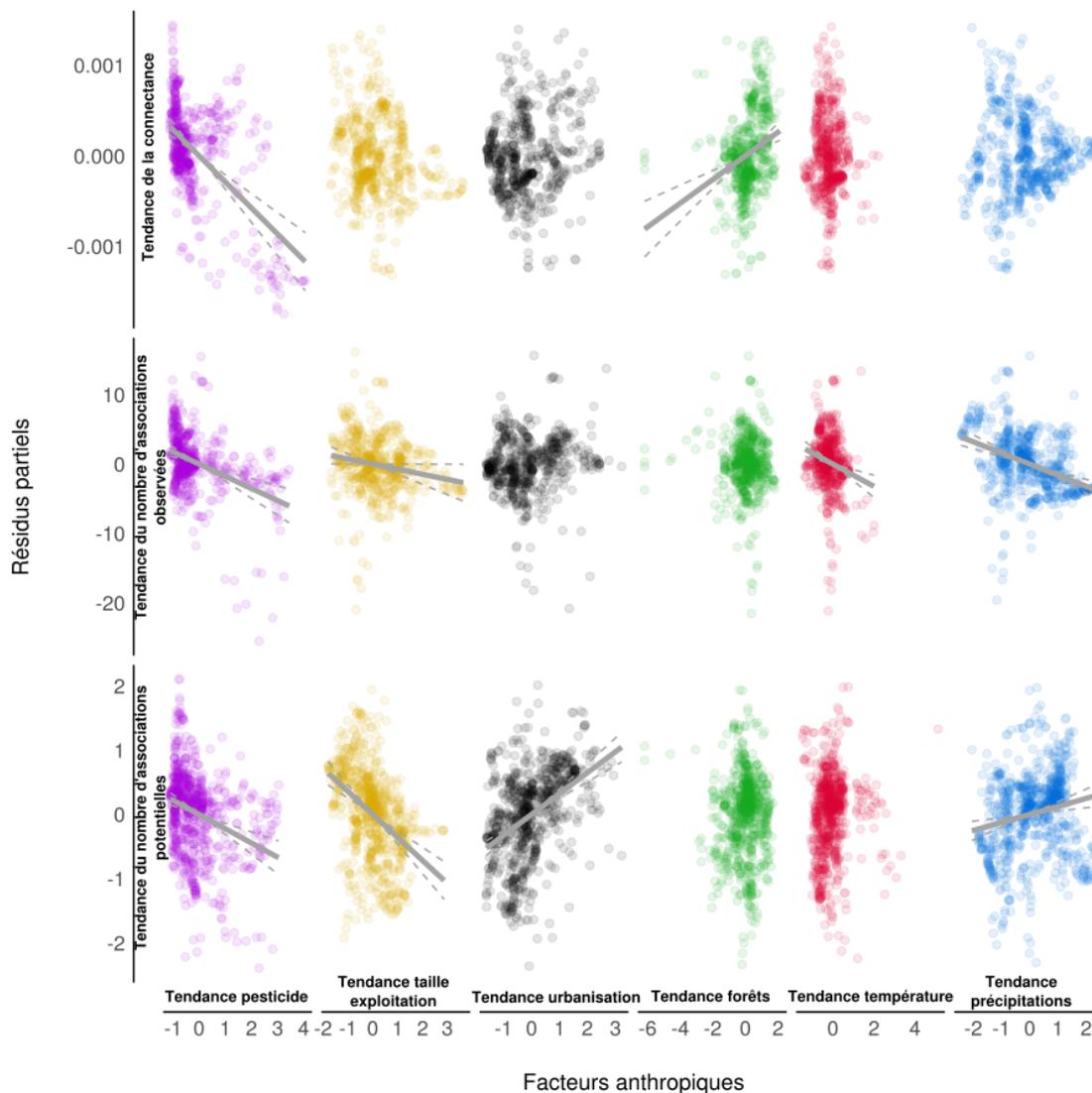


FIGURE 4.4 – Effets des facteurs anthropiques sur la tendance de la connectance. Résidus partiels du MAGM par rapport à chaque facteur inclus dans les modèles (valeurs mises à l'échelle). La tendance de la connectance est décomposée en ses deux composantes : tendance du nombre d'associations observées et tendance du nombre d'associations potentielles. Les effets significatifs sont indiqués par des lignes continues avec des intervalles de confiance (95%) en pointillés.

Facteurs	Coefficient	Erreur std.	t value	p-value
Tendance pesticide	-0,06	0,06	-1,08	0,28
Tendance taille exploitation	0,11	0,06	1,90	0,05
Tendance urbanisation	-0,03	0,04	-0,75	0,45
Tendance forêts	-0,08	0,03	-2,99	< 0,05
Tendance température	-0,03	0,04	-0,59	0,56
Tendance précipitations	-0,06	0,04	-1,34	0,18

TABLEAU 4.2 – Effets des facteurs anthropiques sur la tendance de l'indice de generalisation des communautés (IGC). Estimation des coefficients (*Coefficient*), Erreurs standards (*Erreurstd.*), *tvalue* associée et niveau de significativité (*p-value*). r^2 ajusté = 0,29.

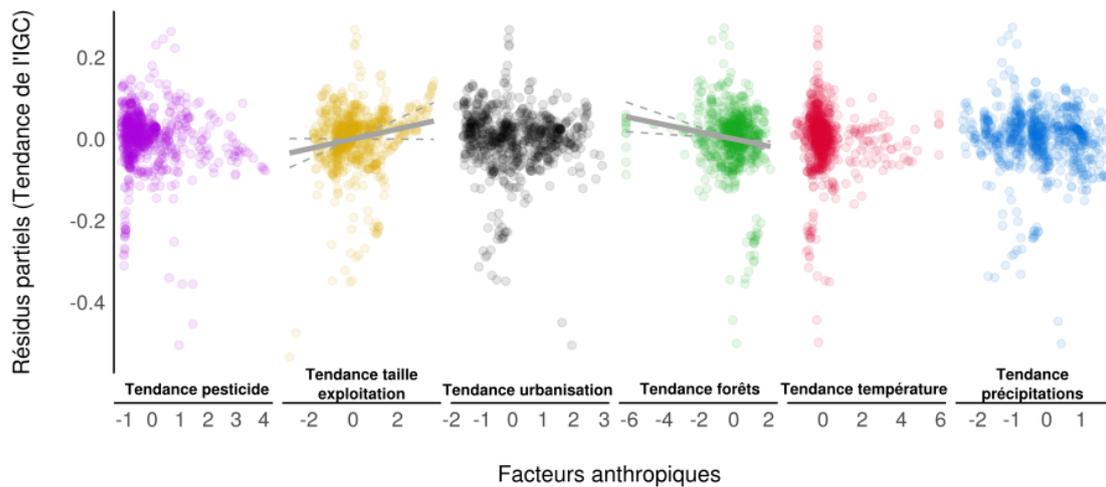


FIGURE 4.5 – Effet des facteurs anthropiques sur la tendance de l'indice de généralisation de la communauté (IGC) (valeurs mises à l'échelle). Résidus partiels du MAGM par rapport à chaque facteur inclus dans les modèles. Les effets significatifs sont indiqués par des lignes continues avec des intervalles de confiance (95%) en pointillés.

Discussion

Nous avons testé l'effet combiné des pressions anthropiques à la fois sur la composition en espèces des communautés d'oiseaux et sur la structure des réseaux d'association entre espèces. Nous avons analysé les effets de l'intensification de l'agriculture, du changement d'affectation des terres et du changement climatique sur le déclin général de la connectance dans les communautés d'oiseaux. Nous avons constaté que ce déclin de la connectance ou du nombre d'associations interspécifiques était lié à l'augmentation des pressions anthropiques, en particulier l'intensification agricole, concomitante à l'augmentation de la proportion de généralistes de l'habitat.

Les communautés d'oiseaux ont été profondément affectées par les pressions anthropogéniques au cours des deux dernières décennies. L'influence de l'intensification agricole combine l'effet des pratiques de gestion à fort apport d'intrants, notamment les pesticides, avec la détérioration des habitats due à la simplification du paysage suite au remembrement des terres agricoles. La réduction du nombre d'espèces associées et l'augmentation de la proportion d'espèces généralistes de l'habitat dans les communautés ont été mises en relation avec la tendance positive de l'intensification agricole au cours de la période étudiée. Un tel changement dans la composition des espèces dû aux pratiques agricoles est cohérent avec les résultats précédents (CHIRON et collab., 2014; SIRAMI et collab., 2019). Le déclin de la connectance avec l'intensification agricole a également été signalé en utilisant des réseaux reconstruits à partir de l'approche de cooccurrence spatiale (KAY et collab., 2018). Pourtant, la plupart des études sur l'influence des perturbations sur les réseaux d'espèces ont été menées en utilisant un type donné d'interactions mesurables empiriquement (par exemple, les réseaux trophiques, plantes-pollinisateurs ou hôtes-parasites). Les at-

tentes théoriques et les résultats empiriques, notamment pour évaluer les effets des pressions anthropiques sur la connectance dans ces réseaux d'interactions entre espèces, sont divers (HELENO et collab., 2012). Cependant, comme ces attentes dépendent souvent du type d'interactions considérées, elles ne sont pas directement applicables aux réseaux d'association entre espèces analysés dans ce chapitre. La dynamique des espèces d'oiseaux individuelles peut donc aider à comprendre les changements subis au niveau de la communauté. Les espèces des milieux agricoles, en particulier, sont connues pour être profondément impactées par l'intensification de l'agriculture (JERENTRUP et collab., 2017), mais c'est aussi le cas des oiseaux insectivores (voir le chapitre deux) et même, plus largement, bien que l'effet puisse être moins marqué, de la plupart des espèces (LI et collab., 2020). Ceci est dû à la fois à la dégradation des qualités écologiques des milieux agricoles résultant de l'augmentation de la taille des exploitations (STOATE et collab., 2009, 2001) ainsi qu'aux effets délétères directs et indirects des pesticides sur les oiseaux et leur régime alimentaire (abondance des insectes et qualités nutritives des graines) (HALLMANN et collab., 2014; MOREAU et collab., 2021; STANTON et collab., 2018). La composition des communautés et la structure des réseaux sont donc impactées car la diminution globale des individus ne touche pas de manière égale toutes les espèces mais principalement les spécialistes qui forment de nombreuses associations. L'intensification agricole a donc remodelé les communautés avec des espèces moins nombreuses et moins associées et une proportion accrue de généralistes de l'habitat.

Contrairement à l'intensification agricole, l'urbanisation n'a pas été liée à l'augmentation de la proportion de généralistes de l'habitat ou à la diminution de la connectance. Cependant, elle a eu un effet positif sur le nombre d'associations potentielles même si cet effet ne semble pas assez fort pour être visible au niveau de la connectance. Cette augmentation du nombre d'individus, non suivie d'une augmentation visible du nombre d'associations réalisées, peut être le résultat du filtre urbain qui sélectionne les spécialistes urbains ou les généralistes de l'habitat qui, dans les deux cas, sont fonctionnellement faiblement liés et donc moins enclins à interagir comme nous l'avons observé au chapitre 3. Ces espèces peuvent également être localement abondantes, en raison de la disponibilité des nids pour les espèces qui nichent dans les bâtiments, de la disponibilité de la nourriture et de la modification de la prédation (JOKIMÄKI et collab., 2016). Les conséquences de l'urbanisation sur les communautés d'oiseaux sont en effet complexes car les zones urbaines filtrent certains types d'espèces considérées comme des gagnants urbains (GUETTÉ et collab., 2017) et caractérisées par plusieurs traits tels qu'un comportement social, une alimentation au sol et une nidification hors sol (EVANS et collab., 2011). Ces espèces peuvent être considérées comme des spécialistes de l'habitat sélectionnés par les changements environnementaux qui accompagnent l'urbanisation (par exemple, la pollution, les dérangements humains, la modification de l'approvisionnement alimentaire) auxquels de nombreuses espèces sont inadaptées (ANDERIES

et collab., 2007; SERESS et collab., 2020). Pourtant, les généralistes de l'habitat peuvent également supporter des niveaux élevés d'urbanisation, et il a déjà été signalé que l'urbanisation était liée à une augmentation de la proportion de généralistes (MCKINNEY, 2006). Les communautés urbaines devraient donc être composées à la fois de spécialistes urbains et d'espèces généralistes, ce qui pourrait expliquer l'absence de relation entre le changement temporel de l'urbanisation et la proportion de généralistes : dans les zones nouvellement urbanisées, les spécialistes urbains et les généralistes de l'habitat coexistent.

L'augmentation de la proportion de spécialistes et de la connectance a été positivement liée à la tendance temporelle de la couverture forestière. Le reboisement et la recolonisation naturelle des forêts après une déprise agricole expliquent la régénération du couvert forestier en France observée depuis plus d'un siècle (AUDINOT et collab., 2020) et toujours en cours (BONTEMPS et collab., 2020). Des augmentations d'espèces spécialistes des milieux forestiers suite à un retour de la forêt ont été rapportées dans d'autres pays européens (FLORENZANO, 2004; REIF et collab., 2007) et peuvent expliquer l'effet positif de l'expansion du couvert forestier sur la spécialisation moyenne des communautés d'oiseaux. D'autre part, une partie importante des changements qui ont affecté négativement la couverture forestière ont été le résultat d'événements extrêmes tels que les tempêtes atlantiques (par exemple, la tempête Klaus sur la forêt landaise en 2009 (GARDINER et collab., 2010)). Dans une zone aussi perturbée, les généralistes comme les spécialistes sont susceptibles d'être affectés par le changement drastique du couvert forestier. Mais les espèces spécialistes pourraient tout de même être plus touchées (CANTERBURY et collab., 2000) conduisant à une diminution de la proportion de spécialistes de l'habitat et donc à une augmentation du généralisme de la communauté (DEVICTOR et collab., 2008). L'augmentation de la connectance avec l'expansion de la couverture forestière est conforme aux résultats précédents montrant que les espèces hautement connectées dans les réseaux de cooccurrence bénéficieraient plus que les autres de la réduction des menaces environnementales (TULLOCH et collab., 2018), et était attendue car il a été constaté dans le chapitre trois que les spécialistes de la forêt sont plus enclins à interagir en raison d'une étroite proximité fonctionnelle. L'augmentation de la couverture forestière a ainsi remodelé les communautés avec plus d'individus d'espèces spécialisées qui font également plus d'associations.

Par rapport à d'autres facteurs anthropiques, le changement climatique n'a pas été directement lié au déclin de la connectance ou à l'augmentation de la proportion de généralistes de l'habitat. Cependant, l'augmentation des températures et des précipitations sont liées à une diminution du nombre d'associations observées, tandis que la tendance des précipitations était liée à une augmentation du nombre d'associations potentielles, c'est-à-dire du nombre d'individus. Les réponses des communautés d'oiseaux en termes de composition des espèces au changement de

température se sont avérées rapides mais des conséquences opposées sur la proportion d'espèces généralistes ont été rapportées (DAVEY et collab., 2012; GAÛZÈRE et collab., 2020). Comme explication potentielle du déclin des associations interspécifiques, il est probable que certaines espèces bénéficiant du changement climatique se déconnectent du groupe d'espèce d'origine avec lesquelles elles sont en interaction et pour lesquelles l'expansion peut être limitée par d'autres filtres environnementaux. Dans ce cas, les espèces nouvellement arrivées qui ont connu une expansion de leur aire de répartition feraient également peu d'associations. Parallèlement, la modification des précipitations peut avoir des effets très divers sur les oiseaux, voire une influence opposée selon la temporalité des précipitations (effet positif avant la saison de reproduction mais effet négatif pendant la saison de reproduction (ZUCKERBERG et collab., 2018)). L'effet global sur les espèces est donc moins visible que pour la température (PEARCE-HIGGINS et collab., 2015) mais les oiseaux insectivores devraient bénéficier d'une augmentation des précipitations (MANTYKA-PRINGLE et collab., 2019) alors qu'une forte baisse devrait affecter négativement la plupart des espèces (IKNAYAN et BEISSINGER, 2018). La faible spécificité du changement des précipitations peut donc expliquer l'absence de relation à la fois avec la proportion de généralistes et avec la connectance, ainsi que la relation positive avec le nombre d'individus. Dans l'ensemble, le changement climatique, dont les effets sur les espèces d'oiseaux peuvent être très diversifiés, a été moins lié à la modification de la composition des communautés et de la structure des réseaux que l'intensification de l'agriculture ou le changement d'affectation des terres.

Notre approche reste sujette à certaines limites car les relations entre les facteurs anthropiques et les réponses des communautés d'oiseaux soulignées par notre approche n'ont pas été obtenues par des déterminations strictement causales. Cependant, nous avons utilisé les tendances temporelles des changements dans la composition et la structure des communautés ainsi que les tendances temporelles des facteurs environnementales pour évaluer les relations entre les facteurs anthropiques et les réponses des communautés d'oiseaux tout en évitant la substitution de l'espace pour le temps le long de gradients environnementaux (DAMGAARD, 2019). Les changements subis par les assemblages d'oiseaux à la fois dans l'identité des espèces et dans le nombre d'associations mis en évidence dans le troisième chapitre sont donc susceptibles d'être au moins partiellement induits par les facteurs anthropiques considérées dans ce chapitre. Ces changements de composition et de structure engendrés en partie par les facteurs anthropiques pourraient, en retour, influencer la résilience des communautés d'oiseaux face aux changements globaux en cours, ce qui plaide en faveur d'une réduction drastique de l'impact des pressions anthropiques.

Références

AGRESTE. 2016, «Recensements Agricoles par communes. Disponible à <https://www.data.gouv.fr/datasets/5380850fa3a7297e4d35d722>», . 151

- ANDERIES, J. M., M. KATTI et E. SHOCHAT. 2007, «Living in the city : Resource availability, predation, and bird population dynamics in urban areas», *Journal of theoretical biology*, vol. 247, n° 1, p. 36–49. 160
- ANSES. 2019, «Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail. Données ouvertes du catalogue E-Phy des produits phytopharmaceutiques, matières fertilisantes et supports de culture, adjuvants, produits mixtes et mélanges. Disponible à <https://www.data.gouv.fr/datasets/575e9fac88ee38072a640390>», . 151
- AUDINOT, T., H. WERNSDÖRFER et J.-D. BONTEMPS. 2020, «Ancient forest statistics provide centennial perspective over the status and dynamics of forest area in France», *Annals of Forest Science*, vol. 77, n° 3, p. 1–24. 161
- BARNER, A. K., K. E. COBLENTZ, S. D. HACKER et B. A. MENGE. 2018, «Fundamental contradictions among observational and experimental estimates of non-trophic species interactions», *Ecology*, vol. 99, n° 3, p. 557–566. 148
- BLANCHET, F. G., K. CAZELLES et D. GRAVEL. 2020, «Co-occurrence is not evidence of ecological interactions», *Ecology Letters*, vol. 23, n° 7, p. 1050–1063. 148
- BONTEMPS, J.-D., A. DENARDOU, J.-C. HERVÉ, J. BIR et J.-L. DUPOUEY. 2020, «Unprecedented pluri-decennial increase in the growing stock of French forests is persistent and dominated by private broadleaved forests», *Annals of Forest Science*, vol. 77, n° 4, p. 1–20. 161
- BOUKAL, D. S., A. BIDEAULT, B. M. CARREIRA et A. SENTIS. 2019, «Species interactions under climate change : Connecting kinetic effects of temperature on individuals to community dynamics», *Current opinion in insect science*, vol. 35, p. 88–95. 147
- BOWLER, D. E., H. HELDBJERG, A. D. FOX, R. B. O'HARA et K. BÖHNING-GAESE. 2018, «Disentangling the effects of multiple environmental drivers on population changes within communities», *Journal of Animal Ecology*, vol. 87, n° 4, p. 1034–1045. 149
- BRLÍK, V., E. ŠILAROVÁ, J. ŠKORPILOVÁ, H. ALONSO, M. ANTON, A. AUNINS, Z. BENKÖ, G. BIVER, M. BUSCH, T. CHODKIEWICZ, P. CHYLARECKI, D. COOMBES, E. DE CARLI, J. C. DEL MORAL, A. DEROUAUX, V. ESCANDELL, D. P. ESKILDSEN, B. FONTAINE, R. P. B. FOPPEN, A. GAMERO, R. D. GREGORY, S. HARRIS, S. HERRANDO, I. HRISTOV, M. HUSBY, C. IERONYMIDOU, F. JIGUET, J. A. KÁLÁS, J. KAMP, P. KMECL, P. KURLAVIČIUS, A. LEHIKONEN, L. LEWIS, Å. LINDSTRÖM, A. MANOLOPOULOS, D. MARTÍ, D. MASSIMINO, C. MOSHØJ, R. NELLIS, D. NOBLE, A. PAQUET, J.-Y. PAQUET, D. PORTOLOU, I. RAMÍREZ, C. REDEL, J. REIF, J. RIDZOŇ, H. SCHMID, B. SEAMAN, L. SILVA, L. SOLDAAT, S. SPASOV, A. STANEVA, T. SZÉP, G. T. FLORENZANO, N. TEUFELBAUER, S. TRAUTMANN, T. VAN DER MEIJ, A. VAN STRIEN, C. VAN TURNHOUT, G. VERMEERSCH, Z. VERMOUZEK, T. VIKSTRØM, P. VOŘÍŠEK, A. WEISERBS et A. KLVAŇOVÁ. 2021, «Long-term and large-scale multispecies dataset tracking population changes of common European breeding birds», *Scientific Data*, vol. 8, n° 1, doi:10.1038/s41597-021-00804-2, p. 21, ISSN 2052-4463. 149
- BROOK, B. W., N. S. SODHI et C. J. BRADSHAW. 2008, «Synergies among extinction drivers under global change», *Trends in ecology & evolution*, vol. 23, n° 8, p. 453–460. 147
- BROOKER, R. W. 2006, «Plant–plant interactions and environmental change», *New Phytologist*, vol. 171, n° 2, p. 271–284. 147
- CANTERBURY, G. E., T. E. MARTIN, D. R. PETIT, L. J. PETIT et D. F. BRADFORD. 2000, «Bird communities and habitat as ecological indicators of forest condition in regional monitoring», *Conservation Biology*, vol. 14, n° 2, p. 544–558. 161
- CEREMA. 2019, «Centre d'études et d'expertise sur les risques, l'environnement, la mobilité et l'aménagement. Données d'urbanisation, disponible à <https://urbanisation.biodiversitetousvivants.fr/les-donnees-au-1er-janvier-2018>», . 152
- CHIRON, F., R. CHARGÉ, R. JULLIARD, F. JIGUET et A. MURATET. 2014, «Pesticide doses, landscape structure and their relative effects on farmland birds», *Agriculture, ecosystems & environment*, vol. 185, p. 153–160. 159
- DAMGAARD, C. 2019, «A critique of the space-for-time substitution practice in community ecology», *Trends in ecology & evolution*. 162
- DAVEY, C. M., D. E. CHAMBERLAIN, S. E. NEWSON, D. G. NOBLE et A. JOHNSTON. 2012, «Rise of the generalists : Evidence for climate driven homogenization in avian communities», *Global Ecology and Biogeography*, vol. 21, n° 5, p. 568–578. 149, 162
- DE CHAZAL, J. et M. D. ROUNSEVELL. 2009, «Land-use and climate change within assessments of biodiversity change : A review», *Global Environmental Change*, vol. 19, n° 2, p. 306–315. 147
- DEVICTOR, V., R. JULLIARD et F. JIGUET. 2008, «Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation», *Oikos*, vol. 117, n° 4, p. 507–514. 161
- DEYLE, E. R., R. M. MAY, S. B. MUNCH et G. SUGIHARA. 2016, «Tracking and forecasting ecosystem interactions in real time», *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 283, n° 1822, p. 20152258. 148
- ELLIS, E. C., K. KLEIN GOLDEWIJK, S. SIEBERT, D. LIGHTMAN et N. RAMANKUTTY. 2010, «Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000», *Global ecology and biogeography*, vol. 19, n° 5, p. 589–606. 147

- EMMERSON, M., M. B. MORALES, J. J. OÑATE, P. BATARY, F. BERENDSE, J. LIIRA, T. AAVIK, I. GUERRERO, R. BOMMARCO et S. EGGERS. 2016, «How agricultural intensification affects biodiversity and ecosystem services», dans *Advances in Ecological Research*, vol. 55, Elsevier, p. 43–97. [147](#)
- EVANS, K. L., D. E. CHAMBERLAIN, B. J. HATCHWELL, R. D. GREGORY et K. J. GASTON. 2011, «What makes an urban bird?», *Global Change Biology*, vol. 17, n° 1, p. 32–44. [160](#)
- FLORENZANO, G. T. 2004, «Birds as indicators of recent environmental changes in the Apennines (Foreste Casentinesi National Park, central Italy)», *Italian Journal of Zoology*, vol. 71, n° 4, p. 317–324. [161](#)
- FOX, J. et G. MONETTE. 1992, «Generalized collinearity diagnostics», *Journal of the American Statistical Association*, vol. 87, n° 417, p. 178–183. [154](#)
- GARDINER, B., K. BLENNOW, J.-M. CARNUS, P. FLEISCHER, F. INGEMARSSON, G. LANDMANN, M. LINDNER, M. MARZANO, B. NICOLL et C. ORAZIO. 2010, «Destructive storms in European forests : Past and forthcoming impacts», . [161](#)
- GAÜZÈRE, P., L. BARBARO, F. CALATAYUD, K. PRINCÉ, V. DEVICTOR, L. RAISON, C. SIRAMI et G. BALENT. 2020, «Long-term effects of combined land-use and climate changes on local bird communities in mosaic agricultural landscapes», *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 289, p. 106722. [162](#)
- GAÜZÈRE, P., F. JIGUET et V. DEVICTOR. 2015, «Rapid adjustment of bird community compositions to local climatic variations and its functional consequences», *Global Change Biology*, vol. 21, n° 9, p. 3367–3378. [149](#), [152](#)
- GOLLINI, I., B. LU, M. CHARLTON, C. BRUNSDON et P. HARRIS. 2015, «GWmodel : An R Package for Exploring Spatial Heterogeneity Using Geographically Weighted Models», *Journal of Statistical Software*, vol. 63, n° 1, doi :10.18637/jss.v063.i17, p. 1–50, ISSN 1548-7660. [153](#)
- GUETTÉ, A., P. GAÜZÈRE, V. DEVICTOR, F. JIGUET et L. GODET. 2017, «Measuring the synanthropy of species and communities to monitor the effects of urbanization on biodiversity», *Ecological Indicators*, vol. 79, p. 139–154. [160](#)
- HALLMANN, C. A., R. P. FOPPEN, C. A. VAN TURNHOUT, H. DE KROON et E. JONGEJANS. 2014, «Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations», *Nature*, vol. 511, n° 7509, p. 341–343. [149](#), [160](#)
- HANSEN, M. C., P. V. POTAPOV, R. MOORE, M. HANCHER, S. A. TURUBANOVA, A. TYUKAVINA, D. THAU, S. V. STEHMAN, S. J. GOETZ et T. R. LOVELAND. 2013, «High-resolution global maps of 21st-century forest cover change», *science*, vol. 342, n° 6160, p. 850–853. [152](#)
- HARRINGTON, R., I. WOIWOD et T. SPARKS. 1999, «Climate change and trophic interactions», *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 14, n° 4, p. 146–150. [147](#)
- HELENO, R., M. DEVOTO et M. POCKOCK. 2012, «Connectance of species interaction networks and conservation value : Is it any good to be well connected?», *Ecological Indicators*, vol. 14, n° 1, doi :10.1016/j.ecolind.2011.06.032, p. 7–10, ISSN 1470-160X. [160](#)
- HOBART, B. K., G. M. JONES, K. N. ROBERTS, B. P. DOTTERS, S. A. WHITMORE, W. J. BERIGAN, M. G. RAPHAEL, J. J. KEANE, R. J. GUTIÉRREZ et M. Z. PEERY. 2019, «Trophic interactions mediate the response of predator populations to habitat change», *Biological Conservation*, vol. 238, p. 108217. [148](#)
- HOOVER, S. E. et J. M. TYLIANAKIS. 2012, «Species interactions», dans *Behavioural Responses to a Changing World*, Oxford University Press. [147](#)
- IKNAYAN, K. J. et S. R. BEISSINGER. 2018, «Collapse of a desert bird community over the past century driven by climate change», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 115, n° 34, p. 8597–8602. [162](#)
- INGLADA, J., A. VINCENT, M. ARIAS, B. TARDY, D. MORIN et I. RODES. 2017, «Operational high resolution land cover map production at the country scale using satellite image time series», *Remote Sensing*, vol. 9, n° 1, p. 95. [152](#)
- IPBES. 2019, «Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services», cahier de recherche, E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, & H. T. Ngo (Eds.). IPBES Secretariat : Bonn, Germany. [147](#)
- JANZEN, D. H. 1971, «The deflowering of central America», . [147](#)
- JERRENTROP, J. S., J. DAUBER, M. W. STROHBACH, S. MECKE, A. MITSCHKE, J. LUDWIG et S. KLIMEK. 2017, «Impact of recent changes in agricultural land use on farmland bird trends», *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 239, doi :10.1016/j.agee.2017.01.041, p. 334–341, ISSN 0167-8809. [160](#)
- JOKIMÄKI, J., J. SUHONEN, M.-L. JOKIMÄKI-KAISANLAHTI et P. CARBÓ-RAMÍREZ. 2016, «Effects of urbanization on breeding birds in European towns : Impacts of species traits», *Urban Ecosystems*, vol. 19, n° 4, doi :10.1007/s11252-014-0423-7, p. 1565–1577, ISSN 1573-1642. [160](#)
- KAY, G. M., A. TULLOCH, P. S. BARTON, S. A. CUNNINGHAM, D. A. DRISCOLL et D. B. LINDENMAYER. 2018, «Species co-occurrence networks show reptile community reorganization under agricultural transformation», *Ecography*, vol. 41, n° 1, p. 113–125. [159](#)

- LANDI, P., H. O. MINOARIVÉLO, \. BRÄNNSTRÖM, C. HUI et U. DIECKMANN. 2018, «Complexity and stability of adaptive ecological networks : A survey of the theory in community ecology», dans *Systems Analysis Approach for Complex Global Challenges*, Springer, p. 209–248. 150
- LARSEN, T. H., N. M. WILLIAMS et C. KREMEN. 2005, «Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning», *Ecology letters*, vol. 8, n° 5, p. 538–547. 148
- LESICA, P. et E. E. CRONE. 2017, «Arctic and boreal plant species decline at their southern range limits in the Rocky Mountains», *Ecology Letters*, vol. 20, n° 2, doi:10.1111/ele.12718, p. 166–174, ISSN 1461-0248. 147
- LI, Y., R. MIAO et M. KHANNA. 2020, «Neonicotinoids and decline in bird biodiversity in the United States», *Nature Sustainability*, p. 1–9. 160
- LU, B., P. HARRIS, I. GOLLINI, M. CHARLTON et C. BRUNSDON. 2013, «GWmodel : An R package for exploring spatial heterogeneity», *GISRUUK 2013*, p. 3–5. 153
- MANTYKA-PRINGLE, C., L. LESTON, D. MESSMER, E. ASONG, E. M. BAYNE, L. E. BORTOLOTTI, G. SEKULIC, H. WHEATER, D. W. HOWERTER et R. G. CLARK. 2019, «Antagonistic, synergistic and direct effects of land use and climate on Prairie wetland ecosystems : Ghosts of the past or present?», *Diversity and Distributions*, vol. 25, n° 12, p. 1924–1940. 162
- MCKINNEY, M. L. 2006, «Urbanization as a major cause of biotic homogenization», *Biological conservation*, vol. 127, n° 3, p. 247–260. 161
- MCKINNEY, M. L. et J. L. LOCKWOOD. 1999, «Biotic homogenization : A few winners replacing many losers in the next mass extinction», *Trends in ecology & evolution*, vol. 14, n° 11, p. 450–453. 148
- MOREAU, J., K. MONCEAU, M. CRÉPIN, F. D. TOCHON, C. MONDET, M. FRAIKIN, M. TEIXEIRA et V. BRETAGNOLLE. 2021, «Feeding partridges with organic or conventional grain triggers cascading effects in life-history traits», *Environmental Pollution*, vol. 278, doi:10.1016/j.envpol.2021.116851, p. 116851, ISSN 0269-7491. 160
- MORUETA-HOLME, N., B. BLONDER, B. SANDEL, B. J. MCGILL, R. K. PEET, J. E. OTT, C. VIOLLE, B. J. ENQUIST, P. M. JØRGENSEN et J.-C. SVENNING. 2016, «A network approach for inferring species associations from co-occurrence data», *Ecography*, vol. 39, n° 12, p. 1139–1150. 148
- MURPHY, G. E. et T. N. ROMANUK. 2014, «A meta-analysis of declines in local species richness from human disturbances», *Ecology and evolution*, vol. 4, n° 1, p. 91–103. 147
- ODS. 2013, «Open Data Soft. Correspondance Code INSEE - Code Postal 2013. Open licence 2.0. Disponible à <https://public.opendatasoft.com/explore/dataset/correspondance-code-insee-code-postal/information/>», . 151
- PEARCE-HIGGINS, J. W., S. M. EGLINGTON, B. MARTAY et D. E. CHAMBERLAIN. 2015, «Drivers of climate change impacts on bird communities», *Journal of Animal Ecology*, vol. 84, n° 4, p. 943–954. 162
- PFLEGER, T. et D. ZOBEL. 1995, «Organic pesticide modification of species interactions in annual plant communities», *Ecotoxicology*, vol. 4, n° 1, p. 15–37. 147
- REIF, J., P. VORÍŠEK, K. ŠT'ASTNYĀ, V. BEJČEK et J. PETR. 2007, «Population increase of forest birds in the Czech Republic between 1982 and 2003», *Bird Study*, vol. 54, n° 2, p. 248–255. 161
- RIPPLE, W. J., C. WOLF, T. M. NEWSOME, M. GALETTI, M. ALAMGIR, E. CRIST, M. I. MAHMOUD, W. F. LAURANCE et . S. F. . COUNTRIES 15. 2017, «World scientists' warning to humanity : A second notice», *BioScience*, vol. 67, n° 12, p. 1026–1028. 147
- ROSENBERG, K. V., A. M. DOKTER, P. J. BLANCHER, J. R. SAUER, A. C. SMITH, P. A. SMITH, J. C. STANTON, A. PANJABI, L. HELFT et M. PARR. 2019, «Decline of the North American avifauna», *Science*, vol. 366, n° 6461, p. 120–124. 147
- SCHWEIGER, O., J. C. BIESMEIJER, R. BOMMARCO, T. HICKLER, P. E. HULME, S. KLOTZ, I. KÜHN, M. MOORA, A. NIELSEN et R. OHLEMÜLLER. 2010, «Multiple stressors on biotic interactions : How climate change and alien species interact to affect pollination», *Biological Reviews*, vol. 85, n° 4, p. 777–795. 147
- SERESS, G., K. SÁNDOR, K. L. EVANS et A. LIKER. 2020, «Food availability limits avian reproduction in the city : An experimental study on great tits *Parus major*», *Journal of Animal Ecology*. 161
- SIE. 2019, «Système d'Information sur l'Eau. Achats de pesticides par code postal. Open licence 2.0. Disponible à <https://www.data.gouv.fr/datasets/5d8341258b4c414709e809e9>», . 151
- SIRAMI, C., N. GROSS, A. B. BAILLOD, C. BERTRAND, R. CARRIÉ, A. HASS, L. HENCKEL, P. MIGUET, C. VUILLOT et A. ALI-GNIER. 2019, «Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 116, n° 33, p. 16442–16447. 159
- STANTON, R. L., C. A. MORRISSEY et R. G. CLARK. 2018, «Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America : A review», *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 254, p. 244–254. 149, 160
- START, D., M. A. BARBOUR et C. BONNER. 2020, «Urbanization reshapes a food web», *Journal of Animal Ecology*, vol. 89, n° 3, p. 808–816. 147

- STOATE, C., A. BÁLDI, P. BEJA, N. D. BOATMAN, I. HERZON, A. VAN DOORN, G. R. DE SNOO, L. RAKOSY et C. RAMWELL. 2009, «Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review», *Journal of Environmental Management*, vol. 91, n° 1, doi :10.1016/j.jenvman.2009.07.005, p. 22–46, ISSN 0301-4797. [160](#)
- STOATE, C., N. D. BOATMAN, R. J. BORRALHO, C. R. CARVALHO, G. R. DE SNOO et P. EDEN. 2001, «Ecological impacts of arable intensification in Europe», *Journal of environmental management*, vol. 63, n° 4, p. 337–365. [160](#)
- SUGIHARA, G., R. MAY, H. YE, C.-H. HSIEH, E. DEYLE, M. FOGARTY et S. MUNCH. 2012, «Detecting causality in complex ecosystems», *science*, vol. 338, n° 6106, p. 496–500. [148](#)
- SUTTLE, K. B., M. A. THOMSEN et M. E. POWER. 2007, «Species interactions reverse grassland responses to changing climate», *science*, vol. 315, n° 5812, p. 640–642. [148](#)
- THÉBAULT, E. et C. FONTAINE. 2010, «Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks», *Science*, vol. 329, n° 5993, p. 853–856. [148](#)
- TORRES, M. A., M. CASINI, M. HUSS, S. A. OTTO, M. KADIN et A. GÅAARDMARK. 2017, «Food-web indicators accounting for species interactions respond to multiple pressures», *Ecological Indicators*, vol. 77, p. 67–79. [147](#)
- TULLOCH, A. I., I. CHADÈS et D. B. LINDENMAYER. 2018, «Species co-occurrence analysis predicts management outcomes for multiple threats», *Nature ecology & evolution*, vol. 2, n° 3, p. 465–474. [161](#)
- TYLIANAKIS, J. M., R. K. DIDHAM, J. BASCOMPTE et D. A. WARDLE. 2008, «Global change and species interactions in terrestrial ecosystems», *Ecology letters*, vol. 11, n° 12, p. 1351–1363. [147](#)
- TYLIANAKIS, J. M., E. LALIBERTÉ, A. NIELSEN et J. BASCOMPTE. 2010, «Conservation of species interaction networks», *Biological conservation*, vol. 143, n° 10, p. 2270–2279. [167](#)
- TYLIANAKIS, J. M. et R. J. MORRIS. 2017, «Ecological networks across environmental gradients», *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 48. [147](#)
- USHIO, M., C.-H. HSIEH, R. MASUDA, E. R. DEYLE, H. YE, C.-W. CHANG, G. SUGIHARA et M. KONDOH. 2018, «Fluctuating interaction network and time-varying stability of a natural fish community», *Nature*, vol. 554, n° 7692, p. 360–363. [148](#)
- VALIENTE-BANUET, A., M. A. AIZEN, J. M. ALCÁNTARA, J. ARROYO, A. COCUCCI, M. GALETTI, M. B. GARCÍA, D. GARCÍA, J. M. GÓMEZ et P. JORDANO. 2015, «Beyond species loss : The extinction of ecological interactions in a changing world», *Functional Ecology*, vol. 29, n° 3, p. 299–307. [147](#)
- WONG, B. et U. CANDOLIN. 2015, «Behavioral responses to changing environments», *Behavioral Ecology*, vol. 26, n° 3, p. 665–673. [147](#)
- WOOD, S. N. 2003, «Thin plate regression splines», *Journal of the Royal Statistical Society : Series B (Statistical Methodology)*, vol. 65, n° 1, p. 95–114. [153](#)
- WOOD, S. N. 2017, *Generalized Additive Models : An Introduction with R*, Chapman and Hall/CRC. [153](#)
- ZUCKERBERG, B., C. A. RIBIC et L. A. MCCAULEY. 2018, «Effects of temperature and precipitation on grassland bird nesting success as mediated by patch size», *Conservation Biology*, vol. 32, n° 4, doi :10.1111/cobi.13089, p. 872–882, ISSN 1523-1739. [162](#)

Conclusion partielle de la deuxième partie

En conclusion de cette deuxième partie, on a mis en évidence que la prise en compte des interrelations qui lient les espèces est centrale pour la compréhension du déclin de la biodiversité tant au niveau du remodelage des communautés biotiques que pour saisir l'entière de l'influence des perturbations humaines sur les communautés (donc sur les espèces et leurs liens). Nous avons en effet pu mettre en évidence que le processus d'homogénéisation biotique traditionnellement suivi grâce aux modifications qui affectent l'identité des espèces avait son pendant au niveau des associations entre espèces sans que les deux processus ne se recoupent totalement. La densité de ces associations a globalement diminué au cours des deux dernières décennies, et ce, de manière concomitante à l'essor des facteurs anthropiques.

Par conséquent, en sus de l'essor des espèces généralistes, c'est à un remaniement profond que sont soumises les communautés d'oiseaux communs avec une réduction du nombre d'associations ainsi que de leur force qui *in fine* affecte la structure générale des réseaux qui sous-tendent ces communautés. Or, les politiques de conservation ignorent encore en grande partie le milieu d'interaction des espèces qu'elles tentent de préserver. Dans ce contexte, même si l'espèce et ses interactions sont inextricablement liées, puisque ces dernières ne peuvent être maintenues que si l'espèce d'intérêt est toujours bel et bien là, la protection de l'espèce seule n'est pas suffisante puisque l'existence d'interactions requiert la présence simultanée des autres espèces appartenant au milieu d'interaction (TYLIANAKIS et collab., 2010). C'est donc bien le maintien des communautés en tant qu'assemblage d'espèces interconnectées, et partant, des propriétés émergentes d'un tel système holistique, qui est compromis par la progression des pressions anthropiques.

Les deux premières parties de mon travail se sont concentrées sur les causes directes du déclin de l'avifaune en France et en Europe ainsi que sur ses conséquences au niveau des communautés biotiques. Cependant, les pressions anthropiques qui ont été ainsi mises en avant s'inscrivent dans un contexte spatial et temporel particulier qui fait suite à une transformation majeure du mode de vie occidental, notamment depuis la seconde moitié du XX^{ème} siècle. Comme je l'ai indiqué dans l'introduction générale, je propose de prendre maintenant un peu de recul sur les dynamiques de la biodiversité et les pressions humaines qui les affectent en replaçant ces dernières dans leur contexte socio-économique. Cette prise de recul a été dictée par une observation, à savoir que le constat des effets des modèles de développement sur la biodiversité est en général partagé, mais que les modalités de réponses et les modèles alternatifs proposés divergent alors que la possibilité même d'un développement durable est questionnée.

Dans la troisième partie de mon travail, je propose par conséquent d'analyser les déterminants socio-économiques du déclin de la biodiversité. Pour traiter ces déterminants, cette troi-

sième partie se décompose en deux temps. Je présente d'abord un indicateur combiné qui permette de mettre en évidence le compromis entre développement et respect des limites au niveau mondial ainsi que de suivre la trajectoire des sociétés vers un espace juste et soutenable. Ensuite, j'analyse les soubassements théoriques et l'efficacité pratique du modèle généralement promu comme solution aux bouleversements environnementaux, le développement durable, dans le cas plus particulier de la France.

Troisième partie

Déterminants socio-économiques du déclin de la biodiversité

Chapitre 5

Combiner les indices sociétaux et biophysiques pour converger vers une société soutenable

Résumé

Ce chapitre s'appuie sur le manuscrit suivant :

Stanislas Rigal. Combining social and biophysical indicators reveals limits to growth. *Ecology and society*. Submitted.

Cadre et objectif : Au-delà de ce qu'on nomme pressions ou facteurs anthropiques, qu'en est-il du lien entre les modèles socio-économiques dans lesquels ces pressions s'exercent et les bouleversements environnementaux. Les limites, tant sociales qu'environnementales, du modèle de développement dominant ont été soulignées, en particulier par des courants hétérodoxes de l'économie, mettant en lumière l'impasse socio-environnementale du paradigme actuel. De nombreux indices ont été proposés pour pallier les biais introduits par la prépondérance des indicateurs traditionnels comme le Produit Intérieur Brut (PIB) pour mesurer la réussite des pays, notamment en donnant plus de poids au bien-être social (comme l'Indice de Développement Humain (IDH)). Néanmoins, un indice combiné permettant de suivre la trajectoire des pays vers plus de justice sociale sans dépasser les limites planétaires fait toujours défaut. Dans ce chapitre, je propose un indice socio-environnemental (ISE) prenant en compte à la fois les limites biophysiques et les seuils sociaux afin de combler cette lacune.

Hypothèse : Agréger les seuils sociaux et environnementaux complémente la lecture détaillée fournie par les indicateurs pris isolément quant au compromis entre développement et intégrité de l'environnement.

Prédiction : Compte tenu du découplage observé entre bien-être et croissance économique en Occident (paradoxe d'Easterlin) et du dépassement des seuils biophysiques, l'ISE doit formaliser les limites socio-environnementales de la croissance économique et démographique.

Méthode : L'ISE est construit en combinant les scores des pays au niveau de onze seuils sociaux et sept limites biophysiques, en prenant en compte le dépassement de ces dernières de façon qualitative et quantitative. Les relations dans le temps et l'espace entre l'ISE et le PIB ainsi que la densité de population sont ensuite analysées. De plus, une comparaison avec l'indice de développement durable (IDD) est effectuée. Ce dernier correspond à une amélioration de l'IDH afin de prendre en compte quelques limites biophysiques (émission de CO₂ et empreinte matérielle) et représente la mesure actuellement disponible la plus proche de l'objectif de ce chapitre.

Résultats : L'ISE met en évidence les limites de la croissance économique au-delà desquelles les acquis sociaux déclinent et les seuils biophysiques sont transgressés. De tels niveaux économiques sont déjà dépassés dans de nombreux pays. La densité et la croissance de la population ne sont, à l'inverse, pas apparues comme la principale source de non-durabilité du modèle de développement actuel. Par conséquent, ces résultats montrent que l'ISE peut participer à suivre les transformations nécessaires à la diminution de l'impact environnemental des pays à haut re-

venu, diminution qui pourrait à la fois entraîner des améliorations sociales et dégager une marge de manœuvre pour développer les fondements sociaux dans d'autres pays.

Introduction

La diffusion du mode de vie dominateur (*en anglais, imperial mode of living*, BRAND et WISSEN (2017) à travers le monde est responsable des plus importants dommages de notre planète (KOLASI, 2018; MARQUES, 2020; RIPPLE et collab., 2017). Pourtant, ce mode de vie, caractéristique des pays occidentaux, reste un objectif à atteindre pour la plupart des nations sans prendre en compte l'impossibilité biophysique d'étendre ses conséquences environnementales élevées à plus de 7 milliards de personnes (GANIVET, 2020). Cependant, les acquis sociaux qui peuvent accompagner le mode de vie des sociétés occidentales, aident à comprendre son succès croissant. Comme les limites de notre planète sont finies et que la satisfaction du besoin social de la plupart des humains est une question de justice et d'humanité, estimer si et comment il est possible de combiner une bonne vie pour tous dans les limites planétaires est crucial (O'NEILL et collab., 2018).

Les limites des indicateurs classiques pour évaluer le bien-être humain sont largement reconnues, et pour le PIB en particulier, elles le sont depuis son introduction dans les comptes nationaux (KUZNETS, 1934). Non seulement les activités non marchandes sont laissées de côté, mais il s'appuie sur une conception seulement économique du bien-être en temps que possibilité de posséder et d'accéder à de plus en plus de biens et de services commercialisables. Ces limites ont conduit à l'émergence de nombreux autres indicateurs visant à englober les multiples facettes du bien-être. Parmi les plus universellement utilisés, l'Indice de Développement Humain (IDH) prend en compte l'espérance de vie et l'éducation en plus du Revenu national brut (RNB qui est dérivé du PIB) (STANTON, 2007), et l'Indice de Progrès Véritable (IPV) correspond à un bien-être économique corrigé en comptabilisant négativement les coûts sociaux des activités économiques (TALBERTH et collab., 2007). D'autres indicateurs de bonheur ou établis à partir de sondages sociologiques ont également été développés afin d'évaluer plus précisément le *Paradoxe d'Easterlin* qui souligne la décorrélation entre le PIB par habitant et le bonheur des personnes au-delà de seuils de revenus donnés déjà dépassés dans les pays occidentaux (DI TELLA et MACCULLOCH, 2008; EASTERLIN, 1974; FANNING et O'NEILL, 2019; MAX-NEEF, 1995). Cependant, rares sont les indices qui proposent d'englober le bien-être ou le bonheur humain, avec ce qui constitue le fondement de toute vie humaine et, a fortiori, de toute activité économique, à savoir la préservation d'écosystèmes fonctionnels sur une planète vivable (ABDALLAH et collab., 2009; HICKEL, 2020).

Sans parler du maintien d'une activité économique, la possibilité même de vivre dans certaines zones actuellement peuplées est remise en question, dans un avenir proche, en raison des conséquences du réchauffement climatique (RAYMOND et collab., 2020). En outre, l'effondrement de la biodiversité affecte profondément la vie quotidienne et le mode de vie de millions de personnes (BEGOTTI et PERES, 2020). Plus particulièrement, les limites planétaires (ROCKSTRÖM

et collab., 2009) sont déjà partiellement dépassées au niveau mondial par l'expansion du mode de vie dominateur, comme le montrent les énormes différences d'impact entre les pays riches, principalement occidentaux, et les autres, d'autant plus en réduisant l'échelle au niveau individuel (c'est-à-dire en comparant l'empreinte environnementale ou les émissions de carbone par habitant) (DURO et TEIXIDÓ-FIGUERAS, 2013; PIKETTY et CHANCEL, 2015).

Pour trouver un chemin vers la durabilité, il faut donc évaluer les réalisations sociales à la lumière de la dégradation environnementale produite par les changements socio-économiques qui rendent possible ces réalisations. En ce sens, une analyse récente de O'NEILL et collab. (2018), a proposé de placer les pays dans un plan bidimensionnel défini par les seuils sociaux et le dépassement des limites biophysiques. Cette première avancée restait qualitative et s'appuyait sur les résultats de l'économie du *doughnut* définissant un espace juste et soutenable entre un plancher social et un plafond environnemental (RAWORTH, 2013). Le plafond environnemental correspond à la notion de frontières planétaires (ROCKSTRÖM et collab., 2009) qui restent discutées tant au niveau de leurs mesures (*peuvent-elles être mesurées et quantifiées ?*) que de leurs définitions (*correspondent-elles à des points de basculement ?*) (MONTROYA et collab., 2018a,b). O'NEILL et collab. (2018) ont surmonté la principale critique à l'encontre de ces frontières biophysiques, en particulier en matière de biodiversité, en utilisant une limite de perte de biodiversité mesurable (RUNNING, 2012). En outre, une étude plus récente encore (HICKEL, 2019) a ajouté le dépassement quantitatif des limites planétaires à l'approche qualitative initiale, en tenant compte du fait que certains pays ne dépassent que légèrement les seuils biophysiques alors que d'autres sont bien au-delà. Cela s'est traduit, notamment, par une amélioration de l'IDH en un indice de développement durable (IDD (HICKEL, 2020)), prenant en compte certains des seuils sociaux et environnementaux (CO₂ et empreinte matérielle) tout en restant partiellement basé sur le PIB. De telles approches ont permis de mettre en lumière le compromis socio-environnemental entre les pays à forte réussite sociale mais à fort impact environnemental et les pays à impact écologique plus faible mais où les acquis sociaux sont limités (Fig. 5.1a) (SCHERER et collab., 2018). Cependant, de manière encourageante, certains pays échappent à cette vallée du compromis. Par exemple, le Vietnam a réussi à atteindre six seuils sociaux tout en ne dépassant qu'une seule limite biophysique (O'NEILL et collab., 2018).

Pourtant, les analyses bidimensionnelles (axe social vs. axe biophysique) restent difficiles à utiliser pour la comparaison entre pays ou même pour les comparaisons entre années dans un pays donné. Si l'on veut dépasser les politiques basées sur le PIB, il faut en effet fournir un indice aussi facile à manipuler. Les indicateurs bidimensionnels pourraient donc être sous-utilisés pour l'orientation des politiques publiques car, étant séparés, ils peuvent difficilement permettre d'évaluer l'amélioration de la soutenabilité et de la justice sociale de façon conjointe pour un même

pays dans le temps. En utilisant les informations disponibles dans les indicateurs bidimensionnels (un axe social et un axe environnemental), il est néanmoins possible de construire un indice combiné. Cet indice peut alors être facilement utilisé dans les politiques publiques pour estimer l'écart entre l'état actuel des pays et l'objectif à atteindre, à savoir la réalisation d'un maximum d'acquis sociaux à l'intérieur des limites de la planète, si tant est que ce soit possible. Pourtant, la fusion de deux dimensions en une seule entraîne automatiquement une perte d'information et de plus, cela peut conduire à former l'hypothèse d'une substituabilité entre les réalisations sociales et les limites biophysiques, hypothèse qui s'inscrit dans une optique de durabilité faible (O'NEILL, 2012). Par conséquent, la construction d'un indice combiné doit répondre à trois critères pour être significatif et utile (MEADOWS, 1998) : 1) conserver autant d'informations que possible à partir des indicateurs initiaux, 2) être utilisé comme un complément, et non un remplacement, de l'ensemble des indicateurs sociaux et biophysiques pour rester dans le cadre d'une durabilité forte et 3) définir un objectif à atteindre.

La première question est donc de déterminer comment combiner les informations sociales et environnementales tout en perdant le moins d'informations possible et en définissant une objectif. Je propose ici un indice socio-environnemental (ISE) basé sur des informations quantitatives et qualitatives sur les réalisations sociales et les impacts biophysiques des pays. En plus des informations qualitatives apportées par les approches de seuil (en dessous ou au-dessus des seuils), il est en effet également possible de prendre en compte des données quantitatives sur les réussites sociales et le dépassement des limites. Je teste ensuite la robustesse de cet indice et sa pertinence par rapport à l'IDD qui continue jusqu'à présent l'indice socio-environnemental le plus avancé. En utilisant l'ISE en complément d'indicateurs sociaux ou environnementaux détaillés, j'explore enfin trois grandes questions : 1) la réussite socio-environnementale et la densité de population sont-elles liées, la question de la population étant controversée depuis le débat de longue date sur le rôle de la population dans la durabilité (CRIST et collab., 2017; EHRLICH et EHRLICH, 2009), 2) le " paradoxe d'Easterlin " est-il observable lorsqu'on combine des indicateurs sociaux et environnementaux et 3) quels indicateurs sociaux ou environnementaux déterminent le seuil du PIB et ce seuil de richesse permet-il déjà d'atteindre un espace sûr et juste pour tous ?

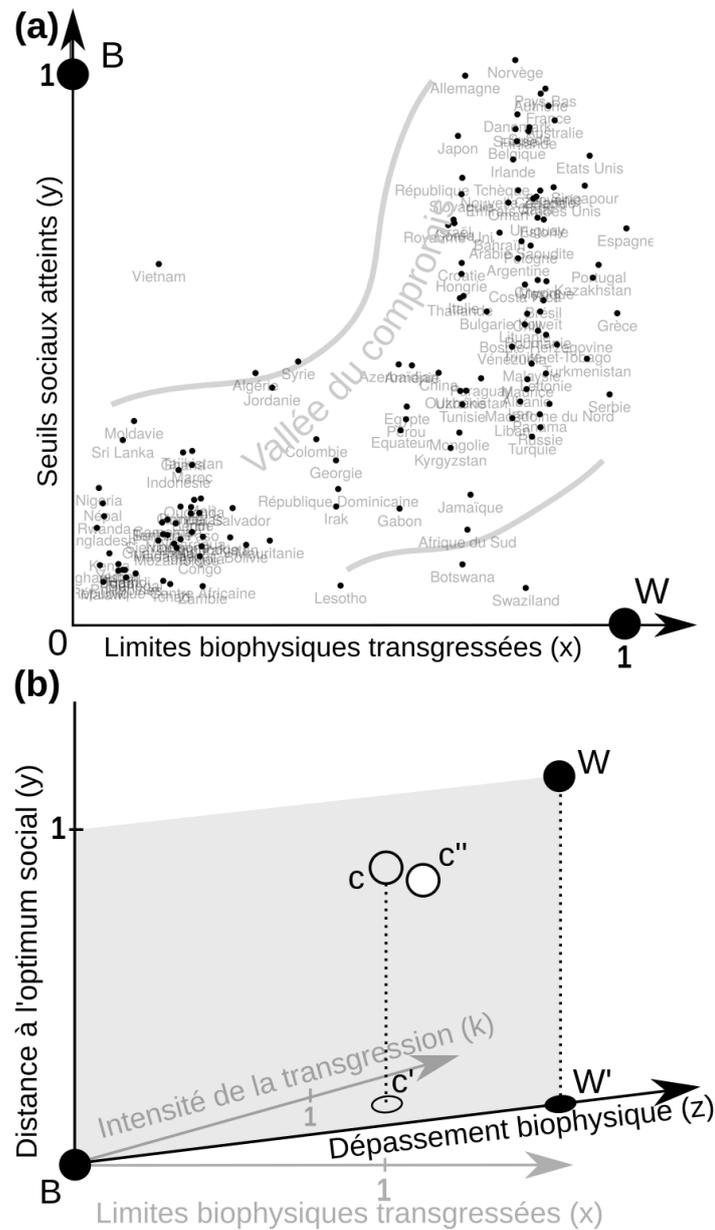


FIGURE 5.1 – a) Projection des pays en fonction du nombre de seuils sociaux et biophysiques atteints. B correspond à l'optimum et W au pessimum. La vallée du compromis correspond à l'espace dans lequel se trouve la plupart des pays (95%) ayant soit des normes sociales élevées et de nombreuses limites biophysiques dépassées, soit peu de réalisations sociales et peu de limites dépassées. b) Construction de l'Indice Socio-Environnemental (ISE) à partir d'un espace à trois dimensions, une dimension qualitative x basée sur les seuils biophysiques et deux dimensions quantitatives, y la distance quantitative à la réussite sociale et k basée sur l'intensité de la transgression biophysique. A partir de x et k , un axe z résumant le dépassement biophysique est obtenu en reprojétant la localisation c' d'un pays du plan (x, k) sur la droite (BW') . c , la position initiale du pays dans l'espace tridimensionnel (x, y, k) est ainsi reprojété en (c'') sur le plan gris (BWW') , où B correspond à l'optimum, W au pessimum et W' à la projection de W sur la dimension z . L'ISE est enfin calculé en utilisant la distance $[Bc'']$ normalisée par $[BW]$.

Matériel et méthodes

Scores social et biophysique des pays

Moyenne spatiale

Les valeurs de chacun des 11 indicateurs sociaux (*satisfaction de la vie, espérance de vie en bonne santé, nutrition, installations sanitaires, revenu, accès à l'énergie, éducation, soutien social, qualité démocratique, égalité et emploi*) et de chacun des 7 indicateurs biophysiques (*émissions de CO₂, phosphore, azote, eau bleue, appropriation humaine incorporée de la production primaire nette (eHANPP), empreinte écologique et empreinte matérielle*) sont tirées de O'NEILL et collab. (2018) avec leur valeur seuil (Tab. 5.1). Ils correspondent principalement à des valeurs de 2011 (voir détails dans O'NEILL et collab. (2018)). Les pays ayant moins de six indicateurs sociaux avec des données (sur onze) ou moins de quatre indicateurs biophysiques avec des données (sur sept) n'ont pas été retenus dans l'analyse. Il en résulte un jeu de données composé de 151 pays disposant de suffisamment de données pour calculer un indice socio-environnemental combiné.

Valeurs temporelles

En plus de l'ensemble de données disponibles décrites ci-dessus, les valeurs sociales et biophysiques ont été reconstruites pour chaque indicateur social et biophysique à différents pas de temps pour chaque pays, sur la base des mêmes sources (BANK, 2020; KRAUSMANN et collab., 2013; LENZEN et collab., 2013; SACHS et collab., 2018). Comme toutes les données requises n'étaient pas disponibles ensemble pour une même période, certaines années étant manquantes, même au cours des deux dernières décennies, les informations disponibles ont été moyennées pour obtenir des scores sociaux et biophysiques pour trois périodes (2005, 2010, 2015) pour chaque pays. Pour chaque indicateur, les valeurs de 2005 correspondent à la moyenne des valeurs entre 2003 et 2007, les valeurs 2010 à la moyenne des valeurs entre 2008 et 2012, et les valeurs 2015 à la moyenne des valeurs entre 2013 et 2017. En raison des limitations au niveau des données, cela n'a pas pu être fait pour l'ensemble des 151 pays mais pour 135 pays. Cette étape permet de suivre les changements temporels dans le mode de développement des différents pays.

Indice socio-environnemental combiné

Pour tenir compte à la fois des seuils sociaux et des limites biophysiques, les scores sociaux et biophysiques ont été combinés en un seul indice socio-environnemental (ISE). Pour chaque pays, un score social a été calculé en combinant les onze indicateurs sociaux et un score biophysique a été calculé en combinant les sept indicateurs biophysiques. Dans la suite du chapitre, un *score*

Indicateurs sociaux	
Indicateurs	Seuils
Satisfaction de la vie	6,5 sur l'échelle de Cantril (0 à 10)
Espérance de vie en bonne santé	65 ans
Nutrition	2700 kilo-calories par personne par jour
Installations sanitaires	95% des gens ont accès à des installations sanitaire améliorées
Revenu	95% gagnent plus de 1,90 \$US par jour
Accès à l'énergie	95% ont accès à l'électricité
Education	95% d'inscription en école secondaire
Soutien social	90% ont des amis ou une famille sur lesquels compter
Qualité démocratique	0,80 sur une échelle de -2,5 à 2,5 (environ la valeur des USA et du R-U)
Égalité	70 sur une échelle de 0 à 100 (soit un indice de Gini de 0,30)
Emploi	94% ont un travail
Indicateurs biophysiques	
Indicateurs	Limites (par hab)
Émissions de CO ₂	1,61 tCO ₂ .an ⁻¹
Phosphore	0,89 kgP.an ⁻¹
Azote	8,9 kgN.an ⁻¹
Eau douce	574 m ³ .an ⁻¹
eHANPP	2,62 tC.an ⁻¹
Empreinte écologique	1,72 gha.an ⁻¹
Empreinte matérielle	7,2 t.an ⁻¹

TABLEAU 5.1 – Les onze indicateurs sociaux et les sept indicateurs biophysiques avec leur seuil (modifié à partir de O'NEILL et collab. (2018))

correspond à une valeur moyenne, qu'elle soit sociale ou biophysique, tandis qu'un *indicateur* fait toujours référence à un indicateur social ou biophysique donné (comme présenté dans le tableau 5.1).

L'ISE a été construit en intégrant l'intensité de la transgression biophysique tout en conservant toutes les informations qualitatives du nombre de seuils biophysiques dépassés. Le nombre de seuils dépassés a été conservé et divisé par le nombre d'indicateurs biophysiques mesurés (quatre à sept en fonction des pays) pour donner l'axe qualitatif x (Fig. 5.1b). L'axe k est ensuite calculé afin de représenter la composante quantitative des limites biophysiques. Il correspond à la moyenne du dépassement pour toutes les valeurs d'indicateurs biophysiques supérieures à un (le dépassement étant la différence entre le seuil et la valeur observée de l'indicateur). En d'autres termes, si un pays atteint une ou plusieurs limites mais ne le dépasse pas, $k = 0$. Si ce pays a au moins un indicateur biophysique supérieur à un, k est égal à la moyenne de la différence entre un et chaque composante supérieure à un.

Pour attribuer le même poids à la réussite sociale et au dépassement biophysique (ce qui implique de travailler avec deux et non trois axes), les axes x et k ont été combinés en un seul axe z en reprojétant la position d'un pays à partir du plan (x, k) (c' sur la figure 5.1b, issue de sa position c dans l'espace tridimensionnel (x, y, k)) sur le segment [BW]. Ceci a été fait en transformant le système de coordonnées comme suit (Eq. 5.1) :

$$z = \frac{\sqrt{\left(\frac{x+k}{2} - 0\right)^2 + \left(\frac{x+k}{2} - 0\right)^2}}{\sqrt{2}} \quad (5.1)$$

Les scores sociaux (axe y) ont été obtenus en adaptant la modification proposée par [HICKEL \(2019\)](#) pour travailler sur les données quantitatives. Pour l'indicateur nutritionnel, étant donné qu'un dépassement du seuil retenu (2 700 kilo-calories par personne et par jour) peut aussi entraîner des problèmes sociaux et sanitaires, toutes les valeurs supérieures au seuil (2 700 kilo-calories par personne et par jour) ont été fixées à un, afin de ne pas pénaliser l'atteinte de ce seuil mais de ne pas non plus donner un poids positif à son dépassement. Cependant, pour les autres indicateurs sociaux, au lieu de fixer à un toutes les valeurs supérieures au seuil, les valeurs sociales brutes (c'est-à-dire non mises à l'échelle par rapport au seuil) ont été utilisées pour obtenir, pour chaque indicateur, sa distance par rapport à sa valeur théorique maximale. Ces valeurs maximales étaient directement accessibles car chaque indicateur correspond à un pourcentage ou se situe sur un intervalle borné. La seule exception est l'espérance de vie en bonne santé pour laquelle la valeur maximale observée a été utilisée (Singapour = 75 ans). Le score social a été calculé comme la moyenne de toutes les distances entre les indicateurs sociaux et leurs valeurs maximales. Ce faisant, des informations quantitatives ont pu être obtenues pour construire le score social tout

en évitant la simplification consistant à égaliser tous les indicateurs au-dessus du seuil à un. Cela permet une évaluation plus précise des acquis sociaux réels. Par exemple, il existe des différences notables entre les pays dont la qualité démocratique est de 0,8 (correspondant au seuil et proche de la valeur pour les États-Unis) et la démocratie largement supérieure à 0,8 (par exemple dans les pays scandinaves). Il en va de même pour les autres indicateurs sociaux. Pour des raisons de clarté, j'ai utilisé un moins le score social pour fixer la position optimale B à (0, 0, 0) dans l'espace (x, y, k) (Fig. 5.1b).

Pour un pays, représenté par c dans la figure 5.1b, la valeur de l'ISE est basée sur la distance $[Bc'']$ dans l'espace euclidien (y, z) . Plus précisément, la valeur de l'ISE correspond à la distance entre c'' , la projection de c sur le plan (y, z) , et B, divisée par $[BW]$ (Eq. 2). W est la position la plus défavorable (valeurs sociales faibles, nombre élevé de seuils biophysiques largement dépassés). Pour obtenir un indice croissant à l'approche de B, l'ISE a été défini comme étant égal à un moins le calcul précédent :

$$ISE = 1 - \frac{\sqrt{(y-0)^2 + (z-0)^2}}{\sqrt{2}} \quad (5.2)$$

Indices socio-économiques externes

L'indice socio-économique principal actuel permettant d'évaluer la réussite d'un pays et d'estimer le bien-être (économique), le produit intérieur brut (PIB), a été comparé à l'ISE. Il convient de noter que le PIB n'est pas directement présent dans les indicateurs servant à calculer le score social ni dans les indicateurs servant à calculer le score biophysique (Tab. 5.1). L'indice de développement durable (IDD) correspond quant à lui à l'indice le plus avancé actuellement visant à prendre en compte à la fois des scores sociaux et environnementaux (HICKEL, 2020) et représente ainsi une mise à jour significative de l'Indice de Développement Humain (IDH). Cependant, il ne prend en compte qu'un nombre limité de variables sociales et environnementales et reste, par construction, directement lié au PIB. La relation entre l'ISE et l'IDH, qui correspond à l'indice principal proposé en complément du PIB, est analysée dans le matériel supplémentaire 1 de l'annexe 5. L'Indice de Progrès Véritable (IPV) n'a pas été utilisé car il n'était disponible que pour 17 pays et, de plus, pas pour toutes les périodes temporelles considérées ici (KUBISZEWSKI et collab., 2013). Enfin, la relation entre l'ISE et la densité de population a été analysée. Données temporelles fournies par l'ONU donnent le PIB par habitant basé sur la parité de pouvoir d'achat (PPA) en dollar international constant 2017 (Int\$) (UN, 2020a). Le PIB mondial a été tiré des données de la Banque mondiale (BANK, 2020), la densité de population (à partir des données de population et de la surface du pays (BANK, 2020; UN, 2020b)) et l'IDD (disponible sur <https://www.sustainabledevelopmentindex.org/>) ont été utilisés pour calculer la va-

leur moyenne pour chaque période (2005, 2010 et 2015) et pour chaque pays comme décrit pour les scores sociaux et biophysiques.

Deux analyses distinctes ont été menées. Tout d'abord, une approche uniquement spatiale, dans laquelle les relations entre l'ISE et le PIB, la population ou l'IDD ont été étudiées avec les valeurs socio-environnementales de 2011 directement accessibles depuis O'NEILL et collab. (2018). Pour maximiser la taille du jeu de données et travailler sur une même période, les valeurs de 2010 du PIB, de la densité de population et de l'IDD ont été utilisées pour analyser leurs relations spatiales avec l'ISE. Deuxièmement, une analyse temporelle a été menée car l'hypothèse de substitution de l'espace pour le temps peut induire en erreur (DAMGAARD, 2019) quant à l'interprétation des relations spatiales entre l'ISE et l'activité économique, la population ou l'IDD. La relation temporelle a ensuite été analysée, dans laquelle on teste si les changements temporels entre l'ISE et le PIB, la densité de population ou l'IDD sont congruents dans le temps par rapport au lien observé dans l'espace. Pour ce faire, on observe les changements entre 2005 et 2015 afin de maximiser le nombre de pays et la période considérée. Le PIB et la densité de population ayant des distributions asymétriques, ils ont été log-transformés pour les analyses ultérieures. Les pays dont la densité est supérieure à 1000 hab.km^{-2} ont été supprimés car ils correspondent à des îles et des cités-états (Singapour et Bahreïn) difficilement comparables à des États plus grands en termes d'impact par habitant.

Analyses statistiques

Les relations spatiales entre l'ISE et les indices socio-économiques ont été analysées en appliquant une régression par morceau (MUGGEO, 2008) pour évaluer les points de retournement potentiels de l'ISE le long des gradients de PIB, de densité ou d'IDD.

Afin de mesurer les changements dans le temps de façon indépendante de la valeur initiale des indices, les changements temporels de l'ISE et des indices externes ont été exprimés comme des changements relatifs par rapport aux valeurs de 2005. De plus, les relations temporelles entre l'ISE et les indices socio-économiques ont été analysées à l'aide d'une régression linéaire multiple avec la variation de l'ISE entre 2005 et 2015 comme variable de réponse et la variation entre 2005 et 2015 de l'indice considéré (soit le PIB, la densité ou l'IDD) en interaction avec la valeur de l'indice de base (valeur de 2005) comme variables explicatives.

Résultats

Relation avec le PIB

Dans l'ensemble, l'ISE est robuste à la suppression des indicateurs (voir le test de robustesse dans le matériel supplémentaire 1) et classe les pays à PIB élevé et faible aux dernières places, alors que les pays à revenu intermédiaire sont souvent mieux classés en fonction de l'ISE que du PIB par habitant (Fig. 5.2 et voir le détail par score dans le matériel supplémentaire 2). Plus particulièrement, dans l'espace, l'ISE présente une relation croissante avec le PIB pour les valeurs de PIB les plus faibles, puis une relation négative pour les valeurs de PIB les plus élevées au-dessus de 6 830 Int\$ (CI = [5 615, 8 310]) (pente₁ = 0,08, erreur standard₁ = 0,02, tvalue₁ = 5, pvalue₁ < 0,05 ; pente₂ = -0,21, erreur standard₂ = 0,02, tvalue₂ = -12, pvalue₂ < 0,05, $r^2 = 0,69$) (Fig. 5.3a). Ceci est dû à la relation négative entre le PIB et le score biophysique qui n'est plus compensée par la relation positive entre le PIB et le score social (voir le matériel supplémentaire 2).

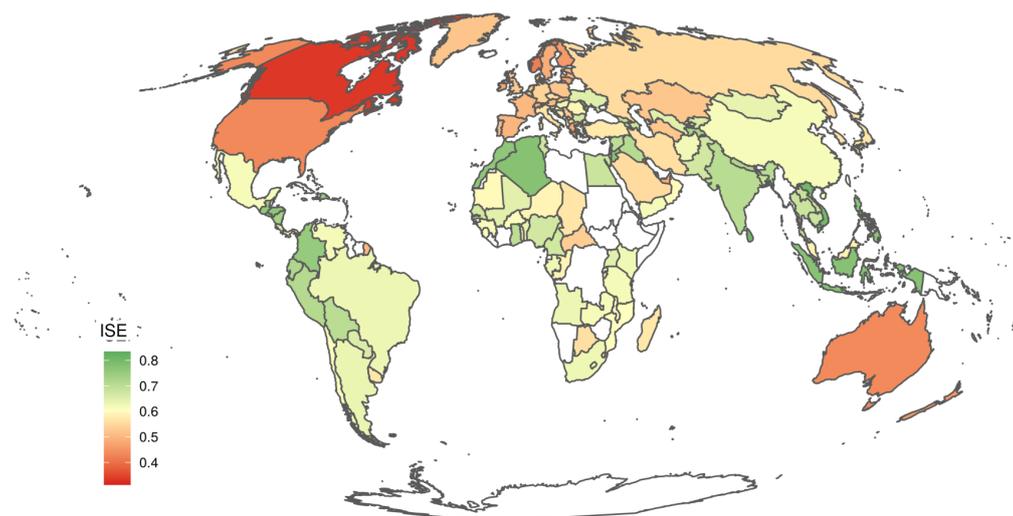


FIGURE 5.2 – Distribution spatiale de l'ISE dans le monde. Les pays en rouge ont un ISE bas et en vert, un ISE élevé.

La relation inverse entre l'ISE et le PIB aux valeurs faibles et élevées du PIB a été confirmée par l'analyse temporelle. Le changement de l'ISE n'est pas significativement lié au PIB mais est significativement et positivement lié au changement du PIB et négativement lié au terme d'interaction entre le PIB et la variation du PIB. En d'autres termes, les variations de l'ISE étaient positivement liées aux variations du PIB lorsque le PIB initial était faible, mais négativement liées aux variations du PIB lorsque la valeur initiale du PIB était élevée (5.3d et matériel supplémentaire 3). La relation s'inversait à partir d'une valeur du PIB égale à Int\$5 900 (voir les détails des calculs dans le matériel supplémentaire 3). Ce seuil se trouvait dans l'intervalle de confiance trouvé par l'analyse spatiale et était déjà dépassé par 94 pays (voir le matériel supplémentaire 4) habités par 4 262 milliards de

Réponse	Explicative	Coefficient	Erreur std.	t value	p-value	r^2 ajusté
δ ISE						0,37
	PIB	-0,01	0,01	-1,8	0,08	
	δ PIB	6,55	1,32	5,0	< 0,05	
	PIB : δ PIB	-0,75	0,14	-5,3	< 0,05	
Réponse	Explicative	Coefficient	Erreur std.	t value	p-value	r^2 ajusté
δ Score social						0,29
	PIB	-0,11	0,02	-5,0	< 0,05	
	δ PIB	3,35	1,19	2,8	< 0,05	
Réponse	Explicative	Coefficient	Erreur std.	t value	p-value	r^2 ajusté
δ Score biophysique						0,16
	PIB	0,10	0,02	4,3	< 0,05	
	δ PIB	4,16	1,19	3,5	< 0,05	

TABLEAU 5.2 – Effets du PIB et du changement de PIB sur le changement de l’ISE. Estimations des coefficients (*Coefficient*), erreurs standard (*Erreur std.*), *t value* associée, niveau de significativité (*p-value*) et qualité de l’ajustement (r^2 ajusté).

personnes en 2011.

La relation opposée entre l’ISE et le PIB est due à deux facteurs. La relation initiale croissante est due à la relation positive entre l’évolution des réalisations sociales et l’évolution du PIB entre 2005 et 2015 (Fig. 5.4a et Tab. 5.2). La relation négative au-delà du seuil est due à la relation négative entre le changement dans les réalisations sociales et le PIB spatial (Tab. 5.2), à la relation positive entre le changement du dépassement biophysique et le PIB spatial (Tab. 5.2) ainsi qu’à la relation positive entre la variation du dépassement biophysique et le changement du PIB (Fig. 5.4d et Tab. 5.2). En outre, toutes les valeurs les plus élevées de l’ISE ont été trouvées pour un PIB par habitant faible à moyen. Il convient de noter que toutes les variations négatives du PIB étaient liées à une diminution de l’impact biophysique et que presque toutes les variations négatives du PIB étaient également liées à une diminution du score social.

Il est intéressant de noter que le PIB mondial par habitant (Int\$14 275 en 2011 (Fig. 5.3) et Int\$16 911 en 2019) était déjà supérieur aux points d’inflexion constatés dans les relations spatiales et temporelles entre l’ISE et le PIB. De plus, pour la plupart des indicateurs sociaux composant le score social, il y a des exemples de pays au-dessus du seuil, même si leur PIB est inférieur ou égal au PIB optimal de l’ISE (5 900 Int\$) (voir le matériel supplémentaire 5). Pour deux indicateurs (accès à des installations sanitaires et qualité de la démocratie) uniquement, des valeurs au-dessus des seuils ne sont observés que dans des pays dont le PIB est supérieur au PIB mondial de 2011. En outre, le PIB optimal de l’ISE correspond à la valeur à partir de laquelle la plupart

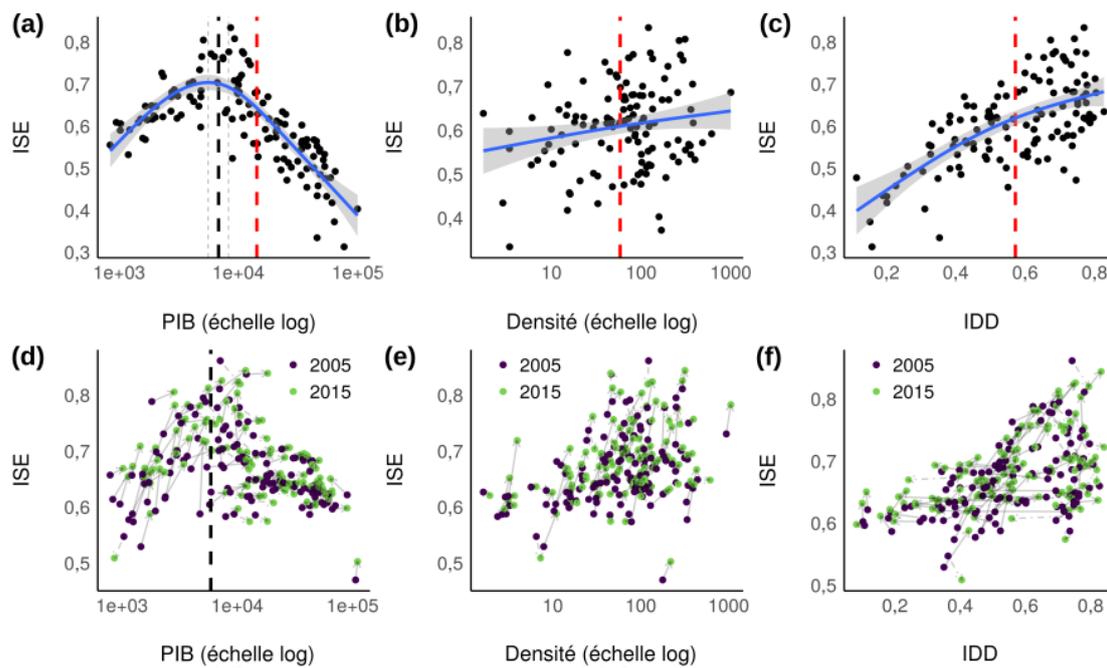


FIGURE 5.3 – Relations dans l'espace et le temps entre l'indice socio environnemental et les indices externes. a) Valeurs de l'ISE en 2011 par rapport au PIB par habitant (valeurs logarithmiques). b) Valeurs de l'ISE en 2011 par rapport à la densité de population (valeurs logarithmiques). c) Valeurs de l'ISE en 2011 par rapport à l'IDD. Les points de retournement sont représentés par une ligne pointillée noire (avec IC à 95%) et les lignes rouges représentent les valeurs mondiales de 2011. d) Valeurs de l'ISE en 2005 (points violets) et 2015 (points verts) par rapport au PIB par habitant (valeurs logarithmiques). Les flèches indiquent les changements temporels pour chaque pays. e) Valeurs de l'ISE en 2005 (points violets) et 2015 (points verts) par rapport à la densité de population (valeurs logarithmiques). f) Valeurs de l'ISE en 2005 (points violets) et 2015 (points verts) par rapport à l'IDD.

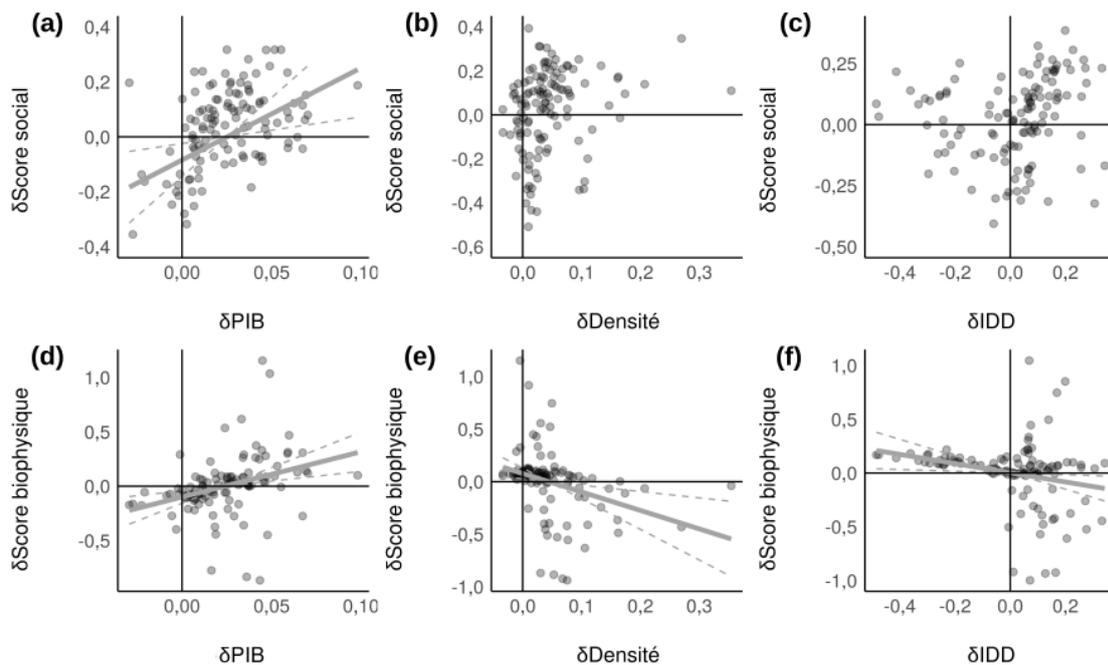


FIGURE 5.4 – Relations entre les changements du score social et du score environnemental de l'ISE et les changements des indices externes entre 2005 et 2015. a) Variation du score social liée à la variation du PIB par habitant tout en contrôlant le PIB. b) Évolution du score social liée à l'évolution de la densité de population. c) Variation du score social liée à la variation de l'IDD. d) Variation du score biophysique en fonction de la variation du PIB par habitant. e) Variation du score biophysique en fonction de la variation de la densité de population. f) Variation du score biophysique liée à la variation de l'IDD. Les points correspondent aux résidus partiels des modèles de régression multiple.

des pays deviennent incapables de rester en dessous des limites biophysiques (voir le matériel supplémentaire 5).

Relation avec la densité de population

L'ISE a montré une relation légèrement positive avec la densité de population dans l'espace (pente = 0,02, erreur standard = 0,01, tvalue = 2, pvalue < 0,05, $r^2 = 0,04$) mais pas dans le temps (Fig. 5.3b et e). Dans l'espace, la relation légèrement positive est due au faible score biophysique qui n'apparaît que dans les pays moyennement à fortement peuplés (voir le matériel supplémentaire 2).

L'absence de relation temporelle (Tab. 5.3) est due à l'absence de lien significatif entre la variation du score social et celle de la densité de population (Tab. 5.3, Fig. 4b) ainsi qu'entre le changement du score social et la densité de population dans l'espace (Tab. 5.3). Une faible relation négative existe cependant entre le changement de l'impact biophysique et le changement de la densité de population (Tab. 5.3, Fig. 4e). Confirmant l'absence de relation forte entre la proximité de l'espace juste et soutenable pour tous et la densité de population, les réalisations sociales ont été atteintes et les indicateurs biophysiques ont été respectés tant par les pays à forte que par ceux à faible densité de population (voir le matériel supplémentaire 5).

Réponse	Explicative	Coefficient	Erreur std.	t value	p-value	r^2 ajusté
δ ISE						0,24
	Densité	0,01	0,01	1,4	0,15	
	δ Densité	0,21	0,14	1,5	0,13	
	Densité : δ Densité	0,12	0,05	2,6	< 0,05	
Réponse	Explicative	Coefficient	Erreur std.	t value	p-value	r^2 ajusté
δ Score social						0,01
	Densité	0,01	0,02	0,5	0,65	
	δ Densité	0,85	0,48	1,8	0,08	
Réponse	Explicative	Coefficient	Erreur std.	t value	p-value	r^2 ajusté
δ Score biophysique						0,06
	Densité	-0,04	0,03	-1,4	0,16	
	δ Densité	-1,76	0,58	-3,0	< 0,05	

TABLEAU 5.3 – Effets de la densité de population et du changement de densité sur le changement de l’ISE. Estimations des coefficients (*Coefficient*), erreurs standard (*Erreur std.*), *t value* associée, niveau de signifi- cativité (*p-value*) et qualité de l’ajustement (r^2 *ajusté*).

Relation avec l’IDD

L’IDD est positivement lié à l’ISE dans l’espace (pente = 0,37, erreur standard = 0,04, tvalue = 10, pvalue < 0,05, $r^2 = 0,42$) (Fig. 5.3c). Une analyse par scores sociaux ou biophysiques (voir le matériel supplémentaire 2) fait apparaître deux groupes de pays. Dans le premier, le score social est bien corrélé à l’IDD mais le score biophysique ne l’est pas. Dans le second groupe, des scores sociaux élevés sont atteints pour des valeurs d’IDD faibles, mais le score biophysique est négati- vement lié à l’IDD. Par conséquent, dans chaque groupe, au moins une des deux composantes de l’ISE est liée à l’IDD, ce qui conduit à une corrélation globale entre l’ISE et l’IDD dans l’espace.

Cependant, dans le temps (Fig. 5.3f et Tab. 5.4), le changement de l’ISE est lié significativement et négativement à l’IDD, non lié au changement de l’IDD et ni au terme d’interaction entre l’IDD et le changement d’IDD. Cela s’explique parce qu’à la fois le changement du score social et du score biophysique sont positivement liés à l’IDD (Tab. 5.4). En outre, si les changements négatifs de l’IDD sont tous liés à une augmentation du score biophysique, les changements positifs de l’IDD peuvent être liés soit à une diminution, soit à une augmentation des scores social et biophysique (Fig. 5.4c et f). Cela explique l’absence de lien significatif entre la variation de l’ISE et celle de l’IDD (Tab. 5.4 et Fig. 5.3f). En d’autres termes, de nombreux pays, bien qu’ayant varié entre 2005 et 2015 en termes d’ISE, n’ont pas évolué en termes d’IDD. Inversement, de nombreux pays, bien qu’ayant varié entre 2005 et 2015 en termes d’IDD, n’ont pas connu de variations importantes en

Réponse	Explicative	Coefficient	Erreur std.	t value	p-value	r^2 ajusté
δ ISE						0,23
	IDD	-0,08	0,02	-3,5	< 0,05	
	δ IDD	0,07	0,08	0,9	0,35	
	IDD : δ IDD	0,17	0,17	1,0	0,31	
Réponse	Explicative	Coefficient	Erreur std.	t value	p-value	r^2 ajusté
δ Score social						0,08
	IDD	0,43	0,14	3,1	< 0,05	
	δ IDD	0,08	0,16	0,5	0,61	
Réponse	Explicative	Coefficient	Erreur std.	t value	p-value	r^2 ajusté
δ Score biophysique						0,05
	IDD	0,34	0,15	2,2	< 0,05	
	δ IDD	-0,43	0,17	-2,5	< 0,05	

TABLEAU 5.4 – Effets du IDD et du changement de IDD sur le changement de l’ISE. Estimations des coefficients (*Coefficient*), erreurs standard (*Erreur std.*), *t value* associée, niveau de significativité (*p-value*) et qualité de l’ajustement (r^2 ajusté).

termes d’ISE. Enfin, comme on pouvait s’y attendre de par la construction de l’IDD, cet indice ne permet pas de prendre en compte d’autres limites biophysiques que les émissions de CO₂ et l’empreinte matérielle (voir le matériel supplémentaire 5).

Discussion

Dans l’ensemble, ce chapitre montre qu’il est à la fois possible et riche d’enseignements de fusionner en un seul indice les réalisations sociales et le dépassement des seuils environnementaux. En ce sens, même si le chemin vers une durabilité forte entre des fondements sociaux et un plafond environnemental peut être étroit (WIEDMANN et collab., 2020), ce chapitre montre la possibilité pour chaque pays d’évaluer sa position actuelle par rapport à cet espace juste et soutenable, ainsi que de suivre sa trajectoire historique et de mesurer son évolution vers une société à la fois socialement et environnementalement souhaitable.

ISE et limites de l’IDD

L’IDD correspond à l’indice le plus avancé mesurant le développement humain tout en tenant compte des émissions de CO₂ et de l’empreinte matérielle (HICKEL, 2020). Il a été construit pour évaluer la durabilité du développement alors que l’IDH ne tenait compte d’aucun impact environnemental lié au développement humain. L’évaluation des réalisations sociales à la lumière de

la plupart des dégradations environnementales est pourtant cruciale pour établir un indice s'incrivant dans une durabilité forte comme nous l'avons vu dans le deuxième chapitre. L'ISE a, par conséquent, été explicitement construit pour englober qualitativement et quantitativement tous les seuils sociaux et biophysiques définissant l'espace sûr et juste proposé par RAWORTH (2013) et O'NEILL et collab. (2018). Je montre, en intégrant 5 limites biophysiques supplémentaires par rapport à l'IDD, ainsi que 7 indicateurs sociaux supplémentaires et en utilisant un indicateur de revenu non dérivé du PIB mais utilisant plutôt la distribution des revenus (5.1), que l'IDD ne réussit pas à englober tous les impacts sociaux et environnementaux du développement humain. En outre, l'ISE remplit les trois conditions requises pour construire un indice socio-environnemental efficace, car il conserve la plupart des informations des indicateurs initiaux (voir le matériel supplémentaire 5), il peut être utilisé comme complément de ces indicateurs en les résumant en scores sociaux et biophysiques et il définit explicitement un objectif à atteindre (Fig. 5.1b).

Revisiter le paradoxe d'Easterlin

L'analyse de l'ISE par rapport au PIB renforce l'argumentation selon laquelle le PIB n'est pas un bon indicateur pour mesurer les progrès des pays vers un état véritablement durable. Les résultats de ce chapitre illustrent en effet qu'au-delà d'un seuil donné, l'indice socio-environnemental est négativement lié au PIB, non seulement dans l'espace mais aussi dans le temps, ce qui signifie que l'ISE ne peut plus être amélioré et diminue même si le PIB augmente trop. De plus, la relation négative entre l'ISE et le PIB observée pour les valeurs élevées du PIB n'est pas seulement due à un environnement dégradé mais aussi à un déclin de la réussite sociale.

Les analyses temporelles sont une approche nécessaire pour valider l'existence d'un seuil de PIB et proposer de le quantifier. Si le seuil peut être approché avec des données spatiales pour une année donnée, le biais pouvant être induit par un raisonnement uniquement fondé sur l'espace (DAMGAARD, 2019) incite en effet à corroborer les observations spatiales avec les données temporelles et cette approche temporelle a confirmé qualitativement et quantitativement la relation et l'optimum de PIB trouvé dans l'espace (le PIB optimal dans le temps tombant dans l'IC du PIB optimal trouvé dans l'espace). Ces résultats sont cohérents avec les conclusions des travaux précédents menés dans le cadre de la décroissance et l'économie de l'état stationnaire (ESS) (DALY et DALY, 1973; KERSCHNER, 2010) mais s'inscrivent en faux par rapport aux attentes théoriques du développement durable (DD). Les théories du DD et de la durabilité faible reposent en effet sur l'hypothèse d'une Courbe de Kuznet Environnementale (CKE, DASGUPTA et collab. (2002); DINDA (2004)) selon laquelle une augmentation du PIB aurait un impact négatif sur l'environnement pour des valeurs faibles du PIB, puis un impact positif sur l'environnement au-delà d'une valeur seuil de PIB. Le DD fait également l'hypothèse que la croissance sera bénéfique aux acquis sociaux. Dans

ce cadre, on aurait donc dû observer une relation négative (ou stable si les gains sociaux compensent les pertes environnementales) entre l'ISE et un PIB pour les faibles valeurs du PIB, suivie d'une relation positive au-delà du minimum de la CKE. En d'autres termes, l'hypothèse de la CKE aurait abouti à une relation parfaitement opposée à celle observée dans l'espace et dans le temps entre l'ISE et le PIB. À l'inverse, la décroissance et l'ESS promeuvent l'idée que la croissance du PIB pourrait, sous certaines conditions, être profitable aux pays à faible PIB, car la croissance du PIB peut être une approximation raisonnable de l'augmentation du bien-être réel et des niveaux de vie décents dans certains pays en développement (RAO et MIN, 2018). Mais contrairement au DD, la décroissance et l'ESS supposent que les inconvénients sociaux et environnementaux inverseront rapidement cette relation au-delà d'un seuil donné, comme observé ici dans les résultats.

Plus particulièrement, l'existence d'un seuil de PIB au-delà duquel le bien-être social ne croit plus a été soulignée à de multiples reprises et théorisé par la notion de paradoxe d'Easterlin (EASTERLIN, 1974; MAJEED et MUMTAZ, 2017; WELSCH, 2002). Au-delà d'un seuil, déjà dépassé par de nombreux pays, le bien-être (dans son acceptation large, c'est à dire le bien-être social et non, seulement, économique) est décorrélé, voire anti-corrélé au PIB. L'explication la plus courante est que les impacts environnementaux (OTERO et collab., 2020) et les inconvénients sociaux de l'augmentation du PIB deviennent plus forts que les gains sociaux, rompant la corrélation entre le bien-être et le PIB ou même l'inversant (MAX-NEEF, 1995). Le lien entre le PIB et l'ISE observé dans ce chapitre confirme donc le paradoxe d'Easterlin et l'étend de la question sociale à la problématique socio-environnementale.

Désamorcer la bombe démographique

En théorie, on s'attend à ce que le nombre d'habitants intensifie les impacts par habitant sur la planète, comme l'indique l'équation $I = P \times A \times T$ dans DAILY et EHRLICH (1994); EHRLICH et HOLLANDREN (1971), avec I l'impact environnemental, P la population, A la richesse et T la technologie. La population augmente également le coût économique nécessaire à la réalisation des fondements sociaux. Malgré cette intuition mathématique, le lien entre l'ISE et la densité de population montre que différents niveaux de densité de population semblent être compatibles avec des valeurs élevées et croissantes de l'ISE, du moins dans une certaine mesure et dans certains pays. L'absence de relation négative dans le temps implique qu'il est, en théorie, possible d'atteindre des normes sociales dans les limites planétaires même dans les pays dont la population augmente. Inversement, les résultats montrent également qu'une population importante n'est pas nécessaire pour atteindre des normes sociales élevées, comme l'affirment les partisans du capital humain (EBERSTADT, 2007), car des pays à densité réduite atteignent aussi bien un haut niveau d'acquis sociaux que des pays à forte densité (voir le matériel supplémentaire 5). Partant, la densité de population

ne semble pas être le principal facteur expliquant les faibles scores sociaux ou biophysiques de nombreux pays. Néanmoins, il faut garder à l'esprit que la relation entre l'indice combiné et la densité de population n'a été testée et n'est donc valable que pour les pays dont la densité de population est inférieure à 1000 hab.km^{-2} , car hormis des cités-états, aucun pays n'a encore dépassé une telle densité. On ne peut donc exclure que la densité de population devienne un facteur prédominant du dépassement des limites biophysiques au-delà de cette valeur, comme le suggèrent les valeurs de Singapour et du Bahreïn (voir le matériel supplémentaire 5). En outre, les valeurs des indicateurs biophysiques ont été étudiées par habitant. Par conséquent, si l'on suppose que les valeurs par habitant sont fixes, l'augmentation de la population dans les pays qui se trouvent actuellement en dessous des limites biophysiques au niveau national entraînera automatiquement un dépassement de ces limites. Ce phénomène pourrait même s'intensifier si les valeurs par habitant augmentent. Au contraire, la réduction de la population dans les pays qui dépassent déjà les limites biophysiques au niveau national pourrait les aider à revenir à en deçà de ces limites (KOPNINA et WASHINGTON, 2016). Toutefois, l'échelle de temps requise pour que des changements démographiques d'envergure puissent avoir lieu (BRADSHAW et BROOK, 2014; GANIVET, 2020) rend indispensable et plus efficace l'abaissement de l'impact par habitant sans attendre une réduction de la population.

Un appel à la décroissance dans le Nord

La majeure partie de l'humanité vit déjà dans des pays dont le PIB par habitant est supérieur aux valeurs seuils du PIB trouvées dans l'étude (voir le matériel supplémentaire 5), bien que tous les citoyens de ces pays n'en reçoivent pas la même part. La plupart des seuils sociaux peuvent être atteints à ces valeurs seuils de PIB, comme c'est déjà le cas dans plusieurs pays dont le revenu par habitant est inférieur ou égal à l'ordre de grandeur de ces valeurs seuils. En outre, ne pas dépasser ces valeurs de revenu devient même nécessaire pour ne pas transgresser de limite planétaire. Plus que de fournir une valeur seuil exacte du PIB, ce chapitre souligne que l'atteinte d'un espace socialement juste et environnementalement durable pour tous nécessite avant tout une redistribution de la richesse actuelle plutôt qu'une croissance du PIB mondial. La richesse produite actuellement semble être suffisante, voire excessive, car les valeurs de PIB des pays les mieux classés ainsi que les valeurs de PIB optimales pour maximiser l'indice socio-environnemental sont inférieures au PIB mondial par habitant actuel. Une décroissance de l'impact environnemental, qui pourrait se traduire par une décroissance du PIB, est nécessaire pour ramener l'impact des pays à forte empreinte écologique dans un espace juste et soutenable. Jusqu'à présent, les baisses de PIB observées, bien que parfois liées à une diminution de l'impact biophysique, ont été la conséquence de facteurs externes telles que des troubles politiques (par exemple, la République centrafricaine)

ou des crises économiques (par exemple, l'Espagne, l'Italie ou la Grèce). Elles ont donc été subies et cela s'est traduit dans ces pays par une baisse des acquis sociaux. De surcroît, une décroissance de l'impact environnemental est également nécessaire pour donner une marge de manœuvre aux pays qui n'ont pas comblé certains besoins sociaux, dont une partie nécessite potentiellement une augmentation de la consommation d'énergie, de matériaux et d'espace (KRAUSMANN et collab., 2017; WIEDENHOFER et collab., 2020) (par exemple, l'éducation, l'assainissement, l'accès à l'énergie, les revenus et la nutrition, voir HICKEL (2019)). Une telle décroissance pourrait également se traduire pour les pays riches par une amélioration de la partie sociale de l'ISE (D'ALESSANDRO et collab., 2020), même si la possibilité d'inverser des trajectoires de développement non durables reste à démontrer empiriquement. Mais au-delà du PIB par habitant, qui met l'accent sur les inégalités entre les pays, il conviendra d'analyser les relations entre l'indice socio-environnemental et les inégalités au sein des pays, car ces inégalités ont, elles aussi, des conséquences tant sociales qu'environnementales (PIKETTY et CHANCEL, 2015; RAO, 2014; THORBECKE et CHARUMLIND, 2002).

Références

- ABDALLAH, S., S. THOMPSON, J. MICHAELSON, N. MARKS et N. STEUER. 2009, «The Happy Planet Index 2.0 : Why good lives don't have to cost the Earth», . 174
- BANK, W. 2020, «World development indicators. Disponible à [https://data.worldbank.org/.](https://data.worldbank.org/)», . 178, 181
- BEGOTTI, R. A. et C. A. PERES. 2020, «Rapidly escalating threats to the biodiversity and ethnocultural capital of Brazilian Indigenous Lands», *Land Use Policy*, vol. 96, p. 104-694. 174
- BRADSHAW, C. J. et B. W. BROOK. 2014, «Human population reduction is not a quick fix for environmental problems», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 111, n° 46, p. 16 610–16 615. 191
- BRAND, U. et M. WISSEN. 2017, «The imperial mode of living», *The Routledge handbook of ecological economics : Nature and society*, p. 152–161. 174
- CRIST, E., C. MORA et R. ENGELMAN. 2017, «The interaction of human population, food production, and biodiversity protection», *Science*, vol. 356, n° 6335, p. 260–264. 176
- DAILY, G. C. et P. R. EHRLICH. 1994, «Population, sustainability, and Earth's carrying capacity», dans *Ecosystem Management*, Springer, p. 435–450. 190
- D'ALESSANDRO, S., A. CIEPLINSKI, T. DISTEFANO et K. DITTMER. 2020, «Feasible alternatives to green growth», *Nature Sustainability*, vol. 3, n° 4, p. 329–335. 192
- DALY, H. E. et H. E. DALY. 1973, *Toward a Steady-State Economy*, vol. 2, WH Freeman San Francisco. 189
- DAMGAARD, C. 2019, «A critique of the space-for-time substitution practice in community ecology», *Trends in ecology & evolution*. 182, 189
- DASGUPTA, S., B. LAPLANTE, H. WANG et D. WHEELER. 2002, «Confronting the environmental Kuznets curve», *Journal of economic perspectives*, vol. 16, n° 1, p. 147–168. 189
- DI TELLA, R. et R. MACCULLOCH. 2008, «Gross national happiness as an answer to the Easterlin Paradox?», *Journal of Development Economics*, vol. 86, n° 1, p. 22–42. 174
- DINDA, S. 2004, «Environmental Kuznets curve hypothesis : A survey», *Ecological economics*, vol. 49, n° 4, p. 431–455. 189
- DURO, J. A. et J. TEIXIDÓ-FIGUERAS. 2013, «Ecological footprint inequality across countries : The role of environment intensity, income and interaction effects», *Ecological Economics*, vol. 93, p. 34–41. 175
- EASTERLIN, R. A. 1974, «Does economic growth improve the human lot? Some empirical evidence», dans *Nations and Households in Economic Growth*, Elsevier, p. 89–125. 174, 190

- EBERSTADT, N. 2007, «China's One-child mistake», *Wall Street Journal*, vol. 17, p. 54–65. [190](#)
- EHRlich, P. R. et A. H. EHRlich. 2009, «The population bomb revisited», *The electronic journal of sustainable development*, vol. 1, n° 3, p. 63–71. [176](#)
- EHRlich, P. R. et J. P. HOLDREN. 1971, «Impact of population growth», *Science*, vol. 171, n° 3977, p. 1212–1217. [190](#)
- FANNING, A. L. et D. W. O'NEILL. 2019, «The Wellbeing–Consumption paradox : Happiness, health, income, and carbon emissions in growing versus non-growing economies», *Journal of Cleaner Production*, vol. 212, p. 810–821. [174](#)
- GANIVET, E. 2020, «Growth in human population and consumption both need to be addressed to reach an ecologically sustainable future», *Environment, Development and Sustainability*, vol. 22, n° 6, p. 4979–4998. [174](#), [191](#)
- HICKEL, J. 2019, «Is it possible to achieve a good life for all within planetary boundaries?», *Third World Quarterly*, vol. 40, n° 1, p. 18–35. [175](#), [180](#), [192](#)
- HICKEL, J. 2020, «The sustainable development index : Measuring the ecological efficiency of human development in the anthropocene», *Ecological Economics*, vol. 167, p. 106331. [174](#), [175](#), [181](#), [188](#)
- KERSCHNER, C. 2010, «Economic de-growth vs. steady-state economy», *Journal of cleaner production*, vol. 18, n° 6, p. 544–551. [189](#)
- KOLASI, E. 2018, «The physics of capitalism», *Monthly Review*, vol. 70, n° 1, p. 29–43. [174](#)
- KOPNINA, H. et H. WASHINGTON. 2016, «Discussing why population growth is still ignored or denied», *Chinese Journal of Population Resources and Environment*, vol. 14, n° 2, p. 133–143. [191](#)
- KRAUSMANN, F., K.-H. ERB, S. GINGRICH, H. HABERL, A. BONDEAU, V. GAUBE, C. LAUK, C. PLUTZAR et T. D. SEARCHINGER. 2013, «Global human appropriation of net primary production doubled in the 20th century», *Proceedings of the national academy of sciences*, vol. 110, n° 25, p. 10324–10329. [178](#)
- KRAUSMANN, F., H. SCHANDL, N. EISENMENGER, S. GILJUM et T. JACKSON. 2017, «Material flow accounting : Measuring global material use for sustainable development», *Annual Review of Environment and Resources*, vol. 42, p. 647–675. [192](#)
- KUBISZEWSKI, I., R. COSTANZA, C. FRANCO, P. LAWN, J. TALBERTH, T. JACKSON et C. AYLNER. 2013, «Beyond GDP : Measuring and achieving global genuine progress», *Ecological economics*, vol. 93, p. 57–68. [181](#)
- KUZNETS, S. 1934, «National Income, 1929-1932», dans *National Income, 1929-1932*, NBER, p. 1–12. [174](#)
- LENZEN, M., D. MORAN, K. KANEMOTO et A. GESCHKE. 2013, «Building Eora : A global multi-region input–output database at high country and sector resolution», *Economic Systems Research*, vol. 25, n° 1, p. 20–49. [178](#)
- MAJEED, M. T. et S. MUMTAZ. 2017, «Happiness and environmental degradation : A global analysis», *Pakistan Journal of Commerce and Social Sciences (PJCSS)*, vol. 11, n° 3, p. 753–772. [190](#)
- MARQUES, L. C. 2020, *Capitalism and Environmental Collapse*, Springer. [174](#)
- MAX-NEEF, M. 1995, «Economic growth and quality of life : A threshold hypothesis», *Ecological economics*, vol. 15, n° 2, p. 115–118. [174](#), [190](#)
- MEADOWS, D. H. 1998, «Indicators and information systems for sustainable development», . [176](#)
- MONTOYA, J. M., I. DONOHUE et S. L. PIMM. 2018a, «Planetary boundaries for biodiversity : Implausible science, pernicious policies», *Trends in ecology & evolution*, vol. 33, n° 2, p. 71–73. [175](#)
- MONTOYA, J. M., I. DONOHUE et S. L. PIMM. 2018b, «Why a Planetary Boundary, If It Is Not Planetary, and the Boundary Is Undefined? A Reply to Rockström et al.», *Trends in ecology & evolution*, vol. 33, n° 4, p. 234. [175](#)
- MUGGEO, V. M. 2008, «Segmented : An R package to fit regression models with broken-line relationships», *R news*, vol. 8, n° 1, p. 20–25. [182](#)
- O'NEILL, D. W. 2012, «Measuring progress in the degrowth transition to a steady state economy», *Ecological economics*, vol. 84, p. 221–231. [176](#)
- O'NEILL, D. W., A. L. FANNING, W. F. LAMB et J. K. STEINBERGER. 2018, «A good life for all within planetary boundaries», *Nature sustainability*, vol. 1, n° 2, p. 88–95. [174](#), [175](#), [178](#), [179](#), [182](#), [189](#)
- OTERO, I., K. N. FARRELL, S. PUEYO, G. KALLIS, L. KEHOE, H. HABERL, C. PLUTZAR, P. HOBSON, J. GARCÍA-MÁRQUEZ et B. RODRÍGUEZ-LABAJOS. 2020, «Biodiversity policy beyond economic growth», *Conservation Letters*, vol. 13, n° 4, p. e12713. [190](#)
- PIKETTY, T. et L. CHANCEL. 2015, «Carbon and inequality : From Kyoto to Paris», *Trends in the Global Inequality of Carbon Emissions (1998-2013) and Prospects for An Equitable Adaptation Fund. Paris : Paris School of Economics*. [175](#), [192](#)

- RAO, N. D. 2014, «International and intranational equity in sharing climate change mitigation burdens», *International Environmental Agreements : Politics, Law and Economics*, vol. 14, n° 2, p. 129–146. [192](#)
- RAO, N. D. et J. MIN. 2018, «Decent living standards : Material prerequisites for human wellbeing», *Social indicators research*, vol. 138, n° 1, p. 225–244. [190](#)
- RAWORTH, K. 2013, «Defining a safe and just space for humanity», dans *State of the World 2013*, Springer, p. 28–38. [175](#), [189](#)
- RAYMOND, C., T. MATTHEWS et R. M. HORTON. 2020, «The emergence of heat and humidity too severe for human tolerance», *Science Advances*, vol. 6, n° 19, p. eaaw1838. [174](#)
- RIPPLE, W. J., C. WOLF, T. M. NEWSOME, M. GALETTI, M. ALAMGIR, E. CRIST, M. I. MAHMOUD, W. F. LAURANCE et . S. F. . COUNTRIES 15. 2017, «World scientists' warning to humanity : A second notice», *BioScience*, vol. 67, n° 12, p. 1026–1028. [174](#)
- ROCKSTRÖM, J., W. STEFFEN, K. NOONE, \. PERSSON, F. S. CHAPIN III, E. LAMBIN, T. M. LENTON, M. SCHEFFER, C. FOLKE et H. J. SCHELLNHUBER. 2009, «Planetary boundaries : Exploring the safe operating space for humanity», *Ecology and society*, vol. 14, n° 2. [174](#), [175](#)
- RUNNING, S. W. 2012, «A measurable planetary boundary for the biosphere», *science*, vol. 337, n° 6101, p. 1458–1459. [175](#)
- SACHS, J. D., R. LAYARD et J. F. HELLIWELL. 2018, «World happiness report 2018», cahier de recherche. [178](#)
- SCHERER, L., P. BEHRENS, A. DE KONING, R. HEIJUNGS, B. SPRECHER et A. TUKKER. 2018, «Trade-offs between social and environmental Sustainable Development Goals», *Environmental science & policy*, vol. 90, p. 65–72. [175](#)
- STANTON, E. A. 2007, «The human development index : A history», *PERI Working Papers*, p. 85. [174](#)
- TALBERTH, J., C. COBB et N. SLATTERY. 2007, «The genuine progress indicator 2006», *Oakland, CA : Redefining Progress*, vol. 26. [174](#)
- THORBECKE, E. et C. CHARUMILIND. 2002, «Economic inequality and its socioeconomic impact», *World development*, vol. 30, n° 9, p. 1477–1495. [192](#)
- UN. 2020a, «United Nations Statistics. GDP per capita, PPP (constant 2017 international \$).», . [181](#)
- UN. 2020b, «United Nations Statistics. Total population, both sexes combined (thousands).», . [181](#)
- WELSCH, H. 2002, «Preferences over prosperity and pollution : Environmental valuation based on happiness surveys», *Kyklos*, vol. 55, n° 4, p. 473–494. [190](#)
- WIEDENHOFER, D., D. VIRÁG, G. KALT, B. PLANK, J. STREECK, M. PICHLER, A. MAYER, F. KRAUSMANN, P. BROCKWAY et A. SCHAFFARTZIK. 2020, «A systematic review of the evidence on decoupling of GDP, resource use and GHG emissions, part I : Bibliometric and conceptual mapping», *Environmental Research Letters*, vol. 15, n° 6, p. 063 002. [192](#)
- WIEDMANN, T., M. LENZEN, L. T. KEYSER et J. K. STEINBERGER. 2020, «Scientists' warning on affluence», *Nature communications*, vol. 11, n° 1, p. 1–10. [188](#)

Chapitre 6

Soubassements théoriques et efficacité du développement durable : étude exploratoire sur le cas de la France

Résumé

Ce chapitre s'appuie sur le manuscrit suivant :

Stanislas Rigal. Can sustainable development halt the biodiversity decline in France?

Cadre et objectif : Le rôle des pressions anthropiques dans le déclin de la biodiversité, que ce soit au niveau des espèces prises de façon isolée, ou des communautés biotiques, est étudié depuis plusieurs décennies par la biologie de la conservation et a été explicitement analysé pour le cas de l'avifaune commune en France et en Europe dans les deux premières parties. Étant donné le niveau atteint par ces pressions et leur dépendance directe au modèle de développement, que nous avons pu entrevoir dans le chapitre précédent, en particulier dans le monde occidental, un nouveau paradigme visant à concilier croissance économique et intégrité de la biosphère a vu le jour dans les années 1980 sous le nom de développement durable (DD). Pour autant, la capacité du développement durable (DD) à effectivement enrayer le déclin de la biodiversité reste rarement testée empiriquement. Dans ce chapitre qui se veut en partie exploratoire, je m'attache à tester les prémisses théoriques et les conséquences effectives du DD, avec des données empiriques et dans le contexte français.

Hypothèse : Dans le cadre du DD, la dynamique de la biodiversité, le niveau économique et le bien-être social sont reliés de façon positive, là où les théories alternatives suggèrent un impact négatif du développement économique sur l'état de la biodiversité et un découplage avec le bien-être social.

Prédiction : Étant donné l'état actuel du déclin de la biodiversité dans les pays comme la France, censés avoir embrassé le DD depuis plusieurs décennies et la différence entre les appuis théoriques du DD qui viennent de l'économie néoclassique et ceux des théories post-croissance (TPC) qui viennent en partie de la dynamique des systèmes et de la physique (GEORGESCU-ROEGEN, 1971), il est plus probable que les données empiriques se rapprochent des attendus des TPC, avec des conséquences directes sur les visions du monde et les actions de résistance des citoyens.

Méthode : Les dynamiques de la biodiversité sont estimées via l'abondance des oiseaux communs obtenues à partir du STOC. Ces dynamiques sont comparées pour chaque département au score économique et au bien-être social afin de tester les attendus théoriques du DD. La volonté de changement des citoyens et leur résistance aux projets sont ensuite étudiées au regard des conditions socio-environnementales. Enfin, l'hypothèse de substituabilité du capital naturel est testé via le lien entre dynamique de la biodiversité et taux de mesures compensatoires comme de zones naturelles.

Résultats : Les relations empiriques entre biodiversité, bien-être social et développement économique sont plus proches de l'attendu des théories alternatives au DD. La volonté de change-

ment et la résistance des citoyens sont plus marquées à la fois dans les zones où la naturalité reste relativement présente ainsi que dans les zones dégradées, tandis que les compensations de biodiversité ne semblent pas pouvoir se substituer aux zones naturelles potentiellement détruites par des projets de développement. Nos résultats remettent en question les fondements théoriques ainsi que l'efficacité pratique du développement durable, tant pour la conservation de la biodiversité que pour le bien-vivre de la société.

Introduction

La biodiversité est en déclin dans le monde entier et la France ne fait pas exception avec plus de 17% d'espèces menacées (UICN, 2020). Des politiques de conservation ont été appliquées pour enrayer ce déclin depuis les premiers parcs nationaux dans les années 1960 (LEPART et MARTY, 2006) jusqu'à la dernière loi de reconquête de la biodiversité en 2016. Pourtant, la biodiversité continue de décliner depuis (CGDD, 2019). Les effets des pressions anthropiques directes dans l'explication d'un tel déclin sont de mieux en mieux compris ainsi que nous l'avons observé dans le deuxième et le quatrième chapitre, mais la manière dont ces pressions sont elles-mêmes induites par le modèle économique sous-jacent et la question de savoir si ce modèle peut effectivement être modifié par un développement durable afin d'inverser ses effets actuels sur la biodiversité sont des points beaucoup moins abordés en biologie de la conservation.

Le rapport de MEADOWS et collab. (1972) a mis en évidence l'incompatibilité entre la poursuite du développement économique et la protection de l'intégrité de la planète. Néanmoins, l'émergence de l'idéologie du développement durable (DD) initiée par le rapport Brundtland (BRUNDTLAND et collab., 1987) a suggéré que la poursuite du développement, donc de la croissance, la protection de l'environnement et la justice sociale étaient des objectifs compatibles. Cependant, les résultats du cinquième chapitre et plus précisément le compromis observé entre les seuils sociaux atteints et les limites biophysiques dépassées tout comme l'apparent optimum du PIB nous invite à questionner plus avant les hypothèses qui sous-tendent le DD. Ces hypothèses étant rarement explicitées, il faut repartir des attendus théoriques du DD pour les retrouver. Le DD est une notion assez englobante et peu précise initialement ce qui a permis son essor au niveau international mais ses déclinaisons pratiques, visible au travers des lois et politiques qui s'en réclament, laissent entrevoir plusieurs caractéristiques récurrentes. D'une part, le DD fait intervenir le concept de capital naturel, c'est-à-dire à la traduction en termes économiques des ressources naturelles et du fonctionnement des écosystèmes. Les rapports et les accords internationaux qui promeuvent le DD rattachent son acceptation officielle à la version faible de la durabilité (ROSS, 2009; WANNER, 2015) qui suppose que le capital naturel soit substituable en grande partie par du capital productif (NORTON, 2005). Le DD entérine ainsi une équivalence entre ses trois piliers (PURVIS et collab., 2019) : la conservation de l'environnement, la justice sociale et le développement économique (Fig. 6.1a). D'autre part, il est ancré dans une vision anthropocentrée des liens entre société et environnement, puisque, au-delà de la question de la substituabilité, le capital naturel n'est utile qu'en tant qu'il pourvoie des services écosystémiques (SARUKHÁN et collab., 2005) pour les sociétés humaines, c'est-à-dire des services ou bénéfices gratuits que les sociétés obtiennent des écosystèmes.

De là, on peut faire ressortir trois grandes hypothèses sous-jacentes (Fig. 6.1b). Premièrement, le DD suppose l'existence d'une courbe de Kuznets environnementale (CKE) (KAÏKA et ZERVAS, 2013b), c'est-à-dire une relation en forme de U entre la richesse des pays et l'état de la biodiversité. Ce résultat est attendu car le secteur tertiaire devrait prendre le pas sur les secteurs primaire et secondaire, permettant ainsi un découplage entre les activités économiques et leurs conséquences négatives sur la biodiversité, et car les pays les plus riches devraient avoir la possibilité d'investir davantage dans la conservation de la biodiversité (DIETZ et ADGER, 2003). La CKE semble toutefois être trop simpliste pour rendre compte des données observées (MILLS et WAITE, 2009). Deuxièmement, le DD ne remet pas en question la nécessité de la croissance économique, car on estime, dans cette logique, que la croissance économique est nécessaire pour accroître le bien-être humain, mais il établit plutôt une distinction entre croissance nocive pour l'environnement (par exemple fondée sur les ressources fossiles ou l'exploitation effrénée des écosystèmes) et croissance durable (BRUNDTLAND et collab., 1987). Or, le soubassement du concept de croissance économique durable ou verte est la possibilité d'un découplage *absolu* entre la croissance économique et les flux d'énergie/matières extraits de la Terre, et là aussi, les analyses empiriques n'ont pas validé cette hypothèse, montrant au mieux que des exemples de découplages relatifs (PARRIQUE et collab., 2019). Troisièmement, le DD pose une hypothèse forte quant à la conservation de l'environnement puisque ce dernier, en tant que capital naturel, ne doit être préservé que dans la mesure où il est le fournisseur de ressources naturelles et de services écosystémiques. La capacité de régénération des écosystèmes ne devrait donc être protégée que dans l'optique où il serait coûteux voire impossible de remplacer certains de ces services par des moyens technologiques.

Parallèlement au discours international dominant qui propose le DD comme solution pour enrayer le déclin de la biodiversité, d'autres approches économiques rattachées à l'économie *hétérodoxe* (définie comme telle par rapport au courant principal *orthodoxe*) ont suggéré des changements plus transformateurs du modèle socio-économique, fondés sur une vision différente des imbrications entre économie, société et environnement. Parmi elles, les théories post-croissance (TPC) dont les principaux courants sont la *décroissance* (LATOCHE, 2009), l'*accroissance* (VAN DEN BERGH, 2011), l'*état stationnaire* (DALY et DALY, 1973) et le *post-développement* (DEMARIA et KOTHARI, 2017), ont critiqué le postulat selon lequel la croissance économique pourrait faire partie de la solution au déclin de la biodiversité. Le post-développement est apparu comme une critique des pays du Sud contre la notion capitaliste et occidentale du *développement* (GERBER et RAINA, 2018). Les trois autres mouvements sont plus centrés sur les pays occidentaux bien que pouvant avoir une portée universelle ; la décroissance plaide pour une réduction des flux d'entrée et de sortie de matière et d'énergie ainsi que pour une société plus équitable ; une économie stationnaire pourrait (ou non, voir GEORGESCU-ROEGEN (1977)) être le résultat d'une décroissance

une fois qu'un niveau de stabilisation serait atteint ; l'accroissance suggère que la focalisation sur la croissance économique devrait être abandonnée car c'est intrinsèquement un indicateur pernicieux. Si l'on considère que les trois derniers mouvements (décroissance, état stationnaire et croissance) sont les plus cohérents pour un contexte occidental (et donc en France), on peut résumer leur proposition comme la reconnaissance que l'économie n'est qu'une partie de la société qui, elle-même, dépend totalement de l'environnement pour exister et fonctionner (Fig. 6.1c). Les TPC viennent donc, tout comme le DD, avec leurs hypothèses (Fig. 6.1d). La première est que, au-delà de certains seuils, la poursuite de la croissance économique entraînerait finalement une stagnation ou un déclin du bien-être social, car les inconvénients socio-environnementaux finiraient par l'emporter sur les avantages matériels ou le bien-être économique, ce qui aboutirait au paradoxe (stagnation du bien-être alors que la croissance économique continue) souligné par **EASTERLIN (1974)**. Une deuxième hypothèse est que, la croissance économique étant fondamentalement basée sur une augmentation des flux de matières et d'énergie, une économie en expansion aurait toujours un impact négatif sur la biodiversité, que ce soit au niveau local ou dans des zones plus éloignées, en fonction de la part des biens et services importés. Enfin pour ce qui est du lien entre le bien-être social et environnement, les TPC postulent une dépendance forte du bien-être à l'environnement sans toujours rentrer dans une vision instrumentale et anthropocentrée de la nature. De surcroît, le fonctionnement de la société a été modélisé comme un métabolisme par une partie des TPC (**KALLIS, 2013; SORMAN et GIAMPIETRO, 2013**), ce qui revient à postuler que les secteurs secondaire et tertiaire ne peuvent fonctionner que sur l'excédent énergétique du secteur primaire. En poursuivant cette logique, l'hypothèse sous-jacente est qu'au moins une partie de ce qui conditionne le bien-être social serait matériel (**HICKEL, 2019**) et donc que le bien-vivre des sociétés admettrait lui-aussi une limite, au-delà de laquelle, tout comme l'économie, il aurait un impact négatif sur l'environnement.

Dans le premier temps de ce chapitre, on va donc chercher à savoir si les données empiriques vérifient plutôt les hypothèses du DD ou des TPC. Individuellement, les relations entre l'économie et l'environnement (**COLE, 1999; MARQUES et collab., 2019**), le bien-être social et l'environnement (**ABRAHAM et collab., 2010; DIETZ et collab., 2009; McSHANE et collab., 2011**), ou l'économie et le bien-être social (**BRENNER, 1987; FANNING et O'NEILL, 2019**) ont été analysées et discutées avec une grande variété d'indicateurs et à différentes échelles. Étant donné les liens intrinsèques entre ces trois facteurs, ils ont également été analysés conjointement (**HICKEL, 2020; MICHALOS, 1997; RICHMOND et collab., 2005**). Cependant, à ma connaissance, ils n'ont pas été testés ensemble à une échelle nationale définie en utilisant une mesure directe de la perte de biodiversité et en s'appuyant sur des données spatiales et temporelles. Le choix, que je propose ici, de se focaliser à l'échelle nationale tient au fait que la diversité des histoires socio-économiques et environne-

mentales des différents pays rend difficile l'interprétation des analyses basées sur des données mondiales qui se fait le plus souvent via la transposition des différences entre les pays en matière d'économie, de bien-être et de conservation en une relation générale entre ces trois composantes. Or, une analyse entre régions d'un pays donné peut aider à limiter la variabilité des covariables afin d'obtenir une relation moins bruitée, mais cela suppose qu'une variabilité existe toujours entre région et nécessite donc un nombre élevé de répliqués au sein du pays. Les départements métropolitains français sont donc de bons candidats pour répondre à ces critères en raison de leur nombre (95) et de la disponibilité des données, la France étant un membre fondateur de l'Organisation de coopération et de développement économiques (OCDE) pour lequel les données locales sur l'économie et le bien-être social sont suivies depuis des décennies. Quant à l'évaluation de l'état de la biodiversité, elle requiert une attention spécifique. En effet, il n'existe pas d'indicateur commun de l'état de la biodiversité et l'utilisation d'un simple instantané spatial des indices disponibles (tels que la diversité ou la richesse spécifique), ce peut également être trompeur car un faible niveau de diversité peut résulter à la fois d'une dégradation d'origine humaine à une échelle temporelle récente (homogénéisation biotique par exemple) et de processus historiques à long terme (comme la phylogéographie qui explique en grande partie la biodiversité foisonnante dans la région méditerranéenne, MÉDAIL et DIADEMA (2006)). Par conséquent, l'état de la biodiversité peut être estimé de façon plus précise en utilisant une approche temporelle (WOLKOVICH et collab., 2014) mettant en évidence les tendances d'un indicateur de biodiversité plutôt qu'un gradient issu de ses valeurs spatiales. Parmi les groupes possibles pour construire un tel indicateur, les oiseaux communs figurent en bonne place. D'une part, la qualité et la précision des données de suivi sur ces espèces sont élevées en comparaison d'autres groupes et ont pu être observées dans les chapitres précédents. D'autre part, les oiseaux communs sont considérés comme de bons estimateurs de l'état de la biodiversité (espèces *parapluie*), et l'un des indicateurs de biodiversité les plus utilisés dans l'Union européenne est l'Indicateur des Oiseaux Communs Spécialistes (IOCS ; *SCBI en anglais*) (GREGORY et collab., 2003). C'est donc ce dernier que l'on va retenir dans ce chapitre. Il mesure l'abondance des oiseaux communs spécialistes des milieux agricoles, forestiers et urbains, et sa précision spatiale ainsi que sa couverture temporelle permettent de déduire les tendances temporelles locales de cet indicateur.

Une fois que la comparaison des attendus théoriques du DD avec les données observées est effectuée (Figure 6.2(1)), un certain nombre de questionnements plus précis méritent d'être posés. Au-delà de l'écologisation du discours officiel au sein du capitaliste néolibéral au pouvoir en Occident (WANNER, 2015), et étant donné que l'état de la biodiversité continue à être dégradé, on peut s'attendre à ce qu'une partie de la société demande des changements plus transformateurs du modèle socio-économique (Figure 6.2(2a)). On peut faire l'hypothèse que cette volonté

de changement se traduise en partie par un report des votes vers les partis écologistes, défendant une durabilité plus forte, dans les démocraties représentatives comme la France (CAZALIS et PRÉVOT, 2019; LARSON et collab., 2015). Au quel cas, on peut se demander *quelles sont les modalités sociales, économiques et environnementales qui poussent cette partie de la société à souhaiter le dépassement du cadre actuel du DD.*

En allant un cran plus loin, une deuxième question concerne les luttes qui s'organisent en opposition aux projets de développement (Figure 6.2(2b)) et qui illustrent l'écart entre la vision du DD et le système de valeur porté par ces contre-mouvements de résistance contre les « Grands Projets Inutiles Imposés » (ILUP) (SIBERTIN-BLANC, 2019). En effet, sur le terrain, la défense et la préservation de l'environnement est aussi incarnée par une diversité d'actions de résistance allant de la pétition au sabotage (MARTINEZ-ALIER, 2021). Là aussi, *quels sont les déterminants socio-économiques et environnementaux qui permettent d'expliquer l'émergence de telles actions de résistance?* On peut, entre autres, faire l'hypothèse que la volonté de changement et les actions de résistance pour lutter contre le déclin de la biodiversité sont impactées par l'état de l'environnement que ce soit là où il est encore relativement préservé, incitant à le protéger (CAZALIS et PRÉVOT, 2019) ou là où il est profondément dégradé et où les conditions environnementales peuvent être devenues intolérables (INGLEHART, 1995).

Enfin, une troisième question peut émerger quant à l'efficacité des politiques concrètes qui découlent du DD (Figure 6.2(2c)). En effet, dans l'optique du DD, les projets de développement font partie de la croissance durable même s'ils ont un impact initial sur la biodiversité, dans la mesure où ils le compensent. Ce qui peut être entendu par compensation, tout comme la notion de développement durable, est assez floue incluant l'ensemble du gradient de durabilité, depuis une compensation monétaire (substituabilité faible) à une réelle absence de perte nette de biodiversité (substituabilité forte) (VAISSIÈRE et collab., 2017). Généralement, c'est le concept d'absence de perte nette (APN, *No Net Loss en anglais*) qui tend à s'imposer sur le plan rhétorique même si la faisabilité réelle d'une absence nette de perte ne fait pas illusion (DEVICTOR, 2018). L'émergence de l'APN a eu des impacts concrets sur le plan des politiques environnementales, notamment, en France, à travers la loi de responsabilité environnementale de 2012 (HUBERT et GAUBERT, 2012) et celle pour la reconquête de la biodiversité de 2016 (voir legifrance.gouv.fr). C'est pourquoi les aménagements qui peuvent avoir un impact négatif sur la biodiversité sont soumis à des obligations environnementales légales dont l'objectif est d'empêcher la perte nette de biodiversité. Cela se traduit par la démarche Éviter-Réduire-Compenser, où, après une phase d'optimisation du projet pour éviter au maximum les zones impactées et réduire les conséquences négatives là où elles ne peuvent être évitées, vient une troisième étape, la compensation de la biodiversité qui consiste à compenser les pertes de biodiversité résultant de projets de développement par des gains ailleurs

(CALVET et collab., 2015). Là où la logique de compensation aurait pu s'inscrire dans une durabilité forte en remplaçant la possibilité d'une compensation monétaire par une compensation visant à maintenir le capital naturel (VAISSIÈRE et collab., 2017), l'utilisation de la compensation semble surtout s'être développé du fait de la performativité (DEVICTOR, 2018) des équations simplificatrices proposées initialement ((DAUGUET, 2015) et voir les équations dans ERRECA et MARGRI (2014)). La compensation, dans son application réelle, offre donc plutôt une justification à la destruction de la nature (SPASH, 2015) en retombant dans la logique de la durabilité faible ou de faible durabilité forte (QUÉTIER et collab., 2014) qui suppose que les écosystèmes soient interchangeables en tant que capital naturel. La compensation a, par conséquent, été remise en question, que ce soit du point de vue de l'efficacité de ses résultats pratiques tout comme au niveau des problématiques éthiques qu'elle soulève (MORENO-MATEOS et collab., 2015; WEISSGERBER et collab., 2019). Si la faisabilité réelle de l'APN est rarement défendue, la performativité de la logique de compensation peut toutefois soulever une troisième interrogation qui consisterait à tester les effets pratiques de cette supposée substituabilité du capital naturel initial par un capital naturel équivalent sur la dynamique de la biodiversité. En d'autres termes, *la biodiversité répond-elle de la même façon que le capital naturel soit dans son état initial ou qu'il provienne d'une compensation ?*

Dans ce chapitre, je questionne donc les attendus théoriques du DD dans le contexte français et explore ensuite différents points qui ont trait à la possibilité de faire face à la crise de la biodiversité en lien avec le bien-vivre de la société. Pour ce faire, j'utilise la tendance des oiseaux communs et les principaux indicateurs socio-économiques dans les départements métropolitains français afin de tester empiriquement les relations entre le développement économique, le bien-être social et l'état de la biodiversité à la lumière des relations attendues par le DD et les TPC. J'analyse ensuite les convergences et les divergences entre le développement actuel et la volonté et la résistance des citoyens. Enfin, j'étudie la réponse de l'indicateur de biodiversité à la compensation de la biodiversité par rapport au maintien des zones naturelles.

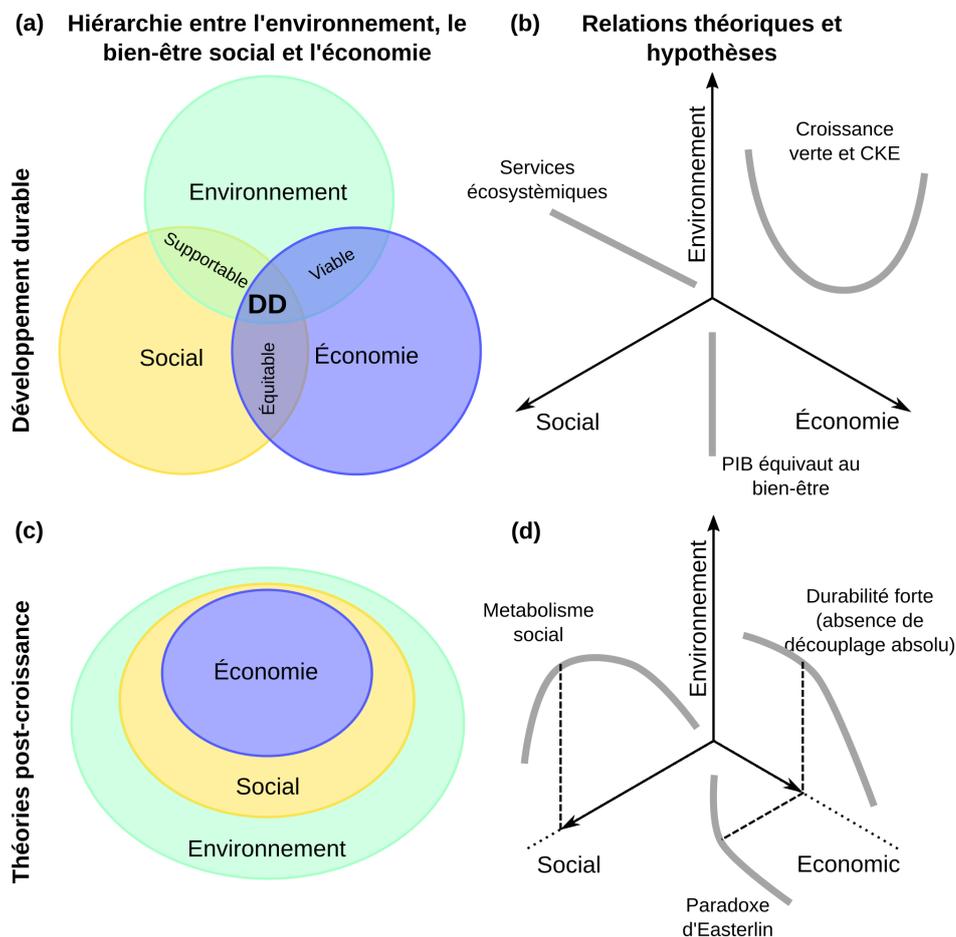


FIGURE 6.1 – Hiérarchie et relations théoriques entre l'environnement, le bien-être social et l'économie selon le développement durable (DD) et les théories post-croissance (TPC). (a) En supposant l'équivalence entre l'environnement, le bien-être social et l'économie, le DD est défini comme l'intersection de ces trois pôles. (b) Le développement économique et le développement social sont censés être fortement corrélés, tandis que le bien-être social dépend également des services écosystémiques fournis par l'environnement. La croissance économique doit passer d'une croissance pernicieuse à une croissance durable qui devrait *in fine* avoir des conséquences positives sur l'environnement selon la courbe de Kuznets environnementale (CKE). (c) À l'inverse, pour les TPC, l'environnement englobe l'ensemble de la société dont l'économie n'est qu'une partie. (d) Par conséquent, au-delà de certains seuils, une économie en croissance n'augmente pas le bien-être et conduit, en l'absence d'un découplage absolu, à une société surdimensionnée qui extrait de manière non soutenable les ressources naturelles.

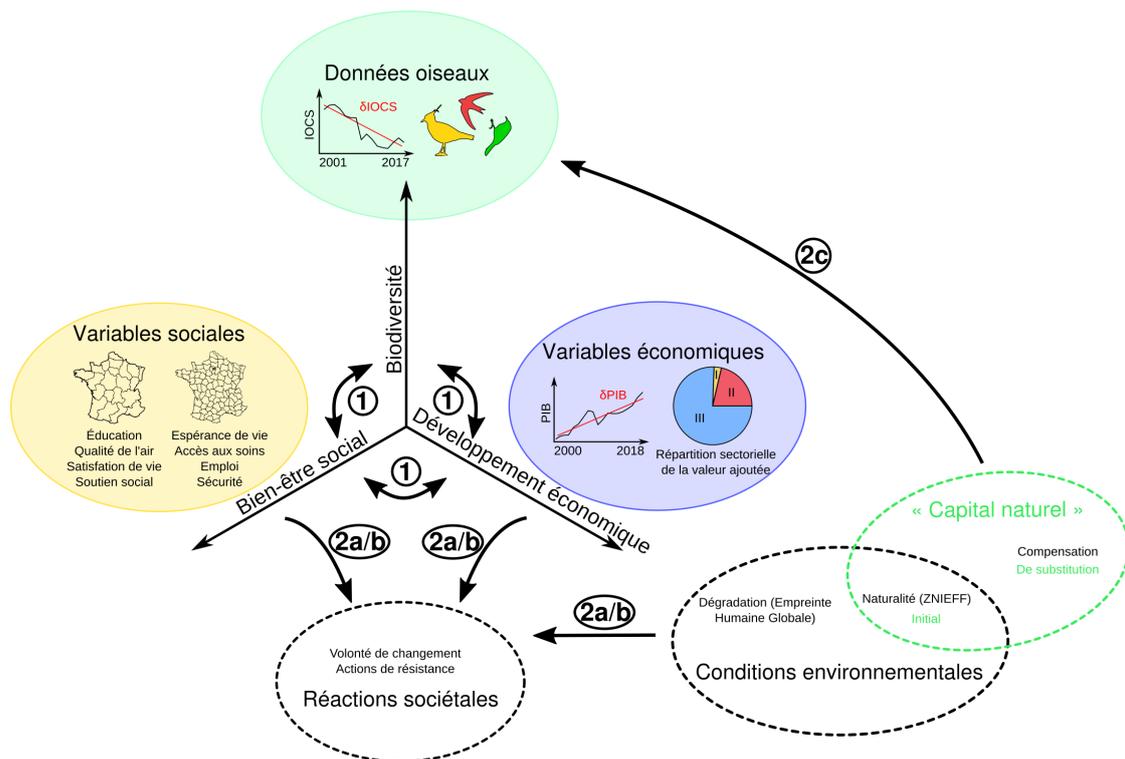


FIGURE 6.2 – Déroulé des analyses. (1) Le premier temps est consacré à l'analyse des relations entre l'indicateur de biodiversité construit à partir de la dynamique des oiseaux communs spécialistes (IOCS) dont on prend la tendance (δ IOCS) (agricole en jaune, forestier en vert et urbain en rouge), le bien-être social obtenu à partir de huit indices (quatre disponible au niveau des anciennes régions et 4 au niveau des départements) et le score de développement économique obtenu à partir de quatre variables : PIB, tendance du PIB (δ PIB) et répartition des chacun des trois secteurs de la valeur ajoutée. (2) Dans un deuxième temps, on analyse la relation (a) entre la volonté de changement pour dépasser la durabilité faible du DD et les conditions sociales, économiques et environnementales (dégradation calculée à partir de l'empreinte humaine et naturalité à partir des zones d'intérêt écologique (ZNIEFF)), puis (b) entre les actions de résistance face aux projets de développement et ces mêmes conditions sociales, économiques et environnementales. Enfin (c) on teste l'hypothèse de substituabilité du « capital naturel » qui sous-tend la durabilité faible du DD en analysant la dynamique de la biodiversité en fonction du couvert en zones naturelles (ZNIEFF) qui correspondrait au « capital naturel initial » et le couvert de compensation de la biodiversité qui correspondrait au « capital naturel de substitution ».

Matériel et méthodes

Démêler les relations entre la biodiversité, l'économie et le bien-être social

Indicateur de biodiversité

J'ai utilisé l'indice des oiseaux communs spécialistes (IOCS) qui est l'un des indicateurs de biodiversité européens sélectionnés par l'Agence européenne pour l'environnement et l'administration française (CGDD, 2019) comme indicateur de tendance de la biodiversité. Cet indice est construit comme un indice multi-espèces reflétant les tendances des espèces d'oiseaux communs spécialistes des habitats agricoles, forestiers et urbains.

J'ai calculé l'IOCS pour chaque département de France métropolitaine en utilisant le STOC entre 2001 et 2017 (voir fiche 1 en annexe). Plus précisément, j'ai utilisé la classification des habitats des oiseaux produite par le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN, 2018) (voir matériel supplémentaire 1 de l'annexe 6) pour sélectionner les spécialistes des milieux agricoles, forestiers et urbains. Le nombre d'espèces spécialistes dans chaque département varie de 21 à 57 ce qui permet de calculer les valeurs d'IOCS pour chaque année et chaque département. Pour ce faire, j'ai utilisé un modèle linéaire généralisé avec l'abondance des oiseaux spécialistes comme variable de réponse modélisée avec une famille quasi-poisson pour qui s'ajuste au mieux aux données de comptage avec un grand nombre de valeurs faibles et l'année et le site comme variables explicatives (FONTAINE et collab., 2020). Les pentes de l'IOCS ont été calculées par régression linéaire dans chaque département et les tendances significatives (pour 47 départements) ont été utilisées comme indicateur de biodiversité dans les analyses suivantes.

Score économique

Toutes les données utilisées pour calculer les indices économiques et sociaux sont accessibles librement sur le site de l'Organisation de coopération et de développement économiques (OCDE) (<https://www.oecd-ilibrary.org>). Pour la France, la dénomination OCDE *grandes régions* correspond aux régions (22 régions métropolitaines avant 2015 et 12 depuis) et les *petites régions* correspondent aux départements (95 départements métropolitains).

J'ai utilisé le PIB par habitant en euros constants entre 2000 et 2018 pour calculer le PIB moyen par département et la tendance temporelle du PIB par département correspond à la pente de la régression linéaire entre le PIB par habitant et l'année dans chaque département.

Pour évaluer la composition du PIB au-delà de sa simple valeur, j'ai utilisé la valeur ajoutée globale détaillée par activités pour calculer la part de chacun des trois principaux secteurs, à savoir les secteurs primaire (valeur ajoutée de l'agriculture, de la sylviculture et de la pêche), secon-

naire (valeur ajoutée de l'industrie dont l'énergie, l'industrie manufacturière et la construction) et tertiaire (commerce, réparation, transport, hébergement, restauration ; information et communication ; activités financières et d'assurance ; activités immobilières ; activités de services professionnels, scientifiques, techniques, administratifs et de soutien ; administration publique, service obligatoire, éducation et santé humaine ; autres services).

Pour réduire le nombre de dimensions et extraire un axe économique, j'ai appliqué une analyse en composante principale (ACP) aux cinq variables suivantes : *PIB moyen par habitant, tendance du PIB entre 2000 et 2018, part du secteur primaire, part du secteur secondaire, part du secteur tertiaire*. Le premier axe de l'ACP capture 60,5% de la variance totale (matériel supplémentaire 1) et distingue les départements riches et majoritairement tertiaires avec une croissance active des départements plus pauvres avec une économie majoritairement primaire ou secondaire (voir le matériel supplémentaire 1). Ce premier axe a été utilisé comme score économique dans les analyses ultérieures.

Bien-être social

J'ai utilisé les composantes du bien-être régional données par l'OCDE et disponibles par département pour l'espérance de vie (espérance de vie à la naissance), l'accès aux soins (médecins actifs pour 1000 habitants), l'emploi (taux de chômage) et la sécurité (vol de véhicules à moteur pour 10 000 habitants), et par région pour l'éducation (part de la population active ayant au moins un niveau d'éducation secondaire), la qualité de l'air (pollution atmosphérique : niveau de PM2.5), la satisfaction de vie (auto-évaluation de la satisfaction de vie) et le soutien social (soutien perçu du réseau social).

Pour réduire le nombre de dimensions et extraire un axe social résumant le bien-être, j'ai appliqué une ACP à ces huit variables (*l'espérance de vie, l'accès aux soins de santé, l'emploi, la sécurité, l'éducation, la qualité de l'air, la satisfaction dans la vie et le soutien social*). Le premier axe de l'ACP capture 35,9% de la variance totale (voir le matériel supplémentaire 1). Ce score peut sembler assez faible mais il distingue bien les départements à haut bien-être des départements à faible bien-être (contribution positive de l'espérance de vie, de l'éducation, de la satisfaction de vie et du soutien social, et contribution négative du manque de sécurité, du chômage et de la pollution atmosphérique). Le deuxième axe qui capture 22,1% de la variance, est principalement lié à l'accès aux soins de santé. Le premier axe a donc été utilisé comme estimateur du bien-être social dans les analyses ultérieures.

Volonté de changement, résistances et conditions environnementales

J'évalue le niveau d'engagement de la population pour la protection de l'environnement en utilisant deux aspects différents : la volonté exprimée de faire face aux crises environnementales et les actions réelles contre le développement non durable.

La *volonté de changement* exprimée, c'est-à-dire la volonté de s'attaquer aux crises environnementales (à la fois au niveau du climat et de la biodiversité), a été estimée à l'aide de la part des votes pour le parti écologiste. En suivant CAZALIS et PRÉVOT (2019), j'ai utilisé les données de l'élection présidentielle de 2012 et de l'élection européenne de 2014 qui sont les élections les plus récentes dans lesquelles un seul candidat du parti écologiste était clairement identifiable (Eva Joly comme candidate d'*Europe Écologie Les Verts* en 2012, et la liste *Europe Écologie Les Verts* en 2014). Pour chaque département, la volonté exprimée de faire face aux crises environnementales correspond au pourcentage de votes exprimés (sans les votes blancs) en faveur du parti écologiste.

Les *actions de résistance* réelles, relevant d'une insatisfaction forte du modèle actuel, ont été évaluées à travers le nombre de luttes de terrain contre des projets inutiles, mis à disposition par le journal en ligne Reporterre. Ces données peuvent être trouvées sur le site web dédié (<https://luttteslocales.gogocarto.fr/>). En théorie, le nombre de luttes devrait être comparé au nombre des projets en cours mais la difficulté d'accès à ces données rend difficile une telle standardisation. C'est pourquoi j'ai plutôt choisi de standardiser le nombre de luttes par département par la démographie de chaque département en faisant l'hypothèse que l'activité économique et les projets afférents sont, en première approximation, proportionnels à la démographie. Le nombre de luttes est donc exprimé par habitant.

Afin d'évaluer les conditions environnementales de chaque département pour interpréter la distribution de la volonté de changement et des actions de résistance, on distingue les niveaux de *naturalité* et de *dégradation*. Le niveau de naturalité est évalué indépendamment de l'indicateur de biodiversité en utilisant le pourcentage de zone naturelle d'intérêt écologique, floristique et faunistique (ZNIEFF) pour chaque département. Les ZNIEFF sont des inventaires d'espaces naturels remarquables ayant une valeur patrimoniale et sont divisées en deux types. Les ZNIEFF I sont des zones réduites et écologiquement homogènes comportant au moins une espèce ou un habitat rare ou menacé. Les ZNIEFF II correspondent à de grands espaces naturels et faiblement modifiés qui peuvent englober des ZNIEFF I. Les cartes ZNIEFF sont mises à disposition par le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN, 2021). La surface totale des ZNIEFF (ZNIEFF II et ZNIEFF I hors ZNIEFF II) a été calculée à partir de ces cartes pour chaque département et divisée par la surface du département pour obtenir le pourcentage de ZNIEFF par département (voir la distribution dans le matériel supplémentaire 2). Le niveau de dégradation anthropique a été obtenu grâce à l'empreinte humaine globale (EHG ; *GHF en anglais*) (VENTER et collab., 2016) qui résume

huit pressions (étendue des zones construites ; routes ; voies ferrées ; voies navigables ; zones de cultures ; pâturages ; densité de population ; pollution lumineuse). Deux instantanés de l'EHG à l'échelle mondiale ont été réalisés pour 1993 et 2009 et j'ai utilisé la carte la plus récente (2009) pour évaluer la moyenne du GHF sur chaque département (voir la carte et la relation entre naturalité et dégradation dans le matériel supplémentaire 2).

Compensation de biodiversité

Pour chaque projet d'aménagement ayant nécessité une artificialisation des sols, la réglementation française impose un cadre en trois étapes (Éviter, Réduire, Compenser) qui vise à limiter les impacts environnementaux en évitant la dégradation de l'environnement, en réduisant ce qui ne peut être évité et en compensant les impacts qui n'ont pas été évités ou réduits. La compensation de la biodiversité correspond donc à la dernière étape de ce cadre et doit contrebalancer les impacts sur la biodiversité par la réhabilitation, la restauration ou la création d'habitats naturels. La compensation de la biodiversité vise à maintenir ou améliorer l'état de la biodiversité par rapport à ce qu'elle était avant le projet d'aménagement. La notion de compensation de la biodiversité a été introduite en 1976 mais les premières mesures déclarées et disponibles datent de 1997 et les nouvelles mesures sont systématiquement rapportées depuis 2016. Au total, des données sur 5 152 compensations sont disponibles et cartographiées par le Centre d'études et d'expertise sur les risques, l'environnement, la mobilité et l'aménagement (CEREMA, 2021), sous forme de surfaces (compensations surfaciques : 4 235), de lignes (compensations linéaires : 231), de points (compensations ponctuelles : 330) ou au niveau de la commune (compensations communales : 356). J'ai calculé la surface de compensation par département en multipliant la surface moyenne des compensations de surface par le nombre de compensations de lignes, de points et de communes, et en ajoutant cette surface à la surface totale des compensations de surface. J'ai ensuite divisé la surface totale de compensation par la surface du département pour obtenir le pourcentage de surface de compensation par département (voir la carte dans le matériel supplémentaire 2).

Analyses statistiques

En sus d'une analyse par régression linéaire, une exploration de la non-linéarité dans les relations entre l'indicateur de biodiversité, le bien-être social et les scores économiques a été réalisée à l'aide de la méthode capable de détecter la non-linéarité basée sur des polynômes du second ordre proposée dans le premier chapitre (et confirmée à l'aide de régressions par morceau (MUG-[GEO, 2008](#)), voir le matériel supplémentaire 3).

L'analyse des relations entre la volonté de changement ou les actions de résistance et le bien-être social, le développement économique et les conditions environnementales (naturalité et dé-

gradation) a été réalisée à l'aide de régressions multiples. Pour ce faire, la volonté de changement et les actions de résistance ont été définies tour à tour comme variable de réponse, et le bien-être social, le développement économique et les conditions environnementales ainsi que les interactions deux à deux entre ces variables ont été définis comme les variables explicatives. Puisqu'il s'agit d'une approche exploratoire, la sélection du meilleur modèle à ensuite été réalisé grâce à la fonction *dredge* du paquet R *MuMIn* (BARTON et BARTON, 2020).

Une régression multiple a aussi été utilisée pour analyser la relation entre l'indicateur de biodiversité et la naturalité et les compensations. L'indicateur de biodiversité a été défini comme la variable de réponse et la naturalité, la compensation et l'interaction entre la naturalité et la compensation comme variables explicatives.

La significativité des termes a été obtenue via une analyse de la variance de type II qui respecte le principe de marginalité des termes de l'interaction (fonction *Anova*, paquet R *car*, FOX et WEISBERG (2018)) (voir la vérification des hypothèses des modèles dans le matériel supplémentaire 4). Des régressions par lissage pondéré local (LPL; *LOESS en anglais*) sont utilisées pour afficher la distribution des termes d'interactions.

Résultats

Relations entre la biodiversité, l'économie et le bien-être social

La plupart des départements (43 sur 47 tendances significatives) ont connu une baisse de l'IOCS (Fig. 6.3, positif en Haute-Loire, Haute-Savoie, Territoire de Belfort et Pyrénées-Orientales, voir le matériel supplémentaire 3 pour l'ensemble des tendances). Le bien-être social est le plus élevé dans la partie sud-ouest et ouest de la France (Aveyron, Gers, Ille-et-Vilaine, Lot), tandis que le score économique est principalement concentré dans la région parisienne, ainsi que dans les départements ayant les plus grandes zones urbaines.

Globalement, une relation négative entre l'indicateur de biodiversité (IOCS) et le score économique a été observée (pente = $-1.7 \cdot 10^{-3}$, erreur standard = $0.7 \cdot 10^{-3}$, t value = -2.4, p value < 0.05, r^2 ajusté = 0.10). Aucune relation linéaire ou non linéaire significative n'a été trouvée entre l'indicateur de biodiversité et le bien-être social (pente = $-0,4 \cdot 10^{-3}$, erreur standard = $0,9 \cdot 10^{-3}$, t value = 0,4, p value = 0,69, r^2 ajusté = 0). Le bien-être social augmente puis diminue avec le score économique, formant une relation concave (premier ordre : coefficient = 0,01, erreur standard = 0,01, t value = 0,1, p value = 0,90; deuxième ordre : coefficient = -0,07, erreur standard = 0,03, t value = -2,2, p value < 0,05, r^2 = 0,03). Le bien-être social atteint un optimum pour des valeurs moyennes du score économique (0,08, entre la Lozère et l'Isère).

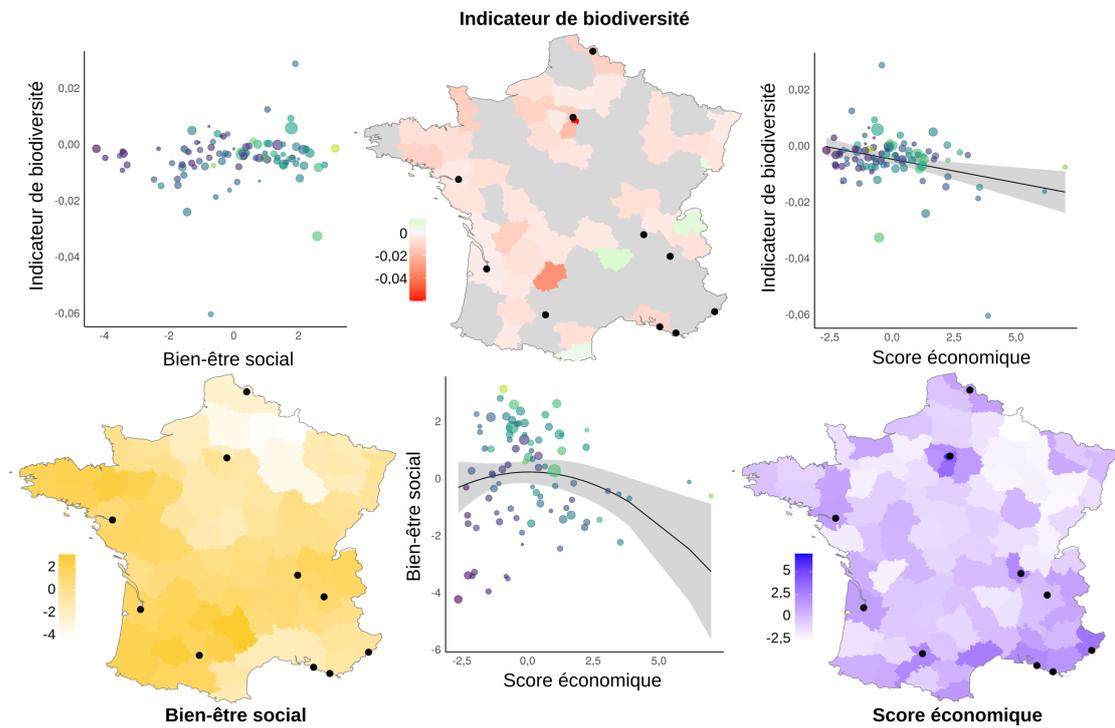


FIGURE 6.3 – Distribution de l'indicateur de biodiversité (Indice des oiseaux communs spécialistes), du score économique et du bien-être social et relations entre ces indices. Sur les cartes, lorsque les données disponibles étaient insuffisantes, les départements sont représentés en gris et les 10 zones urbaines les plus peuplées sont représentées par des points noirs. Sur les graphiques, les couleurs des points correspondent à la part des votes pour le parti vert et la taille des points représente le nombre d'oppositions locales actives aux grands projets inutiles. Les relations significatives sont indiquées par des lignes noires avec des intervalles de confiance en gris.

Volonté de changement et actions de résistance

La volonté de changement pour faire face aux crises environnementales est élevée dans les deux endroits, dans le sud et l'ouest de la France et autour de Paris (Fig. 6.4). Elle est faible à très faible dans le Nord-Est. Des actions de résistance ont, elles, eu lieu dans la plupart des départements (88 sur 94 départements métropolitains) mais ont été plus nombreuses relativement à la population dans le Sud, en particulier dans les Pyrénées (Sud-Ouest) et les Alpes (Sud-Est), et en Bretagne (Ouest).

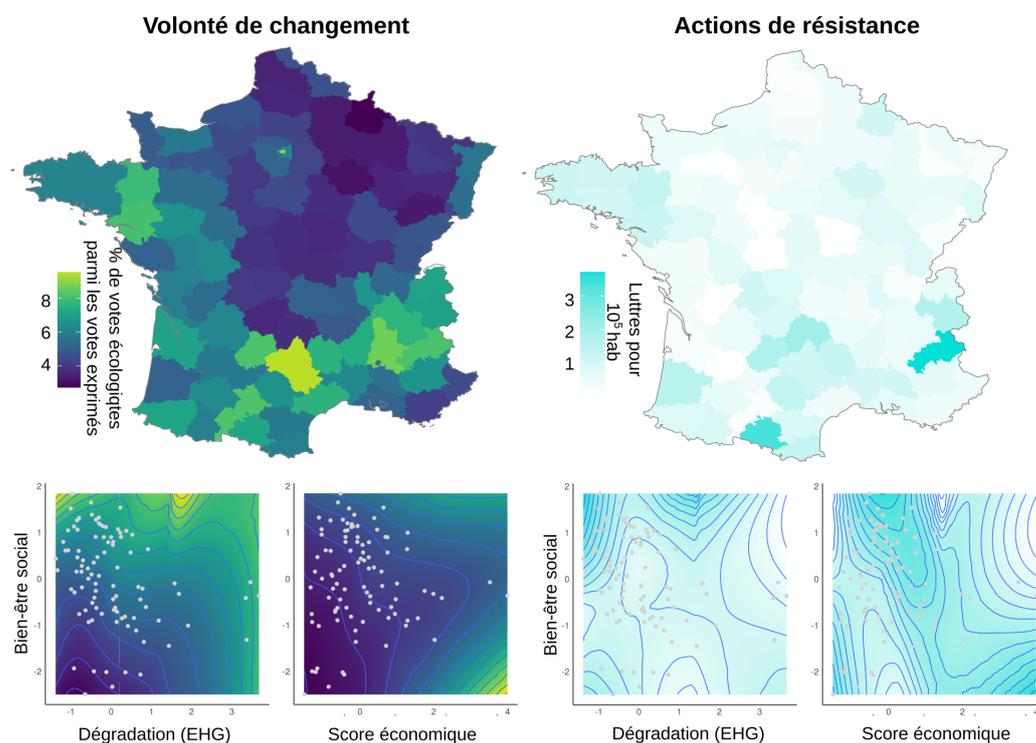


FIGURE 6.4 – Distribution de la volonté de changement mesurée en pourcentage des votes verts, et les actions de résistance en nombre de luttes par habitant, et courbes de niveau avec la dégradation anthropique (Empreinte Humaine Globale) et la naturalité (% de Zones Naturelles d'Intérêt Écologique, Floristique et Faunistique). Les points gris représentent les coordonnées des départements et les contours correspondent aux valeurs de la troisième variable, respectivement la part du vote vert et le nombre de luttes par habitant.

La volonté de changement est reliée positivement à la fois au niveau de naturalité ainsi qu'au bien-être social et au score économique (Tab. 6.1). Les actions de résistance sont positivement reliées à la naturalité et négativement à la dégradation. En outre, l'interaction entre la dégradation et le bien-être social a un effet négatif et celle entre le score économique et le bien-être social a un effet positif (Tab. 6.1). En d'autres termes, la volonté de changement est forte à la fois là où la naturalité est forte et là où le développement économique est élevé tant que le bien-être social n'est pas trop bas. De même, les actions de résistance sont plus importantes là où les milieux sont encore préservés, et là où le bien-être social est élevé tant que la dégradation n'est pas trop importante ou là où le développement est élevé mais le bien-être social faible (Fig. 6.4).

Réponse	Explicative	Coefficient	Erreur std.	F value	p-value	r^2 ajusté
Volonté de changement (% votes écologistes)						0,47
	Naturalité	0,19	0,08	5,66	< 0,05	
	Dégradation	0,16	0,13	1,78	0,19	
	Bien-être social	0,69	0,09	61,17	< 0,05	
	Développement économique	0,33	0,11	9,36	< 0,05	
	Dégradation : Bien-être social	-0,19	0,12	2,53	0,12	
	Développement économique : Bien-être social	0,23	0,12	3,47	0,07	
Actions de résistance (nombre de lutte par hab)						0,20
	Naturalité	0,24	0,10	5,61	< 0,05	
	Dégradation	-0,39	0,16	5,04	< 0,05	
	Bien-être social	0,24	0,12	1,86	0,18	
	Développement économique	0,25	0,14	3,07	0,08	
	Dégradation : Bien-être social	-0,48	0,16	9,46	< 0,05	
	Développement économique : Bien-être social	0,37	0,16	5,59	< 0,05	

TABLEAU 6.1 – Effets de la dégradation anthropique et du bien-être social sur la volonté de changement et les actions de résistance. Estimations des coefficients (*Coefficient*), erreurs standard (*Erreur std.*), *F value* associée, niveau de significativité (*p-value*) et qualité de l'ajustement (r^2 ajusté).

Réponse	Explicative	Coefficient	Erreur std.	F value	p-value	r^2 ajusté
Indicateur de biodiversité						0,17
	Compensation	-0,18	0,10	10,37	< 0,05	
	Naturalité	0,22	0,09	5,52	< 0,05	
	Compensation : Naturalité	: 0,41	0,11	13,57	< 0,05	

TABLEAU 6.2 – Effets de la compensation et de la naturalité sur l'indicateur de biodiversité. Estimations des coefficients (*Coefficient*), erreurs standard (*Erreur std.*), *F value* associée, niveau de significativité (*p-value*) et qualité de l'ajustement (r^2 ajusté).

Compensation de biodiversité vs. niveau de naturalité

Lorsqu'on regarde le lien entre la dynamique de la biodiversité et la quantité de zones de compensation et de zones naturelles, on trouve que l'indicateur de biodiversité est négativement lié au couvert de compensation de la biodiversité et positivement lié au pourcentage de zones naturelles d'intérêt écologique (Tab. 6.2, Fig. 6.5). La dynamique de la biodiversité n'est donc positive que dans les départements avec un fort taux de naturalité. Par conséquent, la couverture de compensation qui représenterait le *capital naturel reproduit* n'a pas le même effet sur la dynamique de la biodiversité que le *capital naturel initial*, pour reprendre une terminologie économique.

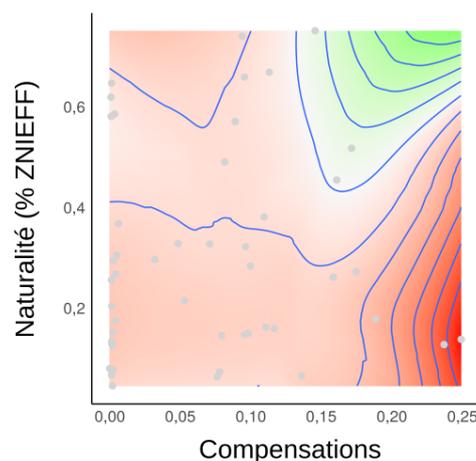


FIGURE 6.5 – Courbes de niveau de l'indicateur de biodiversité (Indice Oiseaux Communs spécialisés) en fonction de la naturalité (% de zones naturelles d'intérêt écologique) et de la compensation de la biodiversité (valeurs échelonnées). Les points gris représentent les coordonnées des départements et les contours correspondent aux valeurs de la troisième variable : l'indicateur de biodiversité.

Discussion

Dans ce dernier chapitre plus exploratoire, j'ai analysé la correspondance entre les données empiriques et les attendus théoriques de deux visions économiques opposées, le développement

durable (DD) et les théories post-croissance (TPC) en utilisant le cas de la France. J'ai mis en évidence que les relations entre la biodiversité, le bien-être social et l'économie à partir de données empiriques étaient plus proches de celles prédites par les TPC par rapport aux relations attendues selon le DD. En poursuivant le questionnement sur trois points plus précis, j'ai pu montrer que ce décalage théorique s'accompagne de conséquences sur les modalités socio-économiques et environnementales liées à la volonté de changement des citoyens et leur résistance aux projets de développement. En particulier, bien que peu attendue du point de vue de l'écologie, l'équivalence qui sous-tend la logique des politiques de compensation de la biodiversité n'est pas vérifiée puisqu'étant liée à une réponse négative de la dynamique de la biodiversité au contraire du taux de zones naturelles.

Revenons dans un premier temps sur les attendus théoriques du DD en lien avec les données observées. Les tendances de la biodiversité ont été négatives entre 2001 et 2017 dans la plupart des départements et sont négativement liées au score économique, c'est-à-dire que la biodiversité a diminué encore plus dans les départements avec un fort développement économique, en croissance et reposant sur le secteur tertiaire. C'est le contraire de ce qui est attendu par la dématérialisation dans le cadre du DD, en particulier au travers de la courbe de Kuznet environnementale (CKE) (KAÏKA et ZERVAS, 2013b) pour laquelle le remplacement des activités extractives ou de construction par des services devrait découpler les activités économiques de leur impact négatif sur l'environnement. L'autre hypothèse soutenant la CKE, c'est-à-dire un montant croissant d'investissements dans la conservation à mesure que la richesse augmente, ne devrait pas différer fortement entre les départements, car ces investissements sont principalement financés par l'État en France. Ainsi, même si toutes les hypothèses de la CKE ne peuvent être testées, l'hypothèse d'une CKE sur la biodiversité en France n'est pas soutenue par les résultats. Au contraire, la relation négative entre l'indicateur de biodiversité et le score économique est en accord avec les résultats précédents qui se concentrent sur l'intensité matérielle de la croissance économique et l'effet du secteur tertiaire sur l'environnement (KAÏKA et ZERVAS, 2013a) et a été anticipée par les TPC avec un nombre croissant d'exemples déjà trouvés à l'échelle locale et internationale (IRTIÉ, 2015; MARQUES et collab., 2019; OTERO et collab., 2020). Une autre explication à la non-vérification de la CKE serait que les départements français se trouvent tous sur le côté gauche de la CKE, où l'économie n'est pas encore assez développée et où l'on s'attend à une relation négative entre les variables environnementales, y compris la biodiversité, et le score économique. Dans ce cas, une croissance plus importante serait nécessaire pour passer du côté droit de la CKE, où plus de richesse économique signifie un meilleur état pour la biodiversité. Mais le DD serait là encore difficilement atteint car le bien-être social décline déjà dans les départements avec les valeurs économiques les plus élevées.

Le bien-être social suit une relation non linéaire avec l'augmentation du score économique, ce qui se traduit par un bien-être plus élevé pour les valeurs moyennes de développement économique. Cela correspond à ce qui a été observé au fil du temps pour plusieurs pays occidentaux depuis [EASTERLIN \(1974\)](#), et plus récemment avec d'autres indices de bien-être tels que l'Indice de Progrès Véritable (IPV) ([KUBISZEWSKI et collab., 2013](#)). Alors que le paradoxe d'Easterlin soulignait le découplage entre la croissance économique et le bien-être, la relation trouvée dans ce chapitre montre même une anticorrélation entre le score économique et le bien-être social à des scores économiques élevés. Cela signifie qu'au-delà d'un optimum social à des valeurs économiques moyennes (situé aux environs des scores économiques de la Lozère et de l'Isère), toute augmentation de la partie économique entraînerait non seulement une stabilisation mais une baisse du bien-être social. Ceci est en accord avec la relation trouvée dans le temps entre le PIB et l'IPV qui a également montré un optimum pour le PIB et une corrélation négative entre l'IPV et le PIB lorsque ce dernier a continué à augmenter dans 17 pays ([KUBISZEWSKI et collab., 2013](#)).

Le bien-être social et la tendance de la biodiversité ne sont pas directement liés au-delà de leur propre relation avec le score économique. Plusieurs résultats précédents pouvaient pourtant faire attendre un lien entre ces deux indices. D'une part, comme cela a été souligné à l'échelle mondiale, le bien-être humain peut augmenter parallèlement à un déclin de la biodiversité, au moins durant un certain temps, ce qui a été théorisé sous le terme de *paradoxe de l'environnementalisme* ([RAUDSEPP-HEARNE et collab., 2010](#)). D'autre part, à l'échelle locale, plusieurs études ont mis en évidence un lien positif entre le bien-être et l'expérience de la nature ([CERVINKA et collab., 2012](#); [PASSMORE et HOWELL, 2014](#)). On peut s'attendre à ce que cette dernière s'affaiblisse là où la biodiversité décline et reste élevée là où elle augmente, ce qui aurait conduit à faire l'hypothèse d'un lien positif entre bien-être social et état de la biodiversité. Dans notre cas, en effet, au moins deux composantes du bien-être social auraient pu être liées à la biodiversité d'après les études précédentes : l'espérance de vie et la satisfaction de vie ([GRINDE et PATIL, 2009](#); [RICHARDSON et collab., 2016](#); [SHANAHAN et collab., 2015](#)). Mais il est probable que ces deux composantes soient aussi déterminées par de multiples autres facteurs sociologiques (par exemple, la pauvreté et les inégalités) qui peuvent affaiblir la relation attendue avec l'état de la biodiversité. Les autres composantes du bien-être social sont a priori moins censées être directement liées à la biodiversité. De plus, il faut garder à l'esprit que le bien-être social est mesuré ici selon l'acceptation de l'OCDE, donc pas directement comparable aux résultats des études précédentes et que l'axe que j'ai utilisé, même s'il discrimine bien les pôles que je souhaitais séparer, ne capture qu'un peu plus d'un tiers de la variance. Enfin, si le choix des oiseaux est justifié sur le plan méthodologique, d'autres aspects de la biodiversité sont probablement plus directement liés au bien-être social comme la diversité des habitats naturels. Dans l'ensemble, ces différents points peuvent expliquer l'absence de relation

observée entre le bien-être social et la dynamique de la biodiversité.

Pour résumer, parmi les trois relations dont je viens de discuter (biodiversité vs. développement économique, bien-vivre vs. développement économique et biodiversité vs. bien-vivre), les deux premières vont dans le sens des attendus des TPC et donc logiquement dans le sens opposé aux hypothèses du DD.

Si l'on regarde maintenant les facteurs socio-économiques et environnementaux qui sont liés à la part de votes écologistes, on observe que les facteurs principaux, et liés de façon positive, sont le pourcentage de zones à forte naturalité, le bien-être social et le développement économique. J'ai fait l'hypothèse que les votes écologistes, en tant que comportement proenvironnemental de portée politique (LARSON et collab., 2015), reflétaient la volonté de modifier, entre autres, la trajectoire du déclin de la biodiversité. On pourrait juger attif de considérer le modèle actuel comme un exemple de DD en soutenant que la version appliquée du DD par les politiques faisant suite au rapport Brundtland (BRUNDTLAND et collab., 1987), ne correspond pas au DD théorique initialement proposé dans ce rapport. Mais cette version appliquée reste celle qui correspond à la vision actuelle du DD (WANNER, 2015) qui, du reste, n'est pas si éloignée de la proposition de départ (ADELMAN, 2018). Donc, si l'on juge le DD à l'aune des politiques qui s'en réclament et de sa mobilisation récurrente comme justification des politiques publiques, on peut faire l'hypothèse que la volonté de traiter le déclin de la biodiversité reflète une volonté de dépassement du modèle socio-économique actuel et du DD qu'il prône. Cette analyse garde un caractère exploratoire et déterminer de façon précise si l'un de ces facteurs influence directement la volonté de changement n'est pas dans le cadre de ce chapitre. Cependant, on peut émettre plusieurs hypothèses pour expliquer ces relations. D'une part, comme cela a été souligné précédemment avec les zones protégées (CAZALIS et PRÉVOT, 2019), le taux de zones à forte naturalité peut provoquer des comportements pro-environnementaux, notamment liés à une volonté de préservation de ces zones. D'autre part, la volonté de changement est forte dans deux zones bien distinctes, là où le bien-être est élevé et la naturalité importante (par exemple dans le Sud-Ouest) et là où le développement économique mais aussi la dégradation environnementale (voir matériel supplémentaire 3) sont élevés (par exemple en région parisienne). A l'inverse, cette volonté est faible là où le bien-être et le développement économique sont faibles (par exemple dans le Nord-Est). Comme nous avons montré, dans ce chapitre et le précédent, que le développement économique avait un impact négatif sur le bien-être au delà d'un certain seuil, tout en augmentant la dégradation environnementale (voir matériel supplémentaire 3), on peut émettre l'hypothèse que, là où le bien-être est élevé, la volonté de changement est forte pour préserver ce bien être face à la logique de développement, alors que là où le développement est élevé, la volonté de changement est forte afin de stopper la dégradation environnementale. Ce dernier point est en accord avec les résultats observés dans des

études précédentes où un changement de paradigme était souhaité pour arrêter ou inverser une dégradation qui n'était plus supportable (INGLEHART, 1995). Enfin on peut supposer que là où le bien-être et le développement économique sont faibles, la volonté de changement l'est aussi car la priorité des citoyens ne se focaliserait pas sur les questions environnementales.

Si l'on s'intéresse aux facteurs qui sont liés aux actions de résistance face aux projets de développement, on observe que le taux de naturalité est lié positivement à ces actions alors que la dégradation y est liée négativement. Quant à l'effet des facteurs socio-économiques, ils ne semblent pas pouvoir être pris isolément mais le terme d'interaction fait apparaître deux zones dans lesquelles les actions de résistance sont plus nombreuses : là où le bien-être est élevé et le score économique est faible ou moyen et là où le bien être est faible et le développement économique important. Ici encore, on cherche à explorer les facteurs liés à ces oppositions de terrain face à la durabilité faible du modèle socio-économique actuel et non à isoler des relations cause-conséquence, mais on peut avancer plusieurs hypothèses pour expliquer les relations observées. En particulier, dans les départements où le bien-être social est élevé et la dégradation faible, on peut supposer que la défense des territoires va de pair avec celle du bien-être (MARTINEZ-ALIER, 2003). Cela permettrait d'expliquer aussi l'effet négatif du terme d'interaction entre le bien-être social et la dégradation sur les actions de résistance. Ainsi, on peut émettre l'hypothèse que dans les départements où la dégradation environnementale est importante et les zones naturelles peu présentes, il y aurait moins de zones à défendre. En outre, là où ces dégradations vont de pair avec une croissance de la population et une extension des zones urbaines, il est probable que la distanciation des liens sociaux entraîne une baisse de la participation associative (les associations ou collectifs étant porteurs des actions de résistances) comme cela a pu être montré au Portugal (TAVARES et CARR, 2013). De surcroît, les valeurs défendues par les collectifs s'opposant aux projets sont très éloignées de celles prônées par le modèle socio-économique actuel (MARTINEZ-ALIER, 2003; SIBERTIN-BLANC, 2019) et l'on peut donc faire l'hypothèse que ces actions de résistance prennent corps non seulement contre les projets eux-même, mais aussi plus largement, contre le système dans lequel ils prennent place (CAMPOS-MEDINA, 2015; MARTINEZ-ALIER, 2021). Dans l'ensemble, la contestation de du modèle de développement et de la durabilité faible du DD qu'il porté, semble être plus forte à la fois dans les zones relativement préservées (où la volonté de changement et la résistance sont fortes) et dans les zones les plus dégradées (où la volonté de changement est élevée).

Enfin, si l'on vient tester de façon pratique l'hypothèse de substituabilité du capital naturel via la compensation, on observe que la dynamique de la biodiversité est négativement liée à la compensation, tandis qu'elle est stable ou positive dans les zones présentant un fort taux de naturalité. Une analyse sur un grain spatial plus fin permettrait d'aller plus loin dans cette direction car les

zones couvertes par la compensation restent relativement limitées. Cependant, ce résultat apporte déjà une première pierre à la réflexion et va dans le sens des approches critiques de la compensation. Si la rhétorique de l'absence de perte nette (APN) de biodiversité a été établie pour concilier développement et conservation de la biodiversité plus que sur une réalité écologique (DEVICTOR, 2018), ses conséquences dans les politiques de conservation de la nature rendent compte de l'aspect performatif des équations d'équivalence sous-jacentes. Or un test empirique de ces équations, comme celui réalisé ici, vient rappeler leurs limites, soulignant les problématiques soulevées par la notion de compensation. Il a en effet été souligné que le manque d'efficacité de la compensation de la biodiversité pouvait être expliqué par plusieurs facteurs pratiques et théoriques (BIGARD et collab., 2020; BULL et collab., 2013). Tout d'abord, les limites pratiques à l'application de la compensation peuvent biaiser le niveau réel de compensation, par exemple, les compensations prévues peuvent ne pas être entièrement réalisées sur le terrain et la compensation peut être insuffisante en raison de la sous-estimation des effets négatifs (MATTHEWS et ENDRESS, 2008). De plus, des lacunes théoriques limitent a priori l'efficacité potentielle de la compensation, par exemple l'équivalence entre les habitats gagnés et la perte de biodiversité reste à démontrer et les compensations sont principalement réalisées pour contrebalancer la destruction de l'habitat d'espèces protégées et ne tiennent donc pas compte de la biodiversité ordinaire (NORTON, 2009).

Dans l'ensemble, les résultats de ce chapitre soulignent que les attendus théoriques du DD ne semblent pas avoir de soutien empirique dans le cas de la France et que ce décalage est susceptible d'expliquer les velléités de changement de modèle et les résistances au modèle de développement existant. Cependant, pour ce dernier point, tout comme pour l'inefficacité apparente de la compensation pour arrêter et inverser le déclin de la biodiversité, des analyses complémentaires seront bienvenues pour préciser les relations trouvées et les hypothèses explicatives proposées. Cependant, l'un des points majeurs de ce chapitre est que ces résultats appellent à reconstruire tout paradigme de développement sur des théories qui soient soutenues empiriquement et souhaitable éthiquement.

Références

- ABRAHAM, A., K. SOMMERHALDER et T. ABEL. 2010, «Landscape and well-being : A scoping study on the health-promoting impact of outdoor environments», *International journal of public health*, vol. 55, n° 1, p. 59–69. [200](#)
- ADELMAN, S. 2018, «The sustainable development goals, anthropocentrism and neoliberalism», dans *Sustainable Development Goals*, Edward Elgar Publishing. [217](#)
- BARTON, K. et M. K. BARTON. 2020, «Package 'MuMin'», . [210](#)
- BIGARD, C., B. REGNERY, S. PIOCH et J. D. THOMPSON. 2020, «De la théorie à la pratique de la séquence Éviter-Réduire-Compenser (ERC) : éviter ou légitimer la perte de biodiversité?», *Développement durable et territoires. Économie, géographie, politique, droit, sociologie*, n° Vol. 11, n°2, doi :10.4000/developpementdurable.17488, ISSN 1772-9971. [219](#)
- BRENNER, M. H. 1987, «Relation of economic change to Swedish health and social well-being, 1950–1980», *Social Science & Medicine*, vol. 25, n° 2, doi :10.1016/0277-9536(87)90387-X, p. 183–195, ISSN 0277-9536. [200](#)

- BRUNDTLAND, G. H., M. KHALID, S. AGNELLI, S. AL-ATHEL et B. CHIDZERO. 1987, «Our common future», *New York*, vol. 8. [198](#), [199](#), [217](#)
- BULL, J. W., K. B. SUTTLE, A. GORDON, N. J. SINGH et E. J. MILNER-GULLAND. 2013, «Biodiversity offsets in theory and practice», *Oryx*, vol. 47, n° 3, p. 369–380. [219](#)
- CALVET, C., G. OLLIVIER et C. NAPOLEONE. 2015, «Tracking the origins and development of biodiversity offsetting in academic research and its implications for conservation : A review», *Biological Conservation*, vol. 192, doi :10.1016/j.biocon.2015.08.036, p. 492–503, ISSN 0006-3207. [203](#)
- CAMPOS-MEDINA, F. 2015, «Could the Search for Sustainability Reinforce Socio-ecological Conflict? : The Mining Industry in Chile and Its Impact at the Local and Regional Level», dans *Global Sustainability*, Springer, p. 267–295. [218](#)
- CAZALIS, V. et A.-C. PRÉVOT. 2019, «Are protected areas effective in conserving human connection with nature and enhancing pro-environmental behaviours?», *Biological Conservation*, vol. 236, p. 548–555. [202](#), [208](#), [217](#)
- CEREMA. 2021, «Centre d'études et d'expertise sur les risques, l'environnement, la mobilité et l'aménagement. Mesures compensatoires, disponible à <https://www.data.gouv.fr/fr/datasets/mesures-compensatoires-prescrites-des-atteintes-a-la-biodiversite-france-entiere-1/>.», . [209](#)
- CERVINKA, R., K. RÖDERER et E. HEFLER. 2012, «Are nature lovers happy? On various indicators of well-being and connectedness with nature», *Journal of health psychology*, vol. 17, n° 3, p. 379–388. [216](#)
- CGDD. 2019, «Commissariat général au développement durable. Rapport de synthèse, L'environnement en France,», . [198](#), [206](#)
- COLE, M. A. 1999, «Limits to growth, sustainable development and environmental Kuznets curves : An examination of the environmental impact of economic development», *Sustainable Development*, vol. 7, n° 2, p. 87–97. [200](#)
- DALY, H. E. et H. E. DALY. 1973, *Toward a Steady-State Economy*, vol. 2, WH Freeman San Francisco. [199](#)
- DAUGUET, B. 2015, «Biodiversity offsetting as a commodification process : A French case study as a concrete example», *Biological Conservation*, vol. 192, doi :10.1016/j.biocon.2015.08.015, p. 533–540, ISSN 0006-3207. [203](#)
- DEMARIA, F. et A. KOTHARI. 2017, «The Post-Development Dictionary agenda : Paths to the pluriverse», *Third World Quarterly*, vol. 38, n° 12, p. 2588–2599. [199](#)
- DEVICTOR, V. 2018, «La compensation écologique : Fondements épistémiques et reconfigurations technoscientifiques», *Natures Sciences Sociétés*, vol. 26, n° 2, p. 136–149. [202](#), [203](#), [219](#)
- DIETZ, S. et W. N. ADGER. 2003, «Economic growth, biodiversity loss and conservation effort», *Journal of environmental management*, vol. 68, n° 1, p. 23–35. [199](#)
- DIETZ, T., E. A. ROSA et R. YORK. 2009, «Environmentally efficient well-being : Rethinking sustainability as the relationship between human well-being and environmental impacts», *Human Ecology Review*, p. 114–123. [200](#)
- EASTERLIN, R. A. 1974, «Does economic growth improve the human lot? Some empirical evidence», dans *Nations and Households in Economic Growth*, Elsevier, p. 89–125. [200](#), [216](#)
- ERRECA, M. et S. MAGRI. 2014, «Bilan bibliographique sur les méthodes de définition de l'équivalence écologique et des ratios des mesures compensatoires», *Rapport, DREAL Midi-Pyrénées*. [203](#)
- FANNING, A. L. et D. W. O'NEILL. 2019, «The Wellbeing–Consumption paradox : Happiness, health, income, and carbon emissions in growing versus non-growing economies», *Journal of Cleaner Production*, vol. 212, p. 810–821. [200](#)
- FONTAINE, B., C. MOUSSY, J. CHIFFARD CARRICABURU, J. DUPUIS, E. COROLLEUR, L. SCHMALTZ, R. LORRILLIFÈRE, G. LOÏS et C. GAUDARD. 2020, «Suivi des oiseaux communs en France 1989-2019 : 30 ans de suivis participatifs. Detailed statistical analyses available here : <https://www.vigienature.fr/fr/observatoires/suivi-temporel-oiseaux-communs-stoc/resultats-3413>. MNHN- Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation, LPO BirdLife France.», . [206](#)
- FOX, J. et S. WEISBERG. 2018, *An R Companion to Applied Regression*, Sage publications. [210](#)
- GEORGESCU-ROEGEN, N. 1971, *The Entropy Law and the Economic Process*, Harvard university press. [196](#)
- GEORGESCU-ROEGEN, N. 1977, «The steady state and ecological salvation : A thermodynamic analysis», *BioScience*, vol. 27, n° 4, p. 266–270. [199](#)
- GERBER, J.-F. et R. S. RAINA. 2018, «Post-growth in the global south? Some reflections from India and Bhutan», *Ecological economics*, vol. 150, p. 353–358. [199](#)
- GREGORY, R. D., D. NOBLE, R. FIELD, J. MARCHANT, M. RAVEN et D. W. GIBBONS. 2003, «Using birds as indicators of biodiversity», *Ornis hungarica*, vol. 12, n° 13, p. 11–24. [201](#)

- GRINDE, B. et G. G. PATIL. 2009, «Biophilia : Does visual contact with nature impact on health and well-being?», *International journal of environmental research and public health*, vol. 6, n° 9, p. 2332–2343. [216](#)
- HICKEL, J. 2019, «Is it possible to achieve a good life for all within planetary boundaries?», *Third World Quarterly*, vol. 40, n° 1, p. 18–35. [200](#)
- HICKEL, J. 2020, «The sustainable development index : Measuring the ecological efficiency of human development in the anthropocene», *Ecological Economics*, vol. 167, p. 106–331. [200](#)
- HUBERT, S. et H. GAUBERT. 2012, «La loi responsabilité environnementale et ses méthodes d'équivalence. Guide méthodologique.», . [202](#)
- INGLEHART, R. 1995, «Public Support for Environmental Protection : Objective Problems and Subjective Values in 43 Societies», *PS : Political Science & Politics*, vol. 28, n° 1, doi :10.2307/420583, p. 57–72, ISSN 1537-5935, 1049-0965. [202](#), [218](#)
- IRITIÉ, B. G. J. J. 2015, «Economic growth and biodiversity : An overview. Conservation policies in Africa», *Journal of Sustainable Development*, vol. 8, n° 2, p. 196–208. [215](#)
- KAIKA, D. et E. ZERVAS. 2013a, «The environmental Kuznets curve (EKC) theory. Part B : Critical issues», *Energy Policy*, vol. 62, doi :10.1016/j.enpol.2013.07.130, p. 1403–1411, ISSN 0301-4215. [215](#)
- KAIKA, D. et E. ZERVAS. 2013b, «The Environmental Kuznets Curve (EKC) theory—Part A : Concept, causes and the CO2 emissions case», *Energy Policy*, vol. 62, doi :10.1016/j.enpol.2013.07.131, p. 1392–1402, ISSN 0301-4215. [199](#), [215](#)
- KALLIS, G. 2013, «Societal metabolism, working hours and degrowth : A comment on Sorman and Giampietro», *Journal of Cleaner Production*, vol. 38, p. 94–98. [200](#)
- KUBISZEWSKI, I., R. COSTANZA, C. FRANCO, P. LAWN, J. TALBERTH, T. JACKSON et C. AYLNER. 2013, «Beyond GDP : Measuring and achieving global genuine progress», *Ecological economics*, vol. 93, p. 57–68. [216](#)
- LARSON, L. R., R. C. STEDMAN, C. B. COOPER et D. J. DECKER. 2015, «Understanding the multi-dimensional structure of pro-environmental behavior», *Journal of Environmental Psychology*, vol. 43, doi :10.1016/j.jenvp.2015.06.004, p. 112–124, ISSN 0272-4944. [202](#), [217](#)
- LATOUCHE, S. 2009, *Farewell to Growth*, Polity. [199](#)
- LEPART, J. et P. MARTY. 2006, «Des réserves de nature aux territoires de la biodiversité L'exemple de la France», dans *Annales de Géographie*, 5, Armand Colin, p. 485–507. [198](#)
- MARQUES, A., I. S. MARTINS, T. KASTNER, C. PLUTZAR, M. C. THEURL, N. EISENMENGER, M. A. HUIJBREGTS, R. WOOD, K. STADLER et M. BRUCKNER. 2019, «Increasing impacts of land use on biodiversity and carbon sequestration driven by population and economic growth», *Nature ecology & evolution*, vol. 3, n° 4, p. 628–637. [200](#), [215](#)
- MARTINEZ-ALIER, J. 2003, *The Environmentalism of the Poor : A Study of Ecological Conflicts and Valuation*, Edward Elgar Publishing. [218](#)
- MARTINEZ-ALIER, J. 2021, «The circularity gap and the growth of world movements for environmental justice», *Academia Letters*, p. 2. [218](#)
- MARTINEZ-ALIER, J. 2021, «Mapping ecological distribution conflicts : The EJAtlas», *The Extractive Industries and Society*, doi :10.1016/j.exis.2021.02.003, ISSN 2214-790X. [202](#)
- MATTHEWS, J. W. et A. G. ENDRESS. 2008, «Performance criteria, compliance success, and vegetation development in compensatory mitigation wetlands», *Environmental Management*, vol. 41, n° 1, p. 130–141. [219](#)
- MC SHANE, T. O., P. D. HIRSCH, T. C. TRUNG, A. N. SONGORWA, A. KINZIG, B. MONTEFERRI, D. MUTEKANGA, H. V. THANG, J. L. DAMMERT, M. PULGAR-VIDAL, M. WELCH-DEVINE, J. PETER BROSIUS, P. COPPOLILLO et S. O'CONNOR. 2011, «Hard choices : Making trade-offs between biodiversity conservation and human well-being», *Biological Conservation*, vol. 144, n° 3, doi :10.1016/j.biocon.2010.04.038, p. 966–972, ISSN 0006-3207. [200](#)
- MEADOWS, D., D. MEADOWS et J. W. W. RANDERS. 1972, «The limits to growth», *A Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind*, London : Earth Island Limited. [198](#)
- MÉDAIL, F. et K. DIADEMA. 2006, «Biodiversité végétale méditerranéenne et anthropisation : Approches macro et micro-régionales», dans *Annales de Géographie*, 5, Armand Colin, p. 618–640. [201](#)
- MICHALOS, A. C. 1997, «Combining social, economic and environmental indicators to measure sustainable human well-being», *Social Indicators Research*, vol. 40, n° 1, p. 221–258. [200](#)
- MILLS, J. H. et T. A. WAITE. 2009, «Economic prosperity, biodiversity conservation, and the environmental Kuznets curve», *Ecological Economics*, vol. 68, n° 7, doi :10.1016/j.ecolecon.2009.01.017, p. 2087–2095, ISSN 0921-8009. [199](#)
- MNHN. 2018, «Muséum National d'Histoire Naturelle. Produire des indicateurs à partir des indices des espèces available at <https://www.vigienature.fr/fr/produire-indicateurs-partir-indices-especes-habitat-2819>», . [206](#)

- MNHN. 2021, «Muséum national d'Histoire naturelle. ZNIEFF : Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique, type 1 available at <https://inpn.mnhn.fr/telechargement/cartes-et-information-geographique/inv/znief1>, type 2 available at <https://inpn.mnhn.fr/telechargement/cartes-et-information-geographique/inv/znief2>.», . 208
- MORENO-MATEOS, D., V. MARIS, A. BÉCHET et M. CURRAN. 2015, «The true loss caused by biodiversity offsets», *Biological Conservation*, vol. 192, doi :10.1016/j.biocon.2015.08.016, p. 552–559, ISSN 0006-3207. 203
- MUGGEO, V. M. 2008, «Segmented : An R package to fit regression models with broken-line relationships», *R news*, vol. 8, n° 1, p. 20–25. 209
- NORTON, B. 2005, «Sustainability : A philosophy of adaptive ecosystem management University of Chicago Press», *Chicago IL*. 198
- NORTON, D. A. 2009, «Biodiversity offsets : Two New Zealand case studies and an assessment framework», *Environmental management*, vol. 43, n° 4, p. 698–706. 219
- OTERO, I., K. N. FARRELL, S. PUEYO, G. KALLIS, L. KEHOE, H. HABERL, C. PLUTZAR, P. HOBSON, J. GARCÍA-MÁRQUEZ et B. RODRÍGUEZ-LABAJOS. 2020, «Biodiversity policy beyond economic growth», *Conservation Letters*, vol. 13, n° 4, p. e12713. 215
- PARRIQUE, T., J. BARTH, F. BRIENS, C. KERSCHNER, A. KRAUS-POLK, A. KUOKKANEN et J. H. SPANGENBERG. 2019, «Decoupling debunked», *Evidence and arguments against green growth as a sole strategy for sustainability. A study edited by the European Environment Bureau EEB*. 199
- PASSMORE, H.-A. et A. J. HOWELL. 2014, «Nature involvement increases hedonic and eudaimonic well-being : A two-week experimental study», *Ecopsychology*, vol. 6, n° 3, p. 148–154. 216
- PURVIS, B., Y. MAO et D. ROBINSON. 2019, «Three pillars of sustainability : In search of conceptual origins», *Sustainability science*, vol. 14, n° 3, p. 681–695. 198
- QUÉTIER, F., B. REGNERY et H. LEVREL. 2014, «No net loss of biodiversity or paper offsets ? A critical review of the French no net loss policy», *Environmental Science & Policy*, vol. 38, p. 120–131. 203
- RAUDSEPP-HEARNE, C., G. D. PETERSON, M. TENGÖ, E. M. BENNETT, T. HOLLAND, K. BENESSIAH, G. K. MACDONALD et L. PFEIFER. 2010, «Untangling the Environmentalist's Paradox : Why Is Human Well-being Increasing as Ecosystem Services Degrade?», *BioScience*, vol. 60, n° 8, doi :10.1525/bio.2010.60.8.4, p. 576–589, ISSN 0006-3568. 216
- RICHARDSON, M., A. CORMACK, L. MCROBERT et R. UNDERHILL. 2016, «30 days wild : Development and evaluation of a large-scale nature engagement campaign to improve well-being», *PloS one*, vol. 11, n° 2, p. e0149777. 216
- RICHMOND, C., S. J. ELLIOTT, R. MATTHEWS et B. ELLIOTT. 2005, «The political ecology of health : Perceptions of environment, economy, health and well-being among 'Namgis First Nation», *Health & Place*, vol. 11, n° 4, doi : 10.1016/j.healthplace.2004.04.003, p. 349–365, ISSN 1353-8292. 200
- ROSS, A. 2009, «Modern interpretations of sustainable development», *Journal of law and society*, vol. 36, n° 1, p. 32–54. 198
- SARUKHÁN, J., A. WHYTE, R. HASSAN, R. SCHOLES, N. ASH, S. T. CARPENTER, P. L. PINGALI, E. M. BENNETT, M. B. ZUREK et K. CHOPRA. 2005, «Millennium ecosystem assessment : Ecosystems and human well-being», . 198
- SHANAHAN, D. F., R. A. FULLER, R. BUSH, B. B. LIN et K. J. GASTON. 2015, «The health benefits of urban nature : How much do we need?», *BioScience*, vol. 65, n° 5, p. 476–485. 216
- SIBERTIN-BLANC, C. 2019, «Formal analysis of the conflictive play of actors regarding the building of a dam», dans *Law, Public Policies and Complex Systems : Networks in Action*, Springer, p. 177–202. 202, 218
- SORMAN, A. H. et M. GIAMPIETRO. 2013, «The energetic metabolism of societies and the degrowth paradigm : Analyzing biophysical constraints and realities», *Journal of Cleaner Production*, vol. 38, p. 80–93. 200
- SPASH, C. L. 2015, «Bulldozing biodiversity : The economics of offsets and trading-in Nature», *Biological conservation*, vol. 192, p. 541–551. 203
- TAVARES, A. F. et J. B. CARR. 2013, «So close, yet so far away? The effects of city size, density and growth on local civic participation», *Journal of urban affairs*, vol. 35, n° 3, p. 283–302. 218
- UICN. 2020, «Union Internationale pour la Conservation de la Nature. Comité français & MNHN. La Liste rouge des espèces menacées en France.», . 198
- VAISSIÈRE, A.-C., H. LEVREL et P. SCÉMAMA. 2017, «Biodiversity offsetting : Clearing up misunderstandings between conservation and economics to take further action», *Biological conservation*, vol. 206, p. 258–262. 202, 203
- VAN DEN BERGH, J. C. J. M. 2011, «Environment versus growth — A criticism of “degrowth” and a plea for “a-growth”», *Ecological Economics*, vol. 70, n° 5, doi :10.1016/j.ecolecon.2010.09.035, p. 881–890, ISSN 0921-8009. 199

- VENTER, O., E. W. SANDERSON, A. MAGRACH, J. R. ALLAN, J. BEHER, K. R. JONES, H. P. POSSINGHAM, W. F. LAURANCE, P. WOOD, B. M. FEKETE, M. A. LEVY et J. E. M. WATSON. 2016, «Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation», *Nature Communications*, vol. 7, n° 1, doi :10.1038/ncomms12558, p. 1–11, ISSN 2041-1723. [208](#)
- WANNER, T. 2015, «The new ‘passive revolution’ of the green economy and growth discourse : Maintaining the ‘sustainable development’ of neoliberal capitalism», *New Political Economy*, vol. 20, n° 1, p. 21–41. [198](#), [201](#), [217](#)
- WEISSGERBER, M., S. ROTURIER, R. JULLIARD et F. GUILLET. 2019, «Biodiversity offsetting : Certainty of the net loss but uncertainty of the net gain», *Biological conservation*, vol. 237, p. 200–208. [203](#)
- WOLKOVICH, E. M., B. I. COOK, K. K. MCLAUCHLAN et T. J. DAVIES. 2014, «Temporal ecology in the Anthropocene», *Ecology letters*, vol. 17, n° 11, p. 1365–1379. [201](#)

Conclusion partielle de la troisième partie

En conclusion de cette troisième partie, on a vu que les modèles socio-économiques fondés sur la recherche de croissance menaient les pays qui les suivaient, si ce n'est dans une impasse, au moins à un dilemme entre bien-être social et limites environnementales. En outre, la solution proposée comme palliatif à ce dilemme, c'est-à-dire réconcilier croissance économique, justice sociale et préservation de l'environnement, ne semble pas fournir une voie de sortie satisfaisante sur le plan de la biodiversité et sur le plan social face à cette impasse.

Le cadre socio-économique dans lequel prennent place les pressions humaines analysées dans les deux premières parties de cette thèse ne semble pas en mesure de stopper, ni *a fortiori* d'inverser, le déclin de la biodiversité. Or, c'est aussi dans ce cadre que s'inscrit actuellement la biologie de la conservation. J'ai, en effet, montré qu'un équilibre entre développement des acquis sociaux et maintien de l'intégrité de la biosphère a peu de chance de voir le jour dans le cadre d'une économie fondée sur une croissance continue, étant donné les coûts sociaux et environnementaux de cette dernière. Cependant, il existe bel et bien un espace où bien-vivre de la société et respect des limites planétaires peuvent co-exister et j'espère avoir apporté une pierre, même petite, à l'édifice pour permettre d'orienter le développement socio-économique vers cet objectif. En outre, en détaillant les liens entre développement économique, bien-être social et indicateur de biodiversité construit sur les oiseaux communs spécialistes, à l'échelle de la France, j'ai aussi pu mettre en évidence que les soubassements théoriques du développement durable n'étaient non pas étayés, mais remis en cause par les données empiriques.

En conséquence, deux remarques s'imposent à l'issue de cette troisième partie. D'une part, on peut faire l'hypothèse que le résultat pointant l'incapacité du développement durable à proposer un modèle de développement alternatif qui ait des conséquences bénéfiques sur la dynamique des oiseaux communs spécialistes puisse s'étendre aux autres espèces caractéristiques des milieux pour lesquels les oiseaux communs servent d'espèces parapluie. Si cette hypothèse, faite dès lors qu'on utilise des indicateurs multi-espèces (donc notamment par les instances européennes), est vérifiée, alors la majorité des milieux et de la biodiversité qu'ils renferment est exposée aux conséquences délétères du fonctionnement actuel de la société, au moins au niveau français. D'autre part, si l'on analyse la relation négative entre activité économique et l'état de la biodiversité à l'échelle de la France en lien avec la relation concave entre l'indice socio-économique et le PIB à l'échelle mondiale, cela ouvre une perspective intéressante pour la biologie de la conservation. En effet, plus encore que les pressions anthropiques directes qui affectent espèces et communautés biotiques, le déclin de la biodiversité semble être lié au modèle économique qui sous-tend ces pressions. Dans ce cadre, se pose donc la question des modalités efficaces pour enrayer ce déclin.

Ce sont, par conséquent, les limites de la conservation dans le modèle de développement actuel et les possibilités offertes par un changement de paradigme que je souhaite aborder dans le second temps de la discussion générale qui suit. Mais avant cela, il convient de remettre en perspective les résultats et les limites de mon travail. C'est ce sur quoi va s'ouvrir cette discussion générale.

Discussion générale

« En ce siècle où l'homme s'acharne à détruire d'innombrables formes vivantes, après tant de sociétés dont la richesse et la diversité constituaient de temps immémorial le plus clair de son patrimoine, jamais, sans doute, il n'a été plus nécessaire de dire, comme font les mythes, qu'un humanisme bien ordonné ne commence pas par soi-même, mais place le monde avant la vie, la vie avant l'homme, le respect des autres êtres avant l'amour-propre ; et que même un séjour d'un ou deux millions d'années sur cette terre, puisque de toute façon il connaîtra un terme, ne saurait servir d'excuse à une espèce quelconque, fût-ce la nôtre, pour se l'approprier comme une chose et s'y conduire sans pudeur ni discrétion. »

Claude Lévi-Strauss, *Mythologies*

Rappel des résultats

Dans le premier chapitre, nous avons proposé une méthode de caractérisation des dynamiques non-linéaires, adaptée notamment aux données de suivi à large échelle et qui puisse résumer l'accélération, la décélération et l'inversion d'une trajectoire, en plus de sa tendance. En l'appliquant aux dynamiques des oiseaux communs en France, nous avons pu montrer que, même en prenant en compte l'incertitude des estimations, pour plus d'un quart des espèces l'approche non-linéaire pouvait mieux apprécier la forme générale de leur trajectoire.

Dans le deuxième chapitre, nous avons évalué la dynamique générale de l'avifaune commune européenne et des facteurs anthropiques. Nous avons ainsi mis en évidence que l'intensification de ces pressions dans la plupart des pays d'Europe était liée à la disparition de plusieurs centaines de millions d'individus de l'avifaune commune européenne, représentant un déclin de plus de 25% de son abondance. L'analyse de l'influence relative des différents facteurs anthropiques sur l'avifaune commune ainsi que de leurs effets spécifiques sur les populations a notamment permis de montrer le rôle prépondérant de l'intensification des pratiques agricoles et l'impact ambivalent de l'urbanisation et du changement climatique.

Ensemble, ces deux chapitres, regroupés dans la première partie, ont mis en lumière les spécificités (1a) et les facteurs explicatifs (1b) du déclin de l'avifaune à l'aune de la dynamique des espèces.

Dans le troisième chapitre, nous avons reconstitué les réseaux d'associations à l'intérieur des communautés d'oiseaux communs en France et exposé, dans un premier temps, un lien entre les modifications qui affectent ces réseaux et l'homogénéisation des espèces. Nous avons ainsi montré que les communautés se trouvant dans des zones où la composition en espèces était moins diversifiée, possédaient des réseaux d'associations moins structurés avec des associations relativement plus faibles et plus positives. Dans un second temps, en affinant l'estimation des liens entre espèces à partir de données temporelles, nous avons exposé un déclin de la connectance, c'est-à-dire de la densité d'association, ainsi que du nombre d'associations entre espèces au cours des deux dernières décennies, dû à un remplacement de certaines espèces par d'autres formant moins d'associations.

Dans le quatrième chapitre, nous avons analysé le lien entre le déclin de la connectance dans les communautés d'oiseaux communs et de certaines pressions anthropiques, l'intensification agricole, le changement d'affectation des terres et le changement climatique. Nous avons ainsi pu mettre en évidence que ce déclin était concomitant de l'essor des espèces généralistes et lié à l'impact de l'intensification agricole, bien qu'il soit tamponné par l'influence du couvert forestier.

Ensemble, ces deux chapitres, formant la deuxième partie, ont permis d'évaluer le déclin de

la biodiversité à l'échelon interspécifique en s'intéressant au devenir des interrelations liant les espèces d'oiseaux communs (1a') ainsi qu'aux facteurs associés aux modifications affectant les réseaux d'associations qui sous-tendent les communautés aviaires (1b').

Dans le cinquième chapitre, j'ai proposé un moyen d'évaluer le compromis entre développement des indicateurs sociaux et respect des limites planétaires au niveau mondial. Cela s'est fait au travers d'un indicateur combinant réussite sociale et impact environnemental afin de pouvoir mesurer la trajectoire des nations vers un espace qui soit à la fois socialement juste et écologiquement soutenable. J'ai ainsi pu montrer l'existence d'un optimum à la croissance économique tant sur le plan social qu'environnemental. Cet indice a aussi permis de proposer des arguments fondés sur les données pour repenser le débat sur le rôle de la population dans le dépassement des limites planétaires.

Dans le sixième chapitre, dans le cas plus spécifique de la France, j'ai pu tester et mettre en lumière l'absence d'appui empirique au niveau des fondements théoriques du développement durable, par rapport aux théories alternatives qui sortent de la logique de croissance, ainsi que les limites de son efficacité pratique dans la lutte contre le déclin de la biodiversité et les oppositions qu'il suscite.

Ensemble, ces deux chapitres, constituant la troisième partie, ont permis de prendre du recul par rapport aux pressions directes agissant sur la biodiversité, afin de clarifier le rôle sous-jacent du modèle de développement dans le déclin de la biodiversité et ses capacités potentielles à l'endiguer s'il reste ancré dans le paradigme économique actuel (1c).

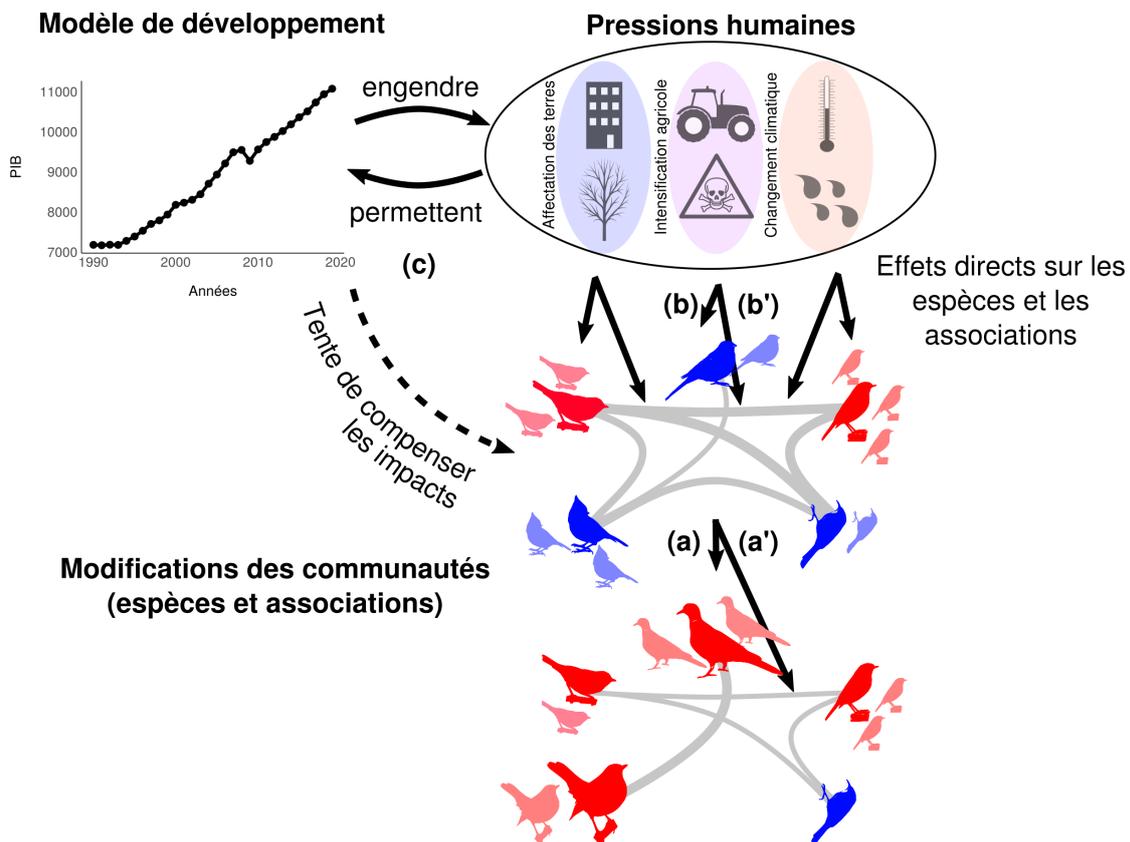


FIGURE 1 – Synthèse des résultats. (a) L'analyse de la modification de l'abondance des populations fait ressortir (b) la différence de réponse entre les différents groupes d'espèces (ici, pour l'exemple, les généralistes de l'habitat en rouge deviennent plus abondants tandis que les spécialistes en bleu régressent). Ces modifications se font en lien avec les facteurs anthropiques qui impactent directement les espèces (changement d'affectation des terres, intensification agricole et changement climatique). (a') En parallèle des changements au niveau de la composition des espèces, les réseaux de relation qui existent entre espèces sont eux aussi modifiés et (b') ces modifications peuvent être reliées aux pressions anthropiques. Cependant, (c) ces perturbations sont directement connectées au modèle de développement puisqu'elles en sont à la fois les causes et conséquences. Or, étant donné sa dépendance au fonctionnement des écosystèmes, pour perdurer le développement doit réussir à limiter et renverser ses impacts ou se reconstruire sur un nouveau paradigme.

Limites et perspectives

Avant toute chose, il convient de discuter des limites pratiques comme théoriques, rencontrées dans mon travail, et qui entravent plus largement la progression de la connaissance en particulier au niveau de l'estimation des interactions entre espèces et de l'appréciation du lien de cause à effet entre pressions anthropiques et réponses de la biodiversité. Cet exercice est à la fois rétrospectif en soulignant les limites présentes dans le travail exposé ici, mais aussi prospectif puisque chaque limite s'accompagne de perspectives qui peuvent permettre de la dépasser, au moins partiellement.

Une des limites majeures à l'estimation des interactions entre espèces, qui est effectuée par l'intermédiaire des associations interspécifiques dans mon travail, tient à la diversité de la notion même d'interaction. On peut choisir de se focaliser sur un type d'interaction donné en fonction de la question de recherche, de la nature des organismes étudiés ou de la disponibilité des données. Dès que l'on s'intéresse à la diversité des interactions possibles entre les espèces, apparaît la notion d'*effet net* des interactions qui correspond à la résultante de l'ensemble des interactions qui ont lieu entre deux espèces. La diversité des types d'interactions derrière cet effet net a tout lieu de s'accroître lorsque l'on sort de conditions contrôlées et que l'on se focalise sur un ensemble d'espèces fonctionnellement proches comme c'est le cas dans ce travail. Par exemple, peu d'espèces sont potentiellement reliées par un unique lien trophique parmi les espèces d'oiseaux qui constituent 99% de l'abondance du STOC (avec deux Accipitridae : le Milan noir (*Milvus migrans*) et la Buse variable (*Buteo buteo*) et un Falconidae le Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) mais seuls ces deux derniers chassent occasionnellement d'autres oiseaux). Or, cet effet net complexe des interactions correspond à ce que l'on s'attend à mesurer au travers des associations entre espèces. À cela, il faut ajouter la diversité des facteurs qui participent à la coexistence des espèces et celle des échelles spatiales et temporelles auxquelles peuvent avoir lieu les interactions.

Plusieurs pistes peuvent permettre d'approcher l'effet net des interactions, notamment affiner les relevés de suivi, en particulier dans le temps et la précision de l'information sur l'habitat, en plus de combiner de multiples approches (par ex : spatiale et temporelle) pour tirer parti des avantages de chacune. Une autre option, mais qui restera limitée par la variabilité temporelle des interactions, réside dans la conduite de campagnes d'observations de terrain focalisées sur les interactions, permettant de standardiser la connaissance de ces interactions dans leur diversité, si ce n'est de les quantifier.

Une seconde limite importante à laquelle je me suis confronté est la nature du lien que l'on peut établir entre un facteur ou une pression anthropique et la réponse d'une espèce ou, plus largement, de la biodiversité. Je suis revenu régulièrement sur la limite de la substitution de l'espace

pour le temps et ai essayé d'aller plus loin que l'approche corrélative à chaque fois que cela fut possible. Néanmoins, l'utilisation de la tendance temporelle d'une pression et de la réponse potentielle de la biodiversité ne permet pas d'établir une causalité au sens strict du terme, comme elle peut être définie dans le cas des analyses d'impact avant-après traitements avec contrôle (JOSEFSSON et collab., 2020). De telles analyses restent, d'ailleurs, difficiles à appliquer en macro-écologie, ne serait-ce que parce que la plupart des pressions ne sont pas ponctuelles dans le temps, mais peuvent être progressives. La causalité au sens de la dynamique des systèmes peut donc venir en aide puisqu'elle est censée déterminer la corrélation à partir de l'ensemble des informations contenues dans la série temporelle.

On ne peut que souhaiter disposer de données de suivi de biodiversité avec une temporalité plus fine encore afin de pouvoir exploiter toutes les capacités de cette technique. Fondamentalement, cependant, à mon avis, l'une des perspectives les plus intéressantes réside dans l'utilisation combinée d'une diversité d'approches qui peut permettre de tisser un réseau de preuves plus complet, en macro-écologie de la conservation, que de ne se reposer uniquement sur une causalité au sens de la dynamique des systèmes, étant donné la complexité des systèmes étudiés.

Plus généralement, je voudrais revenir sur la notion de communauté biotique, car elle s'est ici restreinte aux assemblages d'oiseaux communs. La notion de communauté peut bien entendu rendre compte de l'unité que forment les individus d'une même guilda (à laquelle on peut rattacher la plupart des passereaux qui composent la grande majorité des espèces les plus abondantes du STOC). Néanmoins, l'étude de la communauté biotique dans son ensemble requièrerait l'utilisation de réseaux à plusieurs niveaux (PILOSOF et collab., 2017) afin d'explicitier les liens que forment les espèces d'oiseaux avec d'autres espèces, elles-mêmes en interactions, que ce soit leurs proies (par ex : les invertébrés ou des plantes herbacées) et les être vivants qui peuvent leur fournir un gîte de nidification ou de repos (par ex : différentes espèces d'arbres). Non seulement la disponibilité des données mais aussi la complexité d'analyse de tels réseaux, pourtant plus proches de l'idée de communauté biotique, rendent cette limite difficilement surmontable en macro-écologie.

Cependant, l'intérêt de centrer l'étude sur l'avifaune commune, outre la disponibilité des données, réside dans le fait que certaines espèces ainsi considérées soient des espèces *parapluie*. En effet, si la protection de ces espèces, notamment spécialistes, a des bénéfices pour l'ensemble des espèces et des milieux avec lesquelles elles coexistent ou dans lesquels elles habitent, alors être capable de suivre le déclin ou l'essor de ces espèces nous donne une information indirecte sur la dynamique de leur communauté biotique dans son ensemble. Or, dans la perspective qui est celle de la biologie de la conservation, à savoir de préserver l'intégrité, la stabilité et la beauté de ces communautés biotiques pour reprendre les mots de LEOPOLD (1949), c'est bien cette information-là

qui est cruciale.

Enfin, pour ce qui est de la prise de recul et du questionnement sur les déterminants socio-économiques du déclin de la biodiversité, l'approche est limitée par le filtre qu'impose la vision occidentale du bien-être et du respect de la planète. Cela ne pose pas particulièrement problème dans le cas d'étude centré sur la France, quoique le choix des indicateurs utilisés n'émerge pas d'une hiérarchie des valeurs initiée par les citoyens eux-mêmes et que sa pertinence puisse donc être remise en cause. Mais certains des indicateurs sociaux par exemple concernant le travail (opérant une dichotomie emploi/chômage) ou l'énergie (le choix de l'électricité comme vecteur énergétique), tout comme le choix des seuils (par exemple pour la qualité de la démocratie), peuvent mal s'adapter à la diversité des cultures existantes. Idem pour les valeurs critiques des indicateurs biophysiques (BRAND et collab., 2021) dont l'atteinte, sans parler du dépassement, peut déjà endommager gravement les possibilités de survie de communautés humaines entières. Et *quid* de la signification même des indicateurs biophysiques pour les cultures qui n'entretiennent pas le même rapport à la nature que l'Occident ?

Si tant est que cela ait un sens et soit possible, proposer un parallèle aux travaux de ROCKSTRÖM et collab. (2009) et RAWORTH (2013), qui intègre une vision autre, c'est-à-dire non occidentale, à la fois du bien-être et du respect de la nature, pourrait permettre de dépasser cette limite. En particulier, le *sumak kawsay* ou *buen vivir* des cultures amérindiennes d'Amérique du Sud propose un concept universalisable, tout en se déclinant localement en fonction des cultures, et qui combine respect de la nature et satisfaction de vivre (VILLALBA, 2013). Ce type de concept offre ainsi une piste encourageante pour sortir de l'approche centrée sur l'Occident. Pour autant, les pays pour lesquels les seuils socio-environnementaux actuellement définis font sens, notamment les pays occidentaux, peuvent d'ores et déjà se reposer sur les indices existants pour envisager leurs trajectoires futures dans le respect des limites planétaires.

Ces limites et perspectives étant précisées, puisqu'il a été maintes fois question de liens et d'interactions dans ce travail, il est temps de donner à voir plus spécifiquement les passerelles qui relient les résultats des trois parties qui le composent.

Incorporer le temps et la complexité

Un premier fil conducteur qui revient régulièrement dans chacune des parties est la *prise en compte du temps et de la complexité ainsi rajoutée aux dynamiques et aux processus étudiés*. Ce lien vient ainsi apporter un éclairage sur le premier point d'ombre mentionné dans l'introduction, à savoir l'importance de la non-linéarité et de l'approche temporelle pour suivre le déclin de la biodiversité et l'impact des pressions qui l'engendre.

La non-linéarité n'a pas fait son apparition à chaque fois que j'ai traité des tendances que ce soit des pressions ou d'autres indicateurs, principalement à cause des limites des données et des questions auxquelles je voulais répondre. Cependant, elle a permis de mettre en lumière tout un pan de la complexité des variations temporelles des espèces prises individuellement, comme d'assemblages plus larges. Elle a ainsi donné à voir concrètement, en termes d'individus, le remplacement des espèces spécialistes par des généralistes dans l'avifaune européenne, ainsi qu'ouvert de nouvelles perspectives pour permettre d'expliquer l'accélération ou la décélération de certaines populations d'oiseaux communs en France et en Europe.

Le fait que cette non-linéarité soit largement répandue dans les dynamiques de populations animales (CLARK et LUIS, 2020) et surtout le fait que des changements de régime puissent intervenir de plus en plus régulièrement à mesure que l'influence des pressions humaines s'accroît (ROCHA et collab., 2015), rend indispensable d'incorporer la non-linéarité dans les analyses de suivi de la biodiversité. Je pense particulièrement aux listes rouges dressées par l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN, 2020) où les changements de catégories de vulnérabilité gagneraient à être accompagnés d'un *temps de résidence* dans chaque catégorie, permettant ainsi d'estimer l'accélération ou la décélération des déclin.

D'autre part, la prise en compte de la temporalité a permis de renforcer les résultats trouvés dans l'espace dans chacune des parties de cette thèse. Avec l'essor de l'écologie temporelle, on peut penser que des analyses de ce type, couplant espace et temps, prendront de plus en plus d'ampleur. Mais cela soulève d'autres défis. Par exemple, l'écart risque de grandir au niveau des études consacrées aux zones qui souffrent déjà d'un manque de couverture spatiale (en particulier dans l'hémisphère sud, ce qui est visible notamment dans les grandes plateformes agrégeant les bases de données comme Biotime (DORNELAS et collab., 2018)) par rapport aux zones mieux couvertes. D'autre part, sur le plan méthodologique, la prise en compte d'une valeur de référence est indispensable pour renseigner sur la signification réelle d'une tendance temporelle. En effet, une même pente de déclin ou d'augmentation, que ce soit pour les espèces ou les pressions, n'a pas le même sens que l'on parte d'un niveau initial faible ou élevé. C'est pourquoi j'ai le plus souvent utilisé des tendances relatives ou analysées en tenant compte des valeurs initiales des pressions. Le choix de cette référence est important et tant que la dégradation se poursuit, il ne faudra pas oublier que les références récentes ne constituent pas le niveau initial des populations et des pressions (PAPWORTH et collab., 2009).

Devenir des espèces communes et des interactions dans un monde perturbé

Tissons ensuite un second lien, cette fois-ci entre les résultats des deux premières parties afin de découvrir un pan de la deuxième zone d'ombre que nous avons traitée : les modifications qui affectent les relations entre espèces au sein des communautés. Cela revient à esquisser une réponse à la question du *devenir des oiseaux communs et de leurs interrelations dans un monde perturbé*.

La première remarque que l'on peut faire est que la période considérée est relativement courte, à l'échelle de temps humaine comme pour les espèces étudiées. Les deux dernières décennies correspondent à une vingtaine de générations chez les Passériformes, mais tout au plus à cinq ou six chez les Accipitriformes comme la Buse variable (*Buteo buteo*) voire quatre chez les Charadriiformes comme le Goéland argenté (*Larus argentatus*) (STORCHOVÁ et HOŘÁK, 2018). De surcroît, certains individus, même chez les passereaux, peuvent avoir connu l'ensemble de la période, en particulier chez les corvidés, mais aussi chez des espèces d'autres familles comme le Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) ou le Moineau domestique (*Passer domesticus*). Or, sur cette même période, des changements majeurs dans la composition des communautés ont eu lieu et l'avifaune commune européenne a perdu en moyenne plusieurs millions d'individus chaque année.

Tous les facteurs et pressions anthropiques n'ont pas le même impact tant sur les espèces que sur leurs associations et donc par extension, pas le même effet sur les communautés. De manière générale, l'intensification de l'agriculture est la pression qui est ressortie comme ayant une influence sur les dynamiques de la biodiversité dans toutes les analyses où elle était prise en compte, à savoir dans les chapitres deux et quatre. Son impact négatif sur la majorité des espèces et pas seulement celles des milieux agricoles s'est traduit par une diminution du nombre et de la densité des associations ainsi que par un déclin des spécialistes dans les communautés impactées.

Si l'urbanisation, et plus largement l'artificialisation des terres a eu un impact en majorité négatif sur la dynamique des espèces, son influence sur la composition des communautés reste moins univoque que celui de l'intensification agricole, en particulier car il semble y avoir plusieurs dynamiques sous-jacentes en fonction du type d'urbanisation qui impose un filtre environnemental changeant pouvant sélectionner spécialistes comme généralistes.

Autre facteur anthropique lié à l'affectation des terres, la dynamique du couvert forestier gouvernée à la fois par la déprise agricole et la gestion des forêts et des plantations a eu une influence principalement positive pour une majorité d'espèces et pour la connectance ainsi que la proportion de spécialistes. Cependant l'augmentation du couvert forestier semble avoir limité les dégâts liés aux pressions anthropiques plutôt qu'assuré l'essor des espèces forestières puisque ces dernières ont continué à décliner alors que le couvert forestier progressait. Une analyse plus détaillée

des dynamiques et des modalités (plantation *vs.* régénération) qui sous-tendent cette progression permettra probablement de mieux cerner les causes de son décalage avec la réponse des espèces.

Enfin le changement climatique, au travers de l'augmentation des températures a influencé négativement une partie des espèces, inféodées aux milieux froids alors que les espèces des milieux chauds ont profité de l'extension de leur niche pour s'imposer rapidement et de plus en plus dans les communautés (GAÜZÈRE et collab., 2015). Cependant l'impact de ces changements de température et de précipitation n'a pas encore eu de conséquence nette sur la densité des associations entre espèces.

Dans ce contexte, si les pressions humaines continuent de s'accroître (comme pour le changement climatique) ou se stabilisent aux niveaux élevés déjà atteints en Europe, les tendances observées chez les principaux ensembles d'espèces, notamment le déclin des spécialistes des milieux agricoles ou froids, sont amenées à se poursuivre. Et ce, ne serait-ce que pour absorber la dette climatique et la dette d'extinction qui se sont formées entre l'augmentation rapide des pressions et la réponse décalée des espèces (DEVICTOR et collab., 2012; JACKSON et SAX, 2010). Dans les communautés dont la composition est ainsi remodelée, les espèces seront amenées à moins interagir, non seulement parce qu'elles seront en présence d'espèces qui leur sont moins proches, moins familières, mais aussi parce que la probabilité d'interaction est fonction du nombre d'individus en présence qui tend à diminuer avec le déclin général de l'avifaune.

Un point sur la baisse de connectance

Avant de continuer vers la discussion des déterminants socio-économiques du déclin de la biodiversité, je voudrais faire un point d'étape dans cette discussion pour revenir sur un aspect plus spécifique mais qui structure une grande part de la deuxième partie, le *déclin de la connectance* dans les réseaux d'associations chez les oiseaux communs en France.

Nous sommes revenus régulièrement sur l'écart, dont une partie reste irréductible, entre les associations qui ont été mesurées et les interactions qui existent réellement entre les espèces. Mais alors, en quoi est-ce important, en quoi est-ce grave que les associations entre espèces diminuent en densité et en nombre ? En effet, on l'a vu dès l'introduction, le fait de ne pas passer par des interactions d'un même type et bien définies pour reconstruire les réseaux d'espèces à l'intérieur des communautés complique les prédictions qui auraient pu être faites en se fondant sur la littérature de plus en plus riche qui couvre la dynamique des réseaux écologiques (BORRETT et collab., 2014; CARADONNA et collab., 2020). On avait donc peu d'attendus théoriques pour interpréter cette chute de la connectance qui, *in fine*, doit être considérée non pas uniquement en elle-même mais à l'aune des modifications qui affectent en parallèle les espèces (HELENO et collab., 2012).

Deux points peuvent toutefois retenir l'attention. D'une part, si l'on regarde du point de vue de la complémentarité de niche, alors il est probable que la baisse de la connectance soit le symptôme d'une diminution de cette complémentarité puisque les communautés deviennent composées d'espèces de plus en plus ignorantes les unes des autres, sans recouvrement de niche et donc laissant possiblement un *espace* vide entre leur niche et n'ayant ainsi plus d'informations sociales à partager ou de ressources à se disputer. Or la complémentarité de niche est classiquement associée au maintien de la biodiversité et au bon fonctionnement des écosystèmes (LOREAU et DE MAZANCOURT, 2013). D'autre part, quelles que soient les conséquences de la baisse de la connectance, ce travail a souligné la possibilité, quoiqu'à parfaire, de ne plus considérer les espèces comme des unités isolées même lorsque l'on utilise des données de suivi à large échelle. Par conséquent, étudier la dynamique des espèces isolément, donc sans prendre en compte les interrelations qui les unissent, devient une hypothèse forte, et ce, d'autant plus si l'on considère non plus seulement la possibilité de mesure, mais l'*ampleur* des modifications qui affectent les interrelations entre espèces.

Rendre compte de la diversité du vivant dans les approches socio-économiques

Une dernière passerelle qui traverse mon travail a trait au fait que le *déclin de la biodiversité et, plus généralement, la diversité du vivant elle-même restent largement ignorée dans les approches socio-économiques*. Cette passerelle permet de prendre un peu de recul pour mieux apprécier la troisième zone d'ombre qui fut introduite, à savoir le rapport entre le déclin de la biodiversité et ses déterminants socio-économiques.

La nécessité d'incorporer la diversité du vivant pour évaluer l'impact des modèles socio-économiques fait écho à un besoin croissant d'interdisciplinarité pour rendre compte du déclin de la biodiversité. En effet, la caractérisation de l'état de la biodiversité aux côtés d'autres limites ou indicateurs socio-économiques demeure complexe, et le débat autour d'une limite planétaire caractérisant le niveau mondial de dégradation de la biodiversité l'illustre bien (MONTROYA et collab., 2018; ROCKSTRÖM et collab., 2018). Il en a résulté un choix pragmatique qui fut de considérer l'appropriation humaine de la productivité primaire des écosystèmes (eHANPP, RUNNING (2012)) comme une estimation de l'impact des activités humaines sur la biosphère, se rapprochant ainsi de la limite au déclin de la biodiversité initialement proposée. Par conséquent toute analyse plus précise étudiant le déclin de la biodiversité au regard, par exemple, du développement économique, requiert une approche transdisciplinaire si l'on veut éviter d'avoir à raisonner uniquement dans des termes économiques de capital naturel qui gomme toute la profondeur et la com-

plexité de la notion de nature (MARIS, 2015; SPASH, 2008) ou à l'inverse d'avoir à n'étudier que les symptômes de déclin de la biodiversité sans jamais s'autoriser de traiter, ne serait-ce que de manière descriptive, ses déterminants socio-économiques.

À l'échelon local ou régional, des indicateurs de biodiversité sont plus facilement disponibles tout en faisant aussi plus directement sens puisque retournant souvent à des données de suivi d'espèces, et donc à une incarnation du déclin. Pour autant, leur prise en considération dans les politiques visant à stopper et renverser le déclin de la biodiversité reste à améliorer, et ce, d'autant que la biodiversité commune, dont les indicateurs sont souvent issus comme dans le dernier chapitre, n'est pas toujours considérée. Notamment pour ce qui est de la compensation, ce sont les espèces protégées et non la biodiversité commune qui servent d'étalon. Or, au-delà des empreintes écologiques, matérielles ou des émissions de CO₂ qui font le plus souvent office d'indicateurs environnementaux dans les analyses socio-économiques, donner à voir l'impact environnemental non pas en termes d'intensification du PIB ou de découplage relatif mais en termes d'individus (d'oiseaux ou de tout autre taxon suivi) physiquement détruits ou manquants, ce que permettent de faire les indices basés sur les données de suivi, donne corps à cet impact, et, espérons-le, le fait ressentir plus directement.

« Tout est lié »

Au sortir de l'analyse des trois parties de mon travail, on peut donc revenir au titre cette thèse : « Tout est lié ». L'auteur initial de cette phrase, Alexander von Humboldt, fait cette remarque dans son *magnum opus*, *Cosmos* (HUMBOLDT, 1845), où il voulait « décrire le monde physique tout entier » (WULF, 2015). La prise de conscience de cette interconnexion servira bien entendu aux naturalistes et aux écologues depuis Darwin et son rivage où s'enchevêtrent plantes, oiseaux et insectes (DARWIN, 1859). Cette notion d'interaction est donc présente au cœur des entités écologiques que sont les communautés (comme nous l'avons vu dans la deuxième partie) et les écosystèmes, si bien que l'on peut dire avec Barry Commoner (COMMONER, 1971) que « la première loi de l'écologie (c'est que) tout est connecté à tout le reste ». Cependant, puisque Humboldt fait cette remarque dans son *Cosmos*, elle a une portée plus large que de décrire les seuls phénomènes écologiques. En effet, comme il le fait remarquer dès les années 1820 suite à ses observations en Amérique Latine, les dégradations environnementales sont étroitement liées aux activités humaines et au modèle de développement d'alors, issu de la colonisation (HUMBOLDT et BONPLAND, 1825). Ainsi donc les liens entre les trois parties de cette thèse participent à illustrer les interrelations entre espèces, mais aussi entre espèces et pressions humaines et plus largement entre déclin de la biodiversité et modèles socio-économiques.

Or, en considérant ces différents liens tissés entre chacune des parties de cette thèse, deux grands questionnements me semblent émerger tout en étant indiciblement associés. D'une part, en prenant un peu de recul sur le contexte dans lequel doit s'appliquer la biologie de la conservation actuellement, on peut se poser la question des perspectives qui existent pour la protection de la nature dans le monde abîmé (TSING et collab., 2017) et contraint par des impératifs politico-économiques surplombants. D'autre part, une seconde interrogation qui fait directement suite à la première, est d'entrevoir comment et dans quel cadre pourrait s'épanouir la conservation afin de renverser le déclin de la biodiversité. Ces deux questionnements me semblent essentiels mais l'on ne peut être que saisi devant l'abîme des perspectives qu'ils ouvrent et l'étendue des réponses à leur apporter. C'est pourquoi je propose de prendre une plume plus subjective pour aborder ces deux derniers points.

Quelles perspectives pour la protection de la Nature dans le modèle actuel ?

L'accroissement continu des pressions humaines sur la biodiversité n'est pas une fatalité. En effet, si le changement climatique qui a déjà eu lieu ne pourra être atténué que sur des échelles de temps longues, l'intensité du changement climatique à venir (MACDOUGALL et collab., 2020), tout comme la modification des pratiques agricoles et le taux ainsi que les types d'urbanisation dépendent directement de choix socio-politiques qui influenceront les modes de développement qui seront suivis dans les années qui viennent.

Dans l'hypothèse où ce modèle ne change pas fondamentalement et où la logique actuelle se poursuit, il faut bien être conscient que la protection de la nature va continuer à se faire à l'intérieur d'un cadre bien précis et contraint que le *nouveau mouvement de conservation* semble accepter par pragmatisme (KAREIVA et FULLER, 2016; MARVIER, 2014) mais que le reste du champ de la conservation remet en cause (DAMIENS et collab., 2017; MILLER et collab., 2014). D'une part, la perpétuation du modèle actuel n'engendre pas, par définition, de changements drastiques (c'est-à-dire, globalement, de réduction) au niveau de la dynamique des pressions anthropiques. C'est donc une biodiversité soumise à des pressions accrues que continuera à dépendre et que devra chercher à préserver la biologie de la conservation, tentant ainsi de repriser les lambeaux toujours plus tirillés du tissu du vivant. D'autre part, tant que la hiérarchie des valeurs continuera de placer le développement économique au dessus de tout, en particulier d'une valeur intrinsèque de la nature (CAMPAGNA et collab., 2017), la biologie de la conservation va devoir continuer à intégrer et risquer, en dépit des oppositions qui se limitent souvent à la sphère académiques, de cautionner la logique de compensation, malgré ses implications éthiques (durabilité faible), les limites de son

efficacité pratique (BIGARD et collab., 2020) et la légitimation qu'elle apporte à la destruction de la biodiversité (SPASH, 2015). Comment peut-on pourtant penser reconstruire les réseaux d'interactions entre espèces? Comment recréer le milieu d'interaction de chaque individu? Comment rendre leurs interactions à des assemblages d'espèces pour que, d'ensembles d'individus isolés, ils redeviennent des communautés interconnectées? Seule une conception démiurgique des possibilités humaines peut prétendre répondre à ces problèmes, mais concrètement ils restent sans réponse, n'empêchant pas pour autant la destruction de se poursuivre.

Un autre aspect auquel fait face la biodiversité dans la logique actuelle est la gestion toujours plus poussée des écosystèmes qui ne sont pas détruits. Or cette gestion pose question quant à son impact sur la biodiversité. L'exemple du couvert forestier est flagrant. Son augmentation limite le déclin des espèces des milieux forestiers et participe au maintien de communautés diversifiées et connectées. Mais le déclin de ces espèces n'en continue pas moins, alors que la part de forêts gérées s'accroît et que le reste des pressions s'intensifient. Si l'on prend encore un peu plus de recul, même les objectifs visant à protéger 30% des terres, tout en ne remettant pas en cause le modèle socio-économique actuel, posent question. Outre leurs effets bénéfiques évidents sur les habitats et les espèces qui tomberont dans les zones concernées (CAZALIS et collab., 2020), effets qui dépendent tout de même du niveau de protection réellement appliqué, cela stoppera-t-il pour autant le déclin des spécialistes des milieux agricoles et plus largement les modifications que subissent les communautés dans les 70% d'espaces dépourvus de protection? En outre, à qui seront prises ces terres? Et si, localement, le déclin de la biodiversité peut être freiné, en sera-t-il de même dans tous les pays que traversent les chaînes de production qui sont intrinsèquement liées à la mondialisation du capitalisme (BAIR, 2005) et à l'expansion des modèles socio-économiques qui l'accompagnent (HABERL et collab., 2011)?

Se pose donc une question essentielle : alors que la biologie de la conservation a fourni un corpus théorique et des plans d'actions opérationnels pour lutter contre et inverser le déclin de la biodiversité (GODET et DEVICTOR, 2018), *cette dernière tâche est-elle seulement possible sans des changements transformateurs au niveau des modes de production et de consommations, c'est-à-dire au niveau du modèle même de société (IPBES, 2019)?*

Renverser le déclin de la biodiversité, une perspective autant politique que scientifique

Quelle que soit la volonté de protection de la biodiversité, elle restera peu efficace, en effet, si les pressions qui sont directement liées à son déclin ne sont pas diminuées. Or, un modèle fondé sur une croissance économique continue entraîne automatiquement une intensification de ces

pressions (CZECH, 2008) en l'absence de découplage absolu (PARRIQUE et collab., 2019), ce qui rend caduque la voie de sortie proposée par le développement durable (BRAND, 2012).

En ce sens, la protection de la nature et le renversement du déclin de la biodiversité supposent de changer fondamentalement le paradigme qui sous-tend le modèle socio-économique actuel, notamment dans les sociétés occidentales. Ce modèle, ou plutôt cette diversité de modèles est centrée autour d'un capitalisme qu'il soit néolibéral comme en Europe (HERMANN, 2007), donc guidé principalement par le marché suppléé par l'État, ou néomercantiliste comme en Chine ou aux États-Unis (BELESKY et LAWRENCE, 2019; HETTNE, 1993), donc avec une prépondérance plus importante de l'État. Ils reposent, par conséquent, intrinsèquement sur une recherche d'une accumulation toujours plus grande de capital productif qui, en vertu des lois thermodynamiques (GEORGESCU-ROEGEN, 1971) ne peut se faire que par une extraction toujours plus élevée de ressources naturelles et, en sortie de cycle, par une pollution toujours grandissante. Ce sont donc des choix politiques au sens de choix sociaux, économiques et plus largement de choix de société qui sont à même de stopper le déclin de la biodiversité et de rendre cohérents les plans d'action de la biologie de la conservation (MARTIN et collab., 2016). À partir des nombreux territoires en lutte (SCHEIDEL et collab., 2020) ou qui ont déjà effectué leur transition (SEMAL et SZUBA, 2010) et qui mettent d'ores et déjà en pratique ces autres rapports au monde, on peut entrevoir les contrastes entre l'impact du développement actuel et les effets que peuvent avoir la mise en place d'autres paradigmes.

Notons au passage que si changement de modèle il y a, outre la réduction des flux de matière et d'énergie utilisés par les sociétés qui peut bénéficier globalement aux écosystèmes, certaines politiques, comme la relocalisation des productions, sont susceptibles d'avoir aussi des impacts localement délétères sur la biodiversité. C'est donc un nouveau champ qui s'ouvre pour la biologie de la conservation que d'anticiper les effets que pourrait avoir un changement de modèle sur la biodiversité, afin de les prévenir.

Mais, en quoi consisterait ce changement exactement ? Impossible de répondre sans proposer une solution simpliste et qui ne peut être que co-construite. Cependant, il est clair que les résultats de ce travail, aux côtés de nombreux autres, ne doivent pas rester une incantation vague à préserver la complexité et la diversité des communautés et des écosystèmes via la réduction des flux de production, donc de matière, d'énergie et de pollution. Puisque une telle décroissance va de pair avec la justice environnementale (AKBULUT et collab., 2019; MARTÍNEZ-ALIER, 2012), ces études doivent permettre de lancer un grand chantier socio-politique (GEMENNE et RANKOVIC, 2019) où tout reste à construire (TREYER, 2015), car, en Occident en particulier, chacune des formes des institutions, de l'administration des villes à la gestion des communs, chaque pan du fonctionnement de la société, du travail salarié au système de soin, chaque type de production, des récoltes aux

services à la personne, est façonné par le système productiviste dans lequel nous vivons, assis sur une extraction et une incorporation excessive d'énergies fossiles et de terres à exploiter.

Dans cette optique, il faut donc garder à l'esprit que la biologie de la conservation, depuis son origine est une discipline qui « *aborde les dynamiques et les problèmes des espèces, communautés et écosystèmes perturbés* » pour reprendre la définition de SOULÉ (1985). C'est, par conséquent, une discipline qui, intrinsèquement, répond à une crise, celle de la biodiversité. Or, peut-être est-il temps de relever le regard pour embrasser plus largement cette discipline, temps de ne pas accepter cette crise comme un fait, comme un cadre, mais temps, plutôt, d'agir directement sur la racine dont cette crise n'est que l'un des symptômes, l'une des branches apparentes. Cela passe à la fois par la lutte pied à pied *contre* plus de destruction de la nature, par la dénonciation des causes profondes du déclin du vivant, mais aussi par une lutte *pour* inventer d'autres systèmes et d'autres rapports au monde en faisant émerger ces choix de société et leurs impacts environnementaux, en particulier sur la place publique. Ces deux types de luttes sont indispensables si nous voulons conserver un large éventail de futurs possibles, *ut credulus posterus denuo sit*, afin que nous puissions de nouveau croire en demain.

Références

- AKBULUT, B., F. DEMARIA, J.-F. GERBER et J. MARTÍNEZ-ALIER. 2019, «Who promotes sustainability? Five theses on the relationships between the degrowth and the environmental justice movements», *Ecological Economics*, vol. 165, p. 106-118. [241](#)
- BAIR, J. 2005, «Global capitalism and commodity chains : Looking back, going forward», *Competition & Change*, vol. 9, n° 2, p. 153-180. [240](#)
- BELESKY, P. et G. LAWRENCE. 2019, «Chinese state capitalism and neomercantilism in the contemporary food regime : Contradictions, continuity and change», *The Journal of Peasant Studies*, vol. 46, n° 6, p. 1119-1141. [241](#)
- BIGARD, C., B. REGNERY, S. PIOCH et J. D. THOMPSON. 2020, «De la théorie à la pratique de la séquence Éviter-Réduire-Compenser (ERC) : éviter ou légitimer la perte de biodiversité?», *Développement durable et territoires. Économie, géographie, politique, droit, sociologie*, n° Vol. 11, n°2, doi :10.4000/developpementdurable.17488, ISSN 1772-9971. [240](#)
- BORRETT, S. R., J. MOODY et A. EDELMANN. 2014, «The rise of network ecology : Maps of the topic diversity and scientific collaboration», *Ecological Modelling*, vol. 293, p. 111-127. [236](#)
- BRAND, U. 2012, «Green economy—the next oxymoron? No lessons learned from failures of implementing sustainable development», *GAIA-Ecological Perspectives for Science and Society*, vol. 21, n° 1, p. 28-32. [241](#)
- BRAND, U., B. MURACA, É. PINEAULT, M. SAHAKIAN, A. SCHAFFARTZIK, A. NOVY, C. STREISSLER, H. HABERL, V. ASARA et K. DIETZ. 2021, «From planetary to societal boundaries : An argument for collectively defined self-limitation», *Sustainability : Science, Practice and Policy*, vol. 17, n° 1, p. 265-292. [233](#)
- CAMPAGNA, C., D. GUEVARA et B. LE BOEUF. 2017, «Sustainable development as deus ex machina», *Biological Conservation*, vol. 209, p. 54-61. [239](#)
- CARADONNA, P. J., L. A. BURKLE, B. SCHWARZ, J. RESASCO, T. M. KNIGHT, G. BENADI, N. BLÜTHGEN, C. F. DORMANN, Q. FANG et J. FRÜND. 2020, «Seeing through the static : The temporal dimension of plant-animal mutualistic interactions», *Ecology Letters*. [236](#)
- CAZALIS, V., K. PRINCÉ, J.-B. MIHOUB, J. KELLY, S. H. BUTCHART et A. S. RODRIGUES. 2020, «Effectiveness of protected areas in conserving tropical forest birds», *Nature communications*, vol. 11, n° 1, p. 1-8. [240](#)
- CLARK, T. J. et A. D. LUIS. 2020, «Nonlinear population dynamics are ubiquitous in animals», *Nature Ecology & Evolution*, vol. 4, n° 1, p. 75-81. [234](#)
- COMMONER, B. 1971, «The Closing Circle : Nature», , p. 11-44. [238](#)

- CZECH, B. 2008, «Prospects for reconciling the conflict between economic growth and biodiversity conservation with technological progress», *Conservation Biology*, vol. 22, n° 6, p. 1389–1398. [241](#)
- DAMIENS, F. L., L. MUMAW, A. BACKSTROM, S. A. BEKESY, B. COFFEY, R. FAULKNER, G. E. GARRARD, M. J. HARDY, A. M. KUSMANOFF et L. MATA. 2017, «Why politics and context matter in conservation policy», *Global Policy*, vol. 8, n° 2, p. 253–256. [239](#)
- DARWIN, C. 1859, «On the Origin of Species by Means of Natural Selection (J. Murray, London)», . [238](#)
- DEVICTOR, V., C. VAN SWAAY, T. BRERETON, L. BROTONS, D. CHAMBERLAIN, J. HELIÖLÄ, S. HERRANDO, R. JULLIARD, M. KUUSSAARI et \. LINDSTRÖM. 2012, «Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale», *Nature climate change*, vol. 2, n° 2, p. 121. [236](#)
- DORNELAS, M., L. H. ANTAO, F. MOYES, A. E. BATES, A. E. MAGURRAN, D. ADAM, A. A. AKHMETZHANOVA, W. APPELTANS, J. M. ARCOS et H. ARNOLD. 2018, «BioTIME : A database of biodiversity time series for the Anthropocene», *Global Ecology and Biogeography*, vol. 27, n° 7, p. 760–786. [234](#)
- GAÜZÈRE, P., F. JIGUET et V. DEVICTOR. 2015, «Rapid adjustment of bird community compositions to local climatic variations and its functional consequences», *Global Change Biology*, vol. 21, n° 9, p. 3367–3378. [236](#)
- GEMENNE, F. et A. RANKOVIC. 2019, *Atlas de l'anthropocène*, Presses de Sciences Po. [241](#)
- GEORGESCU-ROEGEN, N. 1971, *The Entropy Law and the Economic Process*, Harvard university press. [241](#)
- GODET, L. et V. DEVICTOR. 2018, «What conservation does», *Trends in ecology & evolution*, vol. 33, n° 10, p. 720–730. [240](#)
- HABERL, H., M. FISCHER-KOWALSKI, F. KRAUSMANN, J. MARTINEZ-ALIER et V. WINIWARTER. 2011, «A socio-metabolic transition towards sustainability? Challenges for another Great Transformation», *Sustainable development*, vol. 19, n° 1, p. 1–14. [240](#)
- HELENO, R., M. DEVOTO et M. POCOCCO. 2012, «Connectance of species interaction networks and conservation value : Is it any good to be well connected?», *Ecological Indicators*, vol. 14, n° 1, doi :10.1016/j.ecolind.2011.06.032, p. 7–10, ISSN 1470-160X. [236](#)
- HERMANN, C. 2007, «Neoliberalism in the European Union», *Studies in Political Economy*, vol. 79, n° 1, p. 61–90. [241](#)
- HETTNE, B. 1993, «Neo-mercantilism : The pursuit of regionness», *Cooperation and Conflict*, vol. 28, n° 3, p. 211–232. [241](#)
- HUMBOLDT, A., VON. 1845, *Cosmos Essai d'une Description Physique Du Monde*. [238](#)
- HUMBOLDT, A., VON et A. BONPLAND. 1825, *Voyage Aux Régions Équinoxiales Du Nouveau Continent, Fait, En 1799, 1800, 1801, 1802, 1803, et 1804, Par Al. De Humboldt et A. Bonpland. Voir p.174 Du Tome Cinquième Disponible à https://archive.org/details/bub_gb_2uDoGPcFarAC/page/n183/mode/2up et p.38 Du Tome Douzième Disponible à https://archive.org/details/bub_gb_qy3qyjCYC3UC/page/n45/mode/2up*, vol. 3, chez F. Schoell. [238](#)
- IPBES. 2019, «Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services», cahier de recherche, E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, & H. T. Ngo (Eds.). IPBES Secretariat : Bonn, Germany. [240](#)
- JACKSON, S. T. et D. F. SAX. 2010, «Balancing biodiversity in a changing environment : Extinction debt, immigration credit and species turnover», *Trends in ecology & evolution*, vol. 25, n° 3, p. 153–160. [236](#)
- JOSEFSSON, J., M. HIRON, D. ARLT, A. G. AUFFRET, \. BERG, M. CHEVALIER, A. GLIMSKÄR, G. HARTMAN, I. KAČERGYTĖ et J. KLEIN. 2020, «Improving scientific rigour in conservation evaluations and a plea deal for transparency on potential biases», *Conservation Letters*, vol. 13, n° 5, p. e12726. [232](#)
- KAREIVA, P. et E. FULLER. 2016, «Beyond resilience : How to better prepare for the profound disruption of the Anthropocene», *Global Policy*, vol. 7, p. 107–118. [239](#)
- LEOPOLD, A. 1949, «A sand county almanac and sketches here and there», . [232](#)
- LOREAU, M. et C. DE MAZANCOURT. 2013, «Biodiversity and ecosystem stability : A synthesis of underlying mechanisms», *Ecology letters*, vol. 16, p. 106–115. [237](#)
- MACDOUGALL, A. H., T. L. FRÖLICHER, C. D. JONES, J. ROGELJ, H. D. MATTHEWS, K. ZICKFELD, V. K. ARORA, N. J. BARRETT, V. BROVKIN et F. A. BURGER. 2020, «Is there warming in the pipeline? A multi-model analysis of the Zero Emissions Commitment from CO 2», *Biogeosciences*, vol. 17, n° 11, p. 2987–3016. [239](#)
- MARIS, V. 2015, «Le capital naturel, une image réduite des valeurs de la nature et des politiques environnementales», *La Revue du CGDD*, p. 33. [238](#)
- MARTIN, J.-L., V. MARIS et D. S. SIMBERLOFF. 2016, «The need to respect nature and its limits challenges society and conservation science», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 113, n° 22, p. 6105–6112. [241](#)

- MARTÍNEZ-ALIER, J. 2012, «Environmental justice and economic degrowth : An alliance between two movements», *Capitalism Nature Socialism*, vol. 23, n° 1, p. 51–73. [241](#)
- MARVIER, M. 2014, «New conservation is true conservation», *Conservation Biology*, vol. 28, n° 1, p. 1–3. [239](#)
- MILLER, B., M. E. SOULÉ et J. TERBORGH. 2014, «New conservation or surrender to development», *Animal Conservation*, vol. 17, n° 6, p. 509–515. [239](#)
- MONTOYA, J. M., I. DONOHUE et S. L. PIMM. 2018, «Planetary boundaries for biodiversity : Implausible science, pernicious policies», *Trends in ecology & evolution*, vol. 33, n° 2, p. 71–73. [237](#)
- PAPWORTH, S. K., J. RIST, L. COAD et E. J. MILNER-GULLAND. 2009, «Evidence for shifting baseline syndrome in conservation», *Conservation letters*, vol. 2, n° 2, p. 93–100. [234](#)
- PARRIQUE, T., J. BARTH, F. BRIENS, C. KERSCHNER, A. KRAUS-POLK, A. KUOKKANEN et J. H. SPANGENBERG. 2019, «Decoupling debunked», *Evidence and arguments against green growth as a sole strategy for sustainability. A study edited by the European Environment Bureau EEB*. [241](#)
- PILOSOE, S., M. A. PORTER, M. PASCUAL et S. KÉFI. 2017, «The multilayer nature of ecological networks», *Nature Ecology & Evolution*, vol. 1, n° 4, p. 0101. [232](#)
- RAWORTH, K. 2013, «Defining a safe and just space for humanity», dans *State of the World 2013*, Springer, p. 28–38. [233](#)
- ROCHA, J. C., G. D. PETERSON et R. BIGGS. 2015, «Regime shifts in the Anthropocene : Drivers, risks, and resilience», *PloS one*, vol. 10, n° 8, p. e0134639. [234](#)
- ROCKSTRÖM, J., K. RICHARDSON, W. STEFFEN et G. MACE. 2018, «Planetary Boundaries : Separating Fact from Fiction. A Response to Montoya et al.», *Trends in ecology & evolution*, vol. 33, n° 4, p. 233–234. [237](#)
- ROCKSTRÖM, J., W. STEFFEN, K. NOONE, \. PERSSON, F. S. CHAPIN III, E. LAMBIN, T. M. LENTON, M. SCHEFFER, C. FOLKE et H. J. SCHELLNHUBER. 2009, «Planetary boundaries : Exploring the safe operating space for humanity», *Ecology and society*, vol. 14, n° 2. [233](#)
- RUNNING, S. W. 2012, «A measurable planetary boundary for the biosphere», *science*, vol. 337, n° 6101, p. 1458–1459. [237](#)
- SCHUIDEL, A., D. DEL BENE, J. LIU, G. NAVAS, S. MINGORRÍA, F. DEMARIA, S. AVILA, B. ROY, I. ERTÖR, L. TEMPER et J. MARTÍNEZ-ALIER. 2020, «Environmental conflicts and defenders : A global overview», *Global Environmental Change*, vol. 63, doi :10.1016/j.gloenvcha.2020.102104, p. 102 104, ISSN 0959-3780. [241](#)
- SEMAL, L. et M. SZUBA. 2010, «Villes en transition : Imaginer des relocalisations en urgence», *Mouvements*, , n° 3, p. 130–136. [241](#)
- SOULÉ, M. E. 1985, «What is conservation biology?», *BioScience*, vol. 35, n° 11, p. 727–734. [242](#)
- SPASH, C. L. 2008, «How much is that ecosystem in the window? The one with the bio-diverse trail», *Environmental Values*, vol. 17, n° 2, p. 259–284. [238](#)
- SPASH, C. L. 2015, «Bulldozing biodiversity : The economics of offsets and trading-in Nature», *Biological conservation*, vol. 192, p. 541–551. [240](#)
- STORCHOVÁ, L. et D. HOŘÁK. 2018, «Life-history characteristics of European birds», *Global Ecology and Biogeography*, vol. 27, n° 4, p. 400–406. [235](#)
- TREYER, S. 2015, «Après 2015 : Tout reste à construire, enfin!», *Natures Sciences Sociétés*, vol. 23, n° 4, p. 329–330. [241](#)
- TSING, A. L., N. BUBANDT, E. GAN et H. A. SWANSON. 2017, *Arts of Living on a Damaged Planet : Ghosts and Monsters of the Anthropocene*, U of Minnesota Press. [239](#)
- UICN. 2020, «Union Internationale pour la Conservation de la Nature. Comité français & MNHN. La Liste rouge des espèces menacées en France.», . [234](#)
- VILLALBA, U. 2013, «Buen Vivir vs Development : A paradigm shift in the Andes?», *Third World Quarterly*, vol. 34, n° 8, p. 1427–1442. [233](#)
- WULF, A. 2015, *The Invention of Nature : Alexander von Humboldt's New World*, Knopf. [238](#)

Annexes

Table des matières des annexes

Table des matières des annexes	III
Liste des figures des annexes	V
Liste des tableaux annexes	XIII
Fiches méthodes	XV
Annexe 1	XIX
Annexe 2	XXV
Annexe 3	XLIX
Annexe 4	LXXXI
Annexe 5	LXXXV
Annexe 6	XCIX
A method for classifying and comparing non-linear trajectories of ecological variables	CXI
Appendix	CXXIII
Revealing the human induced drivers of European common bird declines	CXXVII
Appendix	CXXXIX
Biotic homogenisation in bird communities leads to large-scale changes in species associations	CLV
Appendix	CLXVII

Species associations in common bird communities are declining	CLXXVII
Appendix	CLXXXVII
Anthropogenic drivers reshape network structure and composition of bird communities	CCI
Appendix	CCXI
Combining social and biophysical indicators reveals limits to growth	CCXIII
Appendix	CCXXIII
Can sustainable development halt the biodiversity decline in France ?	CCXXXIII
Appendix	CCXLV

Liste des figures des annexes

S1	Traiter l'autocorrélation temporelle	XVII
S2	Interpolation	XVIII
S1	Obtention d'informations qualitatives sur l'accélération à partir d'un polynôme du second ordre	XIX
S1	Densité et corrélations entre les facteurs anthropiques	XXV
S2	Corrélations entre le couvert agricole à haut niveau d'intrant, les ventes de pesticides et la consommation d'engrais	XXVI
S3	Densité et corrélations entre les traits des espèces	XXVII
S4	Indice multi-espèces, abondance et biomasse des 115 espèces entre 1980 et 2016	XXXIII
S5	Abondance des espèces d'oiseaux généralistes entre 1980 et 2016	XXXV
S6	Impact de la période choisie sur le nombre de pays disponibles et la tendance des espèces	XXXVII
S7	Détail des trajectoires des espèces en fonction de la période	XXXVIII
S8	Influence du retrait d'un pays sur la détection de l'influence des facteurs anthropiques sur les espèces	XXXIX
S9	Impact des facteurs anthropiques sur chaque espèce	XLI
S10	Longueur des séries temporelles des jeux de données espèce-facteur anthropique pour chaque facteur anthropique	XLIII
S11	Changement de température et taux de changement en Europe	XLV
S12	Trajectoires par pays des espèces	XLVI
S13	Effets de chaque facteur anthropique sur la tendance des espèces	XLVII
S14	Syndrome de trait	XLVIII
S15	Influences des facteurs sur la dynamique et les caractéristiques des espèces . . .	XLVIII
S1	Exemple de changements dans un réseau d'associations entre espèces	LI
S2	Nombre de fenêtres spatiales avec au moins 20 sites	LII

S3	Distribution spatiale de trois indices des réseaux d'association et de la β -diversité des communautés d'oiseaux	LII
S4	Coefficient de régression linéaire entre les indices de réseau	LIII
S5	Coefficients de régression linéaire entre les indices de réseau et la β -diversité	LIII
S6	Associations simulées entre espèces simulées	LIV
S7	Relation entre les indices de réseau calculés sur les données simulées et sur les données originales	LV
S8	Relation entre les indices de réseau calculés sur les données permutées et sur les données originales	LVI
S9	Relation entre la β -diversité et l'IGC dans l'espace	LVII
S10	β -diversité dans les trois principaux types d'habitat	LVIII
S11	IGC dans les trois principaux types d'habitat	LVIII
S12	Relation entre la β -diversité et la richesse spécifique	LIX
S13	Diversité fonctionnelle des communautés dans chacun des trois principaux habitats	LXI
S14	Détermination et quantification des associations temporelles entre espèces	LXIII
S15	Détermination et quantification des associations temporelles des espèces	LXIV
S16	Connectance (brute) non corrigée pour la taille des réseaux d'association entre espèces, pour les 4 différentes valeurs de seuil	LXV
S17	TES de connectance à partir de réseaux d'association d'espèces pour les 4 différentes valeurs seuils	LXVI
S18	Distances fonctionnelles et phylogénétiques	LXIX
S19	Chevauchement de niche entre les espèces	LXX
S20	Relation entre les distances de niche	LXXI
S21	Régression par quantile des associations moyennes entre espèces sur les distances de niche	LXXII
S22	Évolution temporelle du nombre de chaque type d'associations d'espèces dans les communautés d'oiseaux	LXXIV
S23	Changement temporel de la richesse spécifique et de la connectance (brute) non corrigée dans les communautés d'oiseaux	LXXV
S24	Distribution des valeurs de connectance pour tous les sites et toutes les années	LXXVI
S25	Résidus partiels des MAGM	LXXVI
S26	Relation entre les associations spatio-temporelles et les tendances temporelles des espèces	LXXVIII
S27	Relation entre les associations spatiales et les tendances des espèces	LXXIX
S28	Relation entre les associations temporelles et les tendances des espèces	LXXIX

S1	Nombre de fenêtres avec au moins 20 sites	LXXXI
S2	Variation de la connectance et de l'IGC	LXXXI
S3	Température moyenne nationale en France	LXXXII
S4	Distribution spatiale des facteurs anthropiques	LXXXII
S5	Nombre d'association par espèce en fonction de l'IGE	LXXXIII
S1	Relations dans l'espace et le temps entre ISE et IDH	LXXXV
S2	Analyse de robustesse	LXXXVI
S3	Relations entre le score social et le score environnemental de l'ISE et les indices externes en 2011	LXXXVI
S4	Distribution spatiale mondiale du score social	LXXXVII
S5	Distribution spatiale mondiale du score biophysique	LXXXVII
S6	Changements de l'ISE entre 2005 et 2015 en lien avec les autres indices	LXXXVIII
S7	Relations entre les indicateurs sociaux et le PIB	XCII
S8	Relations entre les indicateurs biophysiques et le PIB	XCIII
S9	Relations entre les indicateurs sociaux et la densité de population	XCIV
S10	Relations entre les indicateurs biophysiques et la densité de population	XCV
S11	Relations entre les indicateurs sociaux et l'IDD	XCVI
S12	Relations entre les indicateurs biophysiques et l'IDD	XCVII
S1	Contribution des variables économiques et sociales aux deux premiers axes des ACPCIX	XCIX
S2	Distribution des conditions environnementales et des compensations de biodiversitéXCIX	XCIX
S3	Distribution des actions de résistance non standardisée par habitant	C
S4	Distribution des tendances de l'indice de biodiversité, y compris les tendances lo- cales non significatives	C
S5	Relations entre les votes écologistes ou les luttes et les scores sociaux et économiques	CI
S6	Régressions segmentées pour les relations non linéaires	CI
S7	Relations entre les luttes et le score du parti écologiste	CII
S8	Corrélation entre naturalité et dégradation de l'environnement	CII
S9	Vérification des hypothèses du modèle pour l'indicateur de biodiversité en fonction du score économique	CIII
S10	Vérification des hypothèses du modèle pour l'indicateur de biodiversité en fonction du bien-être social	CIV
S11	Vérification des hypothèses du modèle pour le bien-être social en fonction du score économique	CV
S12	Vérification des hypothèses du modèle pour la volonté de changement en fonction des conditions environnementales et du bien-être social	CVI

S13	Vérification des hypothèses du modèle pour les actions de résistance en fonction des conditions environnementales et du bien-être social	CVII
S14	Vérification des hypothèses du modèle pour l'indicateur de biodiversité en fonction de l'état de l'environnement et des compensations en matière de biodiversité . . .	CVIII
S1	Second order polynomial vs linear fits	CXIV
S2	Classification steps and classes	CXIV
S3	Intervals and classes	CXVII
S4	Classification of bird species trajectories	CXIX
S5	Multi-species indicators	CXX
S1	Obtaining qualitative information about acceleration from a second order polynomial	CXXIII
S1	Workflow of trend and time-series analyses	CXXX
S2	Anthropogenic drivers in Europe	CXXXIII
S3	Temporal change in bird abundance in Europe 1980-2016	CXXXIV
S4	Relationship between anthropogenic drivers and bird dynamics	CXXXIV
S5	Driver influences on species dynamics and traits	CXXXV
S1	Density plots and correlations between anthropogenic pressures	CXXXIX
S2	Correlations between high-input farm cover, pesticide sales and fertiliser consumption	CXXXIX
S3	Density plots and correlations between species trait	CXL
S4	Multispecies index, abundance and biomass of all the 115 species between 1980 and 2016	CXLV
S5	Abundance of generalist birds between 1980 and 2016	CXLV
S6	Impact of time period on country distribution and species trends	CXLVII
S7	Influence of country removal in detecting pressure influence on species	CXLIX
S8	Impact of pressures on each species	CXLIX
S9	Time-series lengths of species-pressure datasets for each pressures	CL
S10	Temperature change and rate of change in Europe	CLI
S11	National trajectories of species	CLII
S12	Effects of each pressure on species trends	CLIII
S13	Trait syndrome	CLIII
S14	Driver influences on species dynamics and traits	CLIV
S1	Community assembly processes and species co-abundance.	CLVII
S2	From bird monitoring to association network indices.	CLVIII
S3	Workflow for estimating species association networks.	CLX

S4	Relationships between network indices versus β -diversity and CGI	CLXIV
S1	Example of changes in species association networks	CLXIX
S2	Number of windows with at least 20 sites	CLXIX
S3	Spatial distribution of three indices of the association networks and β -diversity of bird communities	CLXX
S4	Linear regression coefficient between window indices	CLXX
S5	Linear regression coefficients between indices and β -diversity	CLXX
S6	Simulated associations between simulated species	CLXXI
S7	Relationship between network indices computed on simulated versus original data	CLXXI
S8	Relationship between network indices computed on permuted versus original data	CLXXII
S9	Relationship between β -diversity and CGI in space	CLXXII
S10	β -diversity across the three main habitats	CLXXIII
S11	CGI for each of the three main habitats	CLXXIII
S12	Relationship between β -diversity and species richness	CLXXIV
S13	Community functional diversity in each of the three main habitats	CLXXIV
S1	From spatio-temporal data to species associations	CLXXX
S2	Temporal association values vs. spatial association values	CLXXXIII
S3	Temporal change in connectance in bird communities between 2001 and 2017	CLXXXIII
S1	Determining and quantifying species temporal associations	CLXXXVIII
S2	Determining and quantifying species temporal associations	CLXXXIX
S3	Non-corrected (raw) connectance from species association networks for the 4 dif- ferent threshold values	CLXXXIX
S4	SES of connectance from species association networks for the 4 different threshold values	CXC
S5	Niche overlap between species	CXCII
S6	Distance coplots	CXCIII
S7	Quantile regression of species associations over niche distances	CXCIV
S8	Quantile regression of averaged species associations over niche distances	CXCIV
S9	Temporal change in the number of each type of species associations in bird com- munities	CXCVI
S10	Temporal change in species richness and in non-corrected (raw) connectance in bird communities	CXCVII
S11	Distribution of connectance values for all sites and all years	CXCVII
S12	Partial residuals of GAMMs	CXCVII
S13	Relationship between spatio-temporal associations and species temporal trends	CXCVIII

S14	Relationship between spatial associations and species trends	CXCIX
S15	Relationship between temporal associations and species trends	CXCIX
S1	Multiple effects of anthropogenic pressures on communities	CCIV
S2	Spatial distribution of the trends in anthropogenic drivers	CCVI
S3	Trends and relationship between connectance and CGI	CCVII
S4	Effect of anthropogenic drivers on connectance trend	CCVIII
S5	Effect of anthropogenic drivers on CGI trend	CCVIII
S1	Number of windows with at least 20 sites	CCXI
S2	Change in connectance and CGI	CCXI
S3	Mean national temperature in France	CCXI
S4	Spatial distribution of anthropogenic drivers	CCXII
S5	Number of association per species as a function of SGI	CCXII
S1	Socio-environmental trade-off	CCXVI
S2	Spatial distribution of SEI in the world	CCXVIII
S3	Relationships between the socio-environmental index and external indices	CCXIX
S4	Relationships between changes in social and environmental scores of SEI and changes in external indices	CCXX
S1	Relationships in space and time between SEI and HDI	CCXXV
S2	Robustness analysis	CCXXV
S3	Relationships between the social score and the environmental score of SEI and external indices in 2011	CCXXVI
S4	Spatial distribution of the social score	CCXXVI
S5	Spatial distribution of the biophysical score	CCXXVI
S6	Changes in SEI between 2005 and 2015	CCXXVII
S7	Relationships between social indicators and GDP	CCXXX
S8	Relationships between biophysical indicators and GDP	CCXXXI
S9	Relationships between social indicators and population density	CCXXXI
S10	Relationships between biophysical indicators and population density	CCXXXI
S11	Relationships between social indicators and SDI	CCXXXII
S12	Relationships between biophysical indicators and SDI	CCXXXII
S1	Theoretical relationships between the environment, social well-being and economy	CCXXXVI
S2	Distribution and relationships between biodiversity, economy and social well-being	CCXL
S3	Willingness of change and resistance as a function of environmental conditions and social well-being	CCXL
S4	Biodiversity indicator as a function of naturalness and biodiversity offsetting	CCXLI

S1	Contribution of economic and social variables to the first two PCA axesCCXLV
S2	Distribution of environmental conditions and biodiversity offsetsCCXLV
S3	Resistance action distribution not standardised by inhabitantCCXLV
S4	Distribution of biodiversity trends including non-significant local trends	CCXLVI
S5	Relationships between green votes or struggles and the social and economic score	CCXLVI
S6	Segmented regressions on the non-linear relationships	CCXLVI
S7	Relationships between grassroots struggles and score of the Green party	CCXLVII
S8	Correlation between naturalness and environmental degradationCCXLVII
S9	Checking of model assumptions for biodiversity indicator as a function of economic score	CCXLVIII
S10	Checking of model assumptions for biodiversity indicator as a function of social well-being	CCXLVIII
S11	Checking of model assumptions for social well-being as a function of economic score	CCXLIX
S12	Checking of model assumptions for willingness of change as a function of environmental condition and social well-being	CCXLIX
S13	Checking of model assumptions for resistance actions as a function of environmental condition and social well-being	CCL
S14	Checking of model assumptions for biodiversity indicator as a function of environmental condition and biodiversity offsets	CCL

Liste des tableaux annexes

S1	Pourcentage de classifications correctes	XXIV
S1	Liste des 170 espèces étudiées	XXXI
S2	Nombre d'espèces dans chaque pays	XXXII
S3	Pente et forme générale de la trajectoire de l'abondance des 115 espèces d'oiseaux en Europe	XXXIV
S4	Nombre d'espèces influencées par chaque facteur anthropiques	XL
S5	Nombre d'espèces affectées par chaque facteur anthropique en utilisant tous les pays ou en retirant successivement chaque pays	XL
S6	Taux de faux négatifs et de faux positifs	XLIII
S7	Taux moyen de faux négatifs pour chaque facteur anthropique	XLIV
S8	Detection rate for each pressure influence	XLIV
S1	Classes et types d'habitat	L
S2	Tableau de contingence des associations temporelles et spatiales entre espèces	LXXIII
S1	Pays dépassant les seuils de PIB optimaux de l'ISE et le PIB mondial de 2011	XCI
S1	Percentages of correct classifications	CXVIII
S1	Percentages of correct classifications	CXXIV
S1	List of the 170 studied species	CXLIII
S2	Number of species in each country	CXLIV
S3	Slope and shape of the overall bird abundance dynamic and time period considered	CXLVI
S4	Number of species affected by pressure	CXLVIII
S5	Number of species affected by each pressure when using all countries or when removing successively each country	CXLVIII
S6	Average false negative and false positive rates	CL
S7	Average false negative rate for each pressure influence	CL
S8	Detection rate for each pressure influence	CLI
S1	Relationships between network indices and β -diversity and CGI	CLXIII

S1	Habitat classes and habitat types	CLXVIII
S1	Contingency table of temporal and spatial species associations	CXCXV
S1	Effects of anthropogenic drivers on connectance trend	CCVII
S2	Effects of anthropogenic drivers on CGI trend	CCVII
S1	The 11 social and 7 biophysical indicators with their thresholds	CCXXIV
S2	Countries above SEI-optimal GDP thresholds and above 2011 world GDP	CCXXX
S1	Effects of anthropogenic degradation and social well-being on willingness of change and resistance actions	CCXXXIX
S2	Effects of biodiversity offsetting and naturalness on biodiversity indicator	CCXXXIX

Fiches méthodes

Fiche méthode 1 : données STOC

Les données sur les oiseaux au niveau français qui ont été utilisées dans ce travail proviennent du Suivi Temporel des Oiseaux Communs par échantillonnages ponctuels simples (STOC-EPS). Il s'inscrit dans le protocole national de suivi des oiseaux communs en France depuis 1989 avec le Suivi temporel des oiseaux communs par capture (STOC-Capture) (JIGUET et collab., 2012). Le STOC est coordonné par le Centre de Recherche sur la Biologie des Populations d'Oiseaux (CRBPO) du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN).

Deux protocoles ont été appliqués successivement pour ce suivi, le premier entre 1989 et 2001 et le second à partir de 2001. Dans le premier protocole, 15 points d'écoute étaient effectués, séparés de 200 m, chacun dans un espace sensiblement homogène et durant 5 min. Ensemble, ces 15 points constituaient une *route* qui était choisie par l'observateur (JULLIARD et JIGUET, 2002). Au total, 243 points d'écoute ont été ainsi suivis, renseignant l'abondance de 223 espèces entre 1989 et 2001.

Le manque de représentativité spatiale due au nombre de routes suivies et au choix des points d'écoute ont conduit à une révision du protocole en 2001. Dans ce nouveau protocole, 10 points d'écoute sont répartis de manière homogène (au choix de l'observateur) dans les habitats du paysage formé par un carré de 2x2 km. Ces carrés sont appelés *sites* et chaque observateur doit suivre un site tiré aléatoirement dans un rayon de 10 km autour de sa résidence. Chaque point d'écoute est suivi durant 5 min, 1 à 4 heures après le lever du soleil, et ce, deux fois par an, la première entre le 1^{er} avril et le 8 mai et la seconde après un intervalle de 4 à 6 semaines, entre le 9 mai et le 15 juin pour tenir compte des oiseaux nicheurs précoces et tardifs. Au total, 2 514 sites ont été suivis au moins une fois entre 2001 et 2017, renseignant l'abondance de 242 espèces d'oiseaux. Pour chaque point d'écoute, sont aussi relevés les coordonnées géographiques, les conditions météorologiques, l'altitude, la distance de contact et l'habitat principal (50 types groupés en 7 classes) et, éventuellement, l'habitat secondaire. Les abondances relevées sont en partie liées à la détectabilité des espèces ainsi qu'à l'expérience des observateurs. C'est pourquoi l'abondance corrigée, disponible dans les données mises à disposition par le MNHN, a été utilisée dans les analyses effectuées dans ce travail, et seul le maximum d'abondance des deux passages pour chaque espèce a été retenu.

En majorité, ce sont les données issues de ce dernier protocole qui ont été utilisées (sauf dans le chapitre 1 où les données des deux protocoles sont combinées). Parmi les 242 espèces suivies, 109 concentrent 99% de l'abondance totale. Ce sont donc ces espèces qui ont été prioritairement étudiées afin d'éviter les biais (par exemple de détection) qui pourraient affecter les résultats établis sur les autres espèces, plus rares.

Fiche méthode 2 : autocorrélation spatiale

Les données écologiques sont souvent sujettes à une autocorrélation spatiale qui implique que des points proches dans l'espace auront des valeurs plus proches entre eux qu'avec des points plus distants (GETIS, 2010).

Concrètement, cela a deux implications, l'une concernant la vérification de l'hypothèse d'indépendance des données dans les modèles, l'autre ayant trait à la représentation des patrons spatiaux des variables.

La première implication conduit à prendre en compte l'autocorrélation spatiale dans les modèles testant des relations entre variables écologiques afin de respecter l'hypothèse d'indépendance, prérequis à l'application du modèle pour éviter la détection de relations faussées. Plusieurs techniques permettent de modéliser cette autocorrélation, notamment en relâchant l'hypothèse d'indépendance des observations dans la partie fixe du modèle tout en spécifiant une structure de corrélation entre les erreurs dans le modèle (PINHEIRO et BATES, 2000). Cette approche nécessite de préciser, via un modèle à effet mixte, le type de structure de corrélation attendue après analyse d'un semi-variogramme (où le but est d'obtenir une relation horizontale ou, en tout cas, non croissante entre la semivariance et la distance), par exemple, une corrélation décroissante linéairement ou exponentiellement avec la distance (Figure S1a, b, d, e).

Une autre possibilité qui donne plus de latitude quant au type de modèle utilisable est de prendre en compte explicitement les coordonnées géographiques dans les effets fixes du modèle en utilisant les modèles additifs généralisés (MAG), en incorporant les coordonnées géographiques dans un produit de tenseur d'un spline de régression de plaque mince (WOOD, 2017). Cette dernière technique vient modéliser les relations entre variables (ici géographiques) à l'aide d'une surface (plaque mince). Il existe différentes fonctions de lissage, notamment la fonction isotropique qui implique que les différents axes aient une échelle et un effet similaire et le produit de tenseur qui adapte son lissage pour chaque axe. Le produit de tenseur est donc plus adapté dans notre cas, car les coordonnées géographiques sont liées à des gradients différents et n'ont pas forcément le même effet (cependant les deux approches, isométrique et produit de tenseur donnent des résultats très similaires dans la plupart des cas. Cette façon de modéliser l'autocorrélation spatiale donne des résultats équivalents voire supérieurs à l'approche par structure de corrélation (Figure S1c et f).

Dans le cas d'un exemple où l'on analyse la relation entre la Bouscarle de Cetti (*Cettia cetti*) et la moyenne des températures annuelles entre 2001 et 2017 en France, on peut donc modéliser l'autocorrélation spatiale comme suit (Eq 1) :

$$ab_i = \alpha temp_i + f(x_i, y_i) \quad (1)$$

avec ab_i l'abondance de la Bouscarle de Cetti, α l'effet de la température $temp_i$ et f le produit de tenseur de la régression de plaque mince sur les coordonnées géographiques x et y .

La seconde implication de l'autocorrélation spatiale est qu'elle permet d'interpoler des données issues de sites d'échantillonnage ponctuels pour obtenir des distributions continues via un algorithme de krigeage, que ce soit pour les espèces, les pressions ou les indices de communautés (Figure S2).

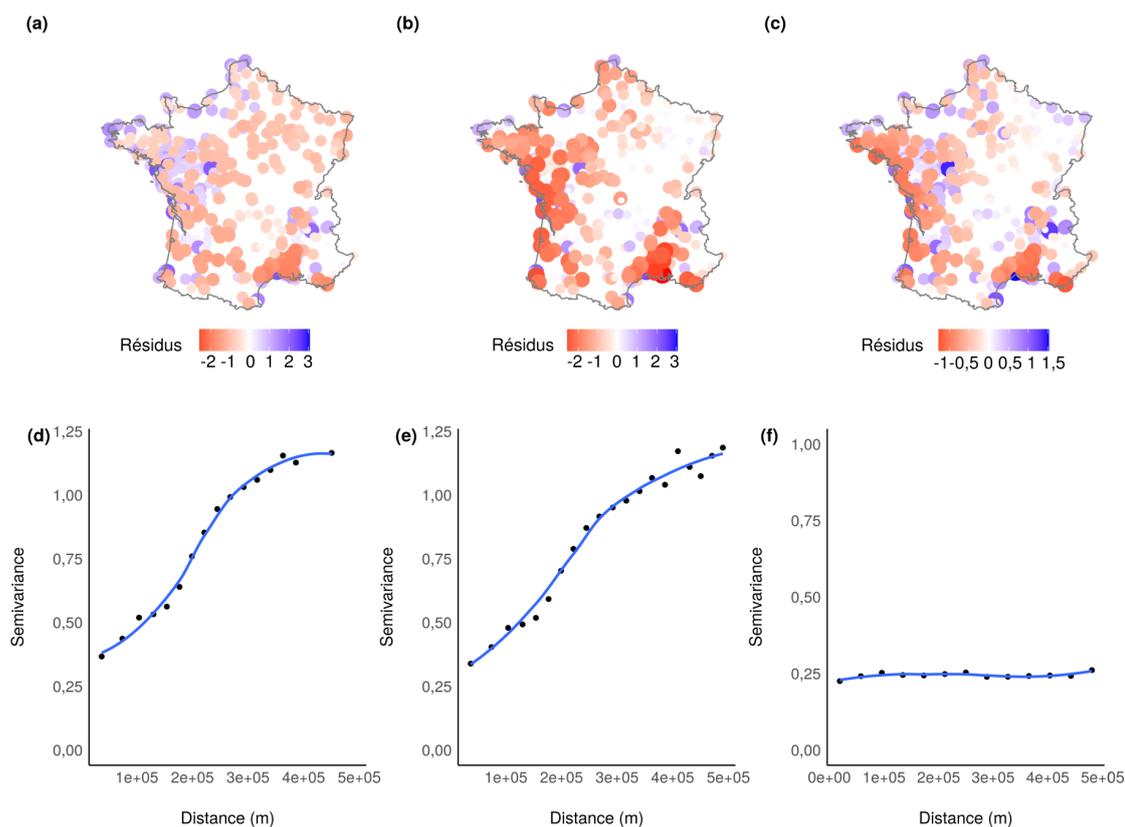


FIGURE S1 – Traiter l'autocorrélation temporelle. a) Distribution des résidus et d) variogramme d'un modèle linéaire entre l'abondance de la Bouscarle de Cetti (*Cettia cetti*) et la moyenne des températures annuelles entre 2001 et 2017 sans structure de corrélation entre les erreurs. b) Distribution des résidus et e) variogramme d'un modèle linéaire entre l'abondance de la Bouscarle de Cetti (*Cettia cetti*) et la moyenne des températures annuelles entre 2001 et 2017 avec une structure de corrélation gaussienne entre les erreurs. c) Distribution des résidus et f) variogramme d'un modèle additif généralisé avec une relation linéaire entre l'abondance de la Bouscarle de Cetti (*Cettia cetti*) et la moyenne des températures annuelles entre 2001 où l'autocorrélation est modélisée par un spline de régression à deux dimensions isométrique à plaque mince.

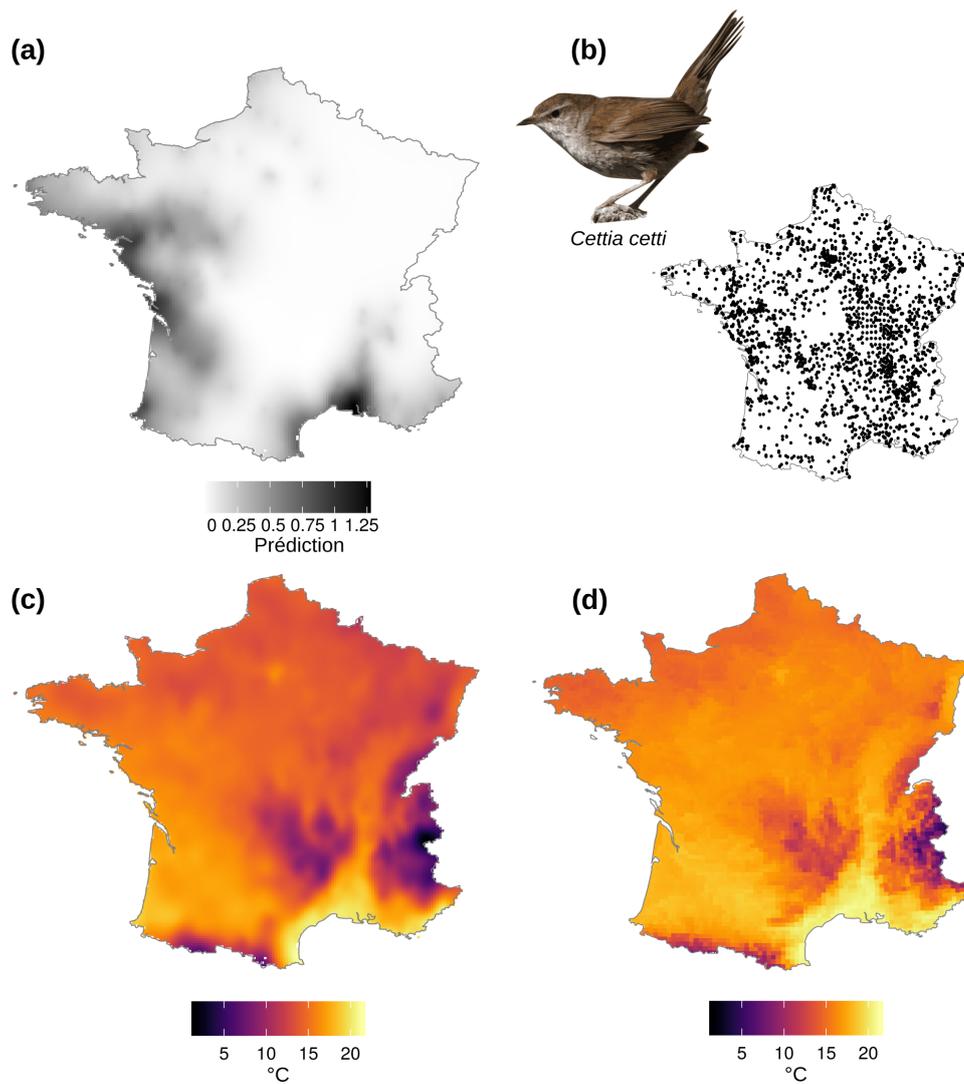


FIGURE S2 – Interpolation permettant d’obtenir a) la répartition continue de la Bouscarle de Cetti (*Cettia cetti*) à partir de données issues b) de 1969 sites d’observation ponctuels. c) L’interpolation à partir des 1969 mêmes sites permet d’obtenir une carte de la température moyenne en France entre 2001 et 2017 très similaires aux d) données initiales.

Annexe 1

Matériel supplémentaire 1

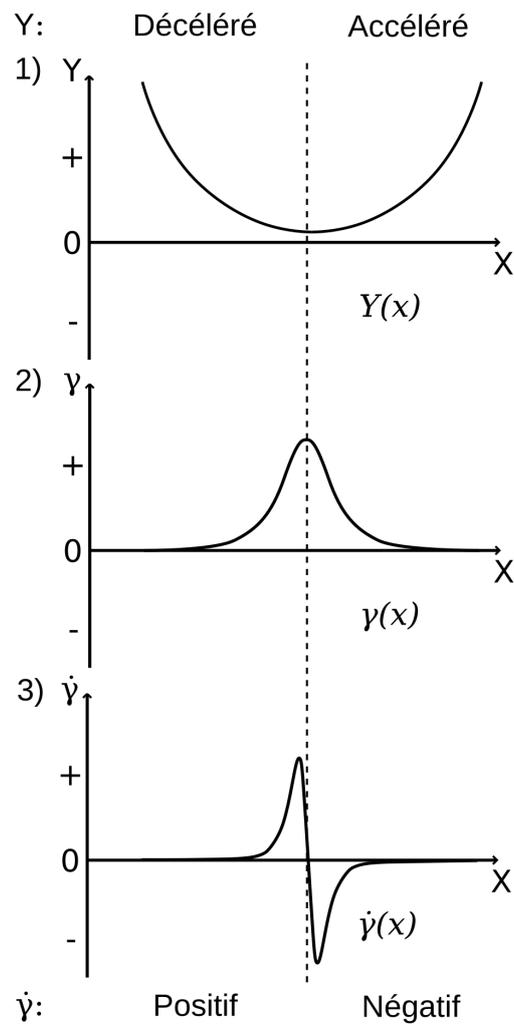


FIGURE S1 – Cadre conceptuel permettant d’obtenir des informations qualitatives sur l’accélération à partir d’un polynôme du second ordre en utilisant la fonction de courbure. En utilisant l’équation du polynôme du second ordre Y (1), la courbure γ de ce polynôme peut être calculée (2). La dérivée première de la courbure $\dot{\gamma}$ (3) fournit une information qualitative avec son signe sur l’endroit où la forme de Y peut être décrite comme décélérante (gauche) ou accélérante (droite).

Détails du calcul pour la première dérivée de γ

$$\begin{aligned}
 \ddot{Y} &= \frac{\ddot{Y}}{(1 + \dot{Y}^2)^{\frac{3}{2}}} \\
 \dot{Y} &= \frac{\ddot{Y}(1 + \dot{Y}^2)^{\frac{3}{2}} - 3\dot{Y}^2\dot{Y}(1 + \dot{Y}^2)^{\frac{1}{2}}}{(1 + \dot{Y}^2)^3} \\
 \dot{Y} &= \frac{(1 + \dot{Y}^2)^{\frac{1}{2}}(\ddot{Y}(1 + \dot{Y}^2) - 3\dot{Y}^2\dot{Y})}{(1 + \dot{Y}^2)^3} \text{ and } \ddot{Y} = 0 \\
 \dot{Y} &= \frac{(1 + (2\alpha_2 x + \alpha_1)^2)^{\frac{1}{2}}(-12\alpha_2^2(2\alpha_2 x + \alpha_1))}{(1 + (2\alpha_2 x + \alpha_1)^2)^3} \\
 \dot{Y} &= \frac{-12\alpha_2^2(2\alpha_2 x + \alpha_1)}{(1 + (2\alpha_2 x + \alpha_1)^2)^{\frac{5}{2}}}
 \end{aligned} \tag{1}$$

Matériel supplémentaire 2

En p_2 et p_3 , les composantes horizontale et verticale du taux de variation sont égales (c'est-à-dire $\Delta Y = \Delta X$) dans un espace affine euclidien orthonormé. Dans un tel espace, ces points sont caractérisés par une tangente à ces points dont la pente est égale à 1 ou -1. Cependant, l'échelle entre les valeurs Y et X peut être très différente (typiquement, Y est généralement comparé à une année de référence pour laquelle $Y = 100$ et X représente des années réelles, par exemple de 2001 à 2017 dans l'exemple empirique). Les valeurs de X et Y doivent être redimensionnées pour former une base orthonormée (la résolution des deux axes doit être la même) pour l'espace euclidien, ce qui peut être réalisé en multipliant le vecteur Y par le rapport entre les amplitudes de X et de Y .

Matériel supplémentaire 3

Nous avons calculé un vecteur Y obtenu à partir d'une fonction de la forme $\alpha_2 X'^2 + \alpha_1 X' + \alpha_0$ avec $\alpha_2 = 0,08$, $\alpha_1 \in [-4.10^{-2}, 4.10^{-2}]$ * [la longueur de la série temporelle] et $\alpha_0 = 0$. Les valeurs des coefficients ont été choisies pour refléter les coefficients obtenus dans notre exemple empirique. La variabilité de α_1 est suffisamment forte pour fournir différents types de courbes avec une forme générale cohérente pour chaque classe mais suffisamment faible pour garantir que notre classification a priori reste cohérente. De telles fonctions admettent en moyenne des dérivées nulles au voisinage de 0 (l'intervalle de α_1 est centré sur 0). Le vecteur X' détermine alors quelle partie de la courbe est prise en compte. Si $X' = X$, la forme de la fonction est la partie de la courbe pour les valeurs positives de X' (augmentation ou diminution accélérée). Si $X' = (X - \frac{h}{2})$ avec h étant la longueur de la série temporelle, la forme de la fonction correspond à la courbe autour de 0 (donc autour de la dérivée nulle) et la classe est soit concave soit convexe. Si $X' = (X - h)$, la forme de la fonction est la partie de la courbe pour les valeurs négatives de X' (augmentation ou diminution décélérée). Enfin, la concavité ou la convexité de la courbe est choisie en prenant soit Y soit $-Y$.

Matériel supplémentaire 4

La sensibilité de la classification a été enregistrée en utilisant le pourcentage de classifications correctes (sur 1000). La sensibilité aux points de changement a été évaluée en calculant la distance entre les points de changement observés

et simulés. Nous avons utilisé la moyenne des distances entre les points de changement observés et simulés dans l'intervalle $[X_0, X_T]$. Cette distance est ensuite mise à l'échelle par la longueur de l'intervalle et exprimée en pourcentage de la longueur de la série temporelle afin de la comparer entre différentes longueurs de séries temporelle. Plus la distance moyenne est petite, plus les points de changement observés sont proches des points simulés.

Nous avons produit 1000 trajectoires simulées pour chacune des cinq valeurs de chacune des quatre sources de biais (longueur de la série temporelle, données manquantes, bruit et erreur d'échantillonnage). Pour le bruit, une valeur (ϵ_i), tirée d'une distribution normale, a été ajoutée à chaque valeur (y_i) de la trajectoire simulée originale. Pour l'erreur d'échantillonnage, une valeur de dispersion (ζ_i), tirée d'une distribution normale, a été attribuée à chaque valeur ($y_i + \epsilon_i$) de la trajectoire simulée et a été utilisée pour les simulations de Monte Carlo. Nous avons d'abord testé l'effet de la longueur de la série temporelle (10, 30, 50, 70, 90) en conservant toutes les données (pas de données manquantes, c'est-à-dire un rapport entre les années surveillées et la longueur de la série temporelle égal à 1) et en fixant le bruit et l'erreur d'échantillonnage à 5% de la plage Y ($Y_{max} - Y_{min}$). Nous avons ensuite testé l'effet des données manquantes (en utilisant un ratio égal à 0,2, 0,4, 0,6, 0,8, 1) tout en maintenant la longueur de la série temporelle à 30 (la longueur typique des séries temporelles dans nos enregistrements empiriques) et en fixant le bruit et l'erreur d'échantillonnage à 5% de la plage Y. Nous avons testé l'effet de la gamme de bruit (écart-type de la distribution normale de 5 à 50% de la gamme Y) tout en maintenant la longueur de la série temporelle à 30, le ratio à 1 et l'erreur d'échantillonnage à 5% de la gamme Y. Enfin, nous avons testé l'impact de l'erreur d'échantillonnage (moyenne de la distribution normale de 5 à 50% de l'intervalle Y) tout en maintenant la longueur de la série temporelle à 30, le rapport à 1 et le bruit à 5% de l'intervalle Y. Dans notre exemple empirique, les valeurs de l'erreur d'échantillonnage correspondent à moins de la moitié de l'amplitude de l'indice ($(\frac{Y_{max}-Y_{min}}{2})$) pour plus de 98% des espèces et pour 50% des espèces l'erreur d'échantillonnage correspondait à moins de 15% de l'amplitude de l'indice. Pour chaque simulation, 1000 séries temporelles simulées par la méthode de Monte Carlo ont été calculées en prenant les valeurs d'une distribution normale dont la moyenne est égale à la valeur Y transformée en logarithme et l'écart-type égal au ET_{log} . Cela a abouti à 20 000 (4 sources de biais, 5 valeurs pour chacune, 1000 simulations pour chacune) simulations (et 20 000 000 de séries temporelles simulées par Monte Carlo au total).

Pour chaque cas, nous avons estimé la sensibilité à chaque facteur en rapportant la fraction de trajectoires correctement classées. La signification de la différence de qualité de classification obtenue pour différentes valeurs de la source de biais a été calculée avec un test binomial.

Matériel supplémentaire 5

Variations annuelles de l'abondance de chaque espèce en France de 1989 à 2017

Nous avons construit un modèle mixte additif généralisé (MAGM) avec l'abondance d'une espèce i comme variable de réponse et les années et le protocole (2 protocoles différents ont été utilisés, respectivement entre 1989 et 2001 et entre 2001 et 2017) comme variables explicatives qualitatives. Les effets des années ont été comparés à l'année 2001 prise comme année de référence. L'autocorrélation spatiale a été explicitement modélisée en utilisant une spline de régression à plaque mince sur les coordonnées spatiales (latitude et longitude, suivant [WOOD \(2003\)](#); [WOOD et GOULSON \(2017\)](#)). Nous avons établi une structure de corrélation temporelle d'ordre 1. L'abondance des espèces n'étant pas nor-

malement distribuée, nous avons utilisé une distribution binomiale négative (DELIGNETTE-MULLER et DUTANG, 2015; FORBES et collab., 2011) qui est la distribution la plus précise pour modéliser la distribution des données (GREENE, 2008; VER HOEF et BOVENG, 2007). Pour englober la variabilité locale due au site, les sites ont été ajoutés comme effet aléatoire.

$$Abundance_i = \beta_0 + \beta_1 Year_j + \beta_2 Protocole_k + f(x_l, y_l) + Autocorrelation(Annees_j | Site_l) + \beta_3 Site_l + \epsilon_{jkl}$$

$$Abundance_i \sim NB(x, p)$$

$$\epsilon_{jkl} \stackrel{iid}{\sim} N(0, \sigma_\epsilon^2)$$

avec β_0 l'ordonnée à l'origine, β_1 l'effet fixe de l'année, β_2 l'effet fixe du protocole, f le terme de lissage, x_l et y_l la longitude et la latitude, respectivement, β_3 l'effet aléatoire du site et ϵ_{jkl} l'erreur résiduelle de la $k^{ième}$ observation pour une année, un site et un protocole donnés. β_3 et ϵ sont indépendants et identiquement distribués.

Matériel supplémentaire 6

Classification des trajectoires pour les 108 espèces d'oiseaux les plus communes en France entre 1989 et 2017

Acrocephalus palustris (stable), *Acrocephalus scirpaceus* (déclin constant), *Aegithalos caudatus* (stable), *Alauda arvensis* (déclin constant), *Alectoris rufa* (stable), *Anas platyrhynchos* (stable), *Anthus pratensis* (déclin constant), *Anthus trivialis* (déclin constant), *Apus apus* (augmentation constante), *Ardea cinerea* (concave), *Buteo buteo* (stable), *Carduelis carduelis* (déclin constant), *Chloris chloris* (déclin constant), *Certhia brachydactyla* (augmentation constante), *Certhia familiaris* (stable), *Cettia cetti* (concave), *Cisticola juncidis* (stable), *Coccothraustes coccothraustes* (augmentation constante), *Coloeus monedula* (convexe), *Columba livia* (augmentation constante), *Columba oenas* (augmentation constante), *Columba palumbus* (augmentation constante), *Corvus corone* (déclin constant), *Corvus frugilegus* (déclin décéléré), *Coturnix coturnix* (concave), *Cuculus canorus* (déclin constant), *Cyanistes caeruleus* (augmentation constante), *Cygnus olor* (augmentation constante), *Delichon urbicum* (convexe), *Dendrocopos major* (stable), *Dendrocoptes medius* (stable), *Dryobates minor* (déclin constant), *Dryocopus martius* (stable), *Emberiza calandra* (déclin constant), *Emberiza cia* (stable), *Emberiza cirrus* (augmentation constante), *Emberiza citrinella* (déclin accéléré), *Emberiza schoeniclus* (concave), *Erithacus rubecula* (concave), *Falco tinnunculus* (déclin constant), *Fringilla coelebs* (augmentation constante), *Fulica atra* (augmentation décélérée), *Gallinula chloropus* (augmentation constante), *Galerida cristata* (stable), *Garrulus glandarius* (augmentation constante), *Hippolais polyglotta* (augmentation constante), *Hirundo rustica* (stable), *Jynx torquilla* (déclin constant), *Lanius collurio* (augmentation constante), *Larus argentatus* (stable), *Larus ridibundus* (augmentation constante), *Linaria cannabina* (déclin décéléré), *Locustella naevia* (déclin constant), *Lophophanes cristatus* (stable), *Loxia curvirostra* (stable), *Lullula arborea* (concave), *Luscinia megarhynchos* (stable), *Merops apiaster* (stable), *Milvus migrans* (augmentation constante), *Motacilla alba* (augmentation constante), *Motacilla cinerea* (stable), *Motacilla flava* (concave), *Muscicapa striata* (stable), *Oenanthe oenanthe* (stable), *Oriolus oriolus* (stable), *Parus major* (augmentation constante), *Passer domesticus* (concave), *Passer montanus* (déclin constant), *Perdix perdix* (déclin constant), *Periparus ater* (stable), *Phasianus colchicus* (augmentation constante), *Phoenicurus ochruros* (stable), *Phoe-*

nicurus phoenicurus (augmentation constante), *Phylloscopus bonelli* (convexe), *Phylloscopus collybita* (déclin constant), *Phylloscopus sibilatrix* (convexe), *Phylloscopus trochilus* (déclin constant), *Pica pica* (déclin décéléré), *Picus viridis* (stable), *Podiceps cristatus* (concave), *Poecile montanus* (déclin constant), *Poecile palustris* (stable), *Prunella modularis* (concave), *Pyrrhula pyrrhula* (déclin constant), *Regulus ignicapilla* (stable), *Regulus regulus* (stable), *Saxicola rubetra* (déclin décéléré), *Saxicola torquatus* (concave), *Serinus serinus* (déclin constant), *Sitta europaea* (stable), *Streptopelia decaocto* (augmentation décélérée), *Streptopelia turtur* (concave), *Sturnus vulgaris* (stable), *Sylvia atricapilla* (augmentation constante), *Sylvia borin* (concave), *Sylvia cantillans* (stable), *Sylvia communis* (déclin constant), *Sylvia curruca* (concave), *Sylvia melanocephala* (déclin constant), *Sylvia undata* (stable), *Tadorna tadorna* (augmentation décélérée), *Troglodytes troglodytes* (stable), *Turdus merula* (concave), *Turdus philomelos* (concave), *Turdus pilaris* (augmentation constante), *Turdus viscivorus* (déclin constant), *Upupa epops* (déclin constant), *Vanellus vanellus* (augmentation constante).

Matériel supplémentaire 7

Nous avons développé une approche non-paramétrique pour générer une classification similaire des trajectoires sans s'appuyer sur une fonction spécifique. Cette méthode non-paramétrique peut générer une classification similaire basée à la fois sur la direction et l'accélération d'une trajectoire donnée sans s'appuyer sur une régression polynomiale de second ordre. Elle utilise le rang de corrélation donné par le test de Mann-Kendall (ADARSH et JANGA REDDY, 2015; SONALI et KUMAR, 2013; YUE et WANG, 2004) pour estimer la corrélation entre les valeurs Y et X. Nous avons appliqué cette méthode pour obtenir la direction, donnée par le rang de corrélation entre X et Y, et l'accélération donnée par un second rang de corrélation entre X et la différence entre une valeur de Y à un pas de temps donné et la valeur de Y au pas de temps précédent (c'est-à-dire $Y(X) - Y(X - 1)$).

Longueur série temporelle (Années) (ratio de données manquantes = 1, bruit = 5%, erreur d'échantillonnage = 5%)	10	30	50	70	90
Classifications correcte (%)	53	47	41	35	35
Données manquantes (Ratio entre les pas de temps avec données et la longueur de la série temporelle) (longueur série temporelle = 30, bruit = 5%, erreur d'échantillonnage = 5%)	0.2	0.4	0.6	0.8	1
Classifications correcte (%)	35	36	42	37	47
Bruit (% de l'amplitude de Y) (longueur série temporelle = 30, ratio de données manquantes = 1, erreur d'échantillonnage = 5%)	5	15	25	35	45
Classifications correcte (%)	47	32	33	36	24
Erreur d'échantillonnage (% de l'amplitude de Y) (longueur série temporelle = 30, ratio de données manquantes = 1, bruit = 5%)	5	15	25	35	45
Classifications correcte (%)	47	37	34	26	31

TABLEAU S1 – Moyenne du pourcentage de classifications correctes pour chaque valeur de chaque source de biais en utilisant la méthode non-paramétrique. La longueur de la série temporelle est exprimée en années. Le ratio correspond au nombre de pas de temps avec données par rapport au nombre de pas de temps total. Le bruit de processus et l'erreur d'échantillonnage sont exprimés en pourcentage de l'amplitude de Y ($Y_{max} - Y_{min}$). À titre de référence, une classification linéaire permettrait de classer correctement un tiers des courbes simulées (3 classes linéaires sur 9).

Annexe 2

Matériel supplémentaire 1

Corrélation entre les facteurs anthropiques et les traits des espèces

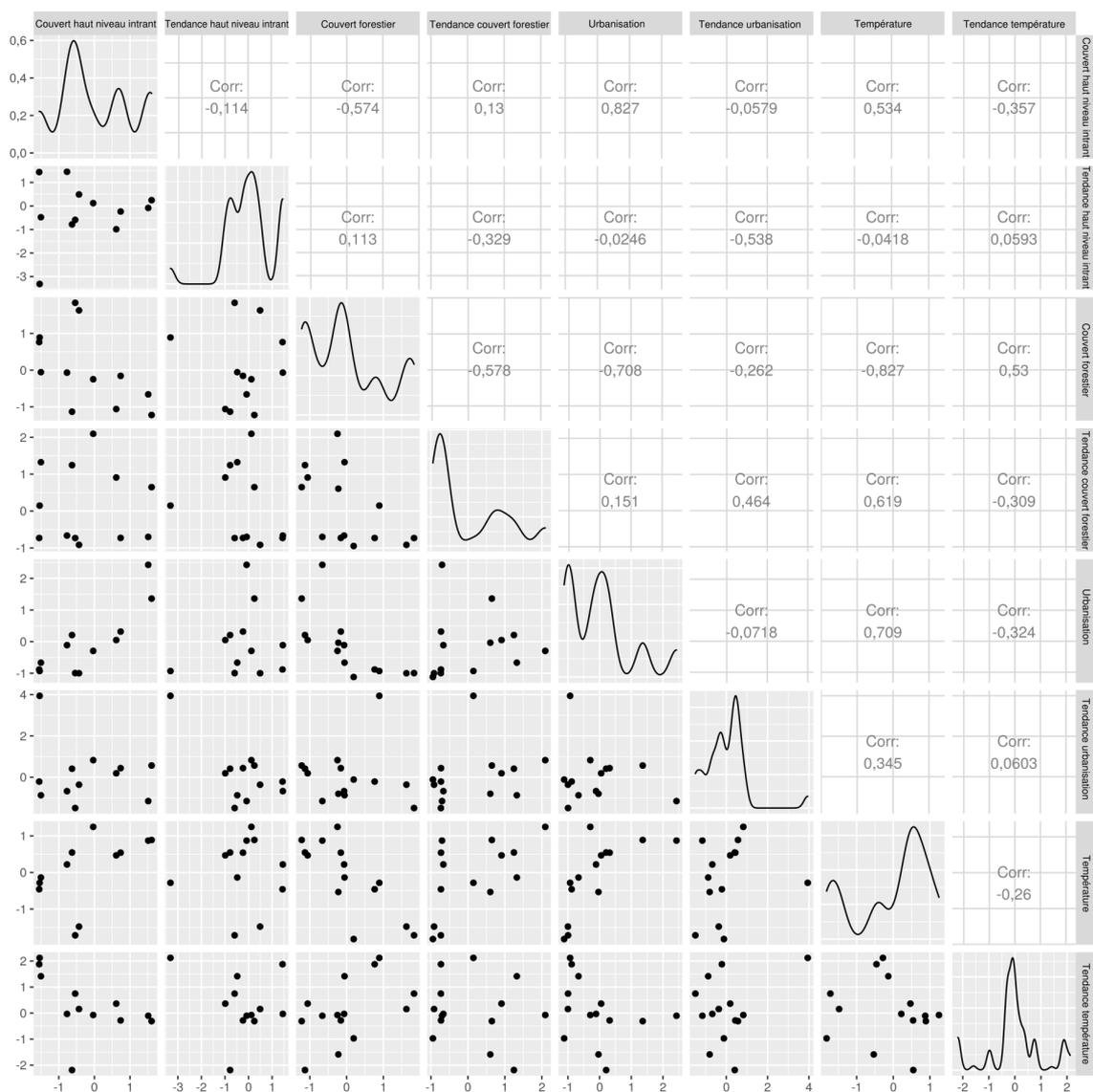


FIGURE S1 – Densité et corrélations entre les facteurs anthropiques (valeurs de base et tendances) : couvert agricole à haut niveau d'intrant, couvert forestier, urbanisation et température.

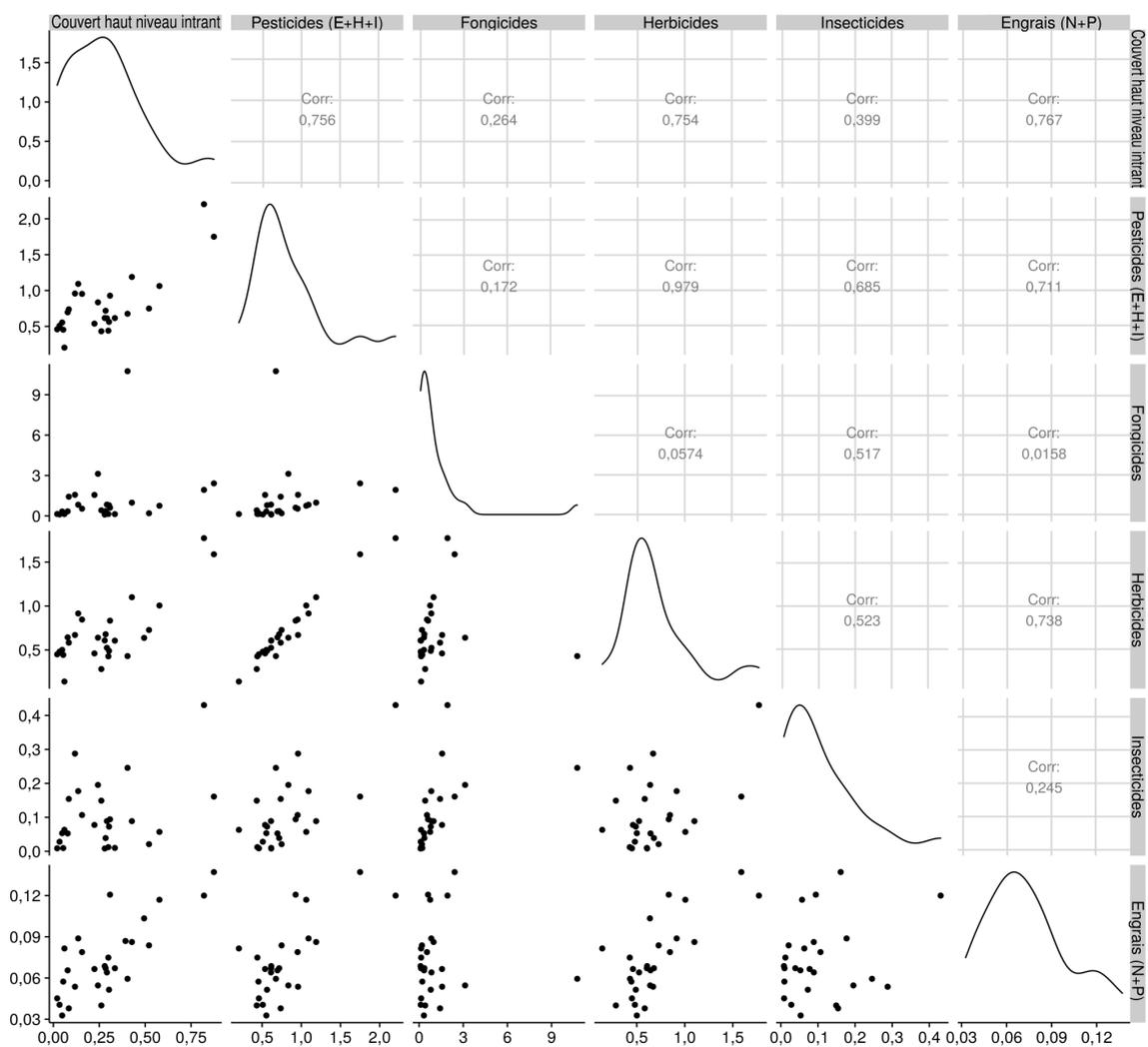


FIGURE S2 – Corrélations entre le couvert agricole à haut niveau d'intrant, les ventes de pesticides et la consommation d'engrais pour les pays européens. Les pesticides correspondent au niveau total d'herbicides, d'insecticides et de fongicides vendu par hectare. Les engrais correspondent au niveau total d'azote et de phosphore ajouté par hectare.

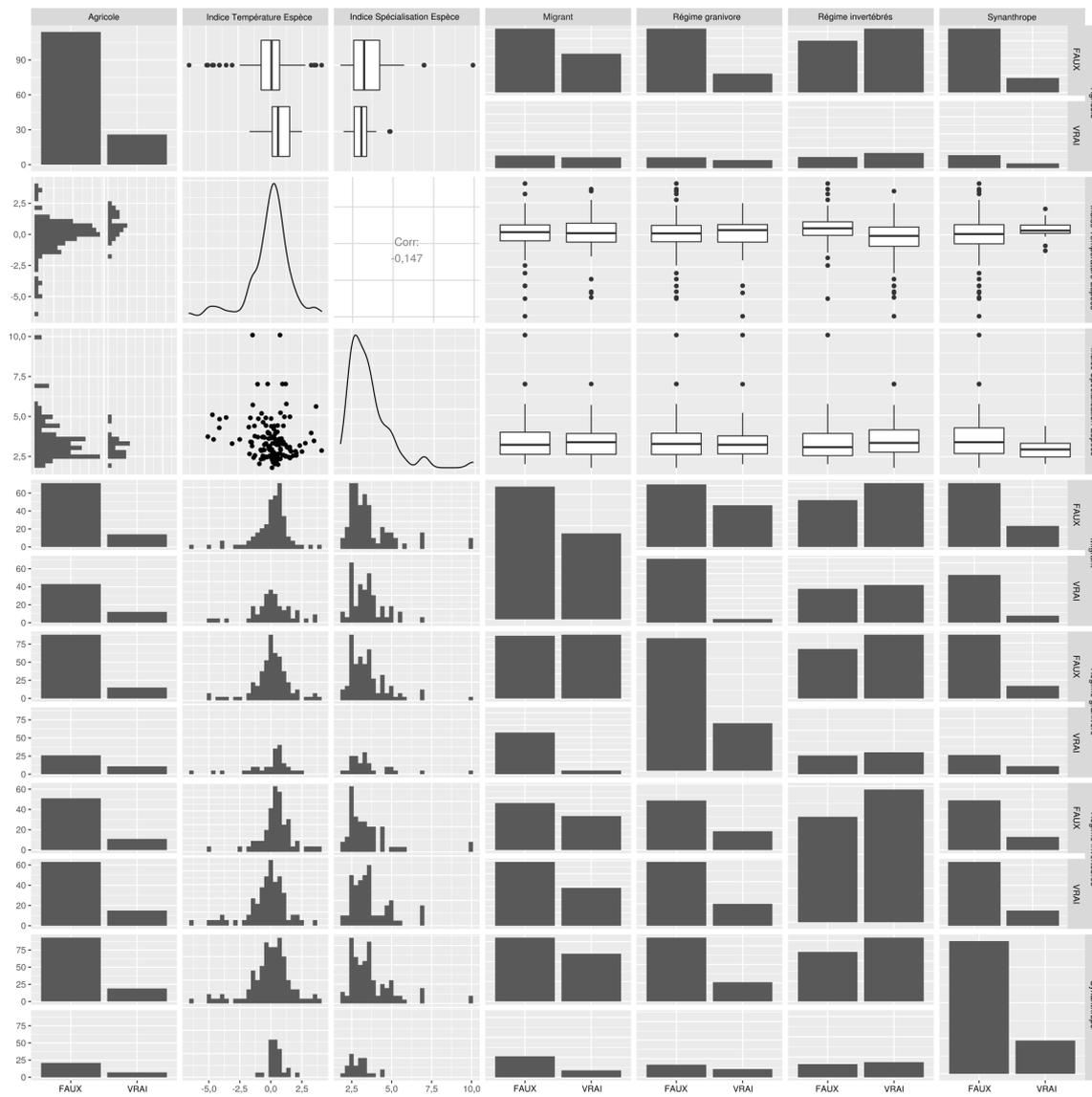


FIGURE S3 – Densité et corrélations entre les traits des espèces.

Matériel supplémentaire 2

Liste des espèces

Nom de l'espèce	Sélectionné pour les indices multispécifiques	Sélectionné pour l'analyse de tendance	Habitat PPSOC	Généraliste pour l'habitat	Nicheur urbain	Milieus chauds vs. froids
<i>Acanthis flammea</i>	Oui	Oui	Autre			Froid
Accipiter nisus	Oui	Oui	Forestier	Oui	Oui	
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Non	Oui	Autre			
Acrocephalus palustris	Oui	Oui	Autre			
Acrocephalus schoenobaenus	Oui	Oui	Autre			
Acrocephalus scirpaceus	Oui	Oui	Autre			Chaud
Actitis hypoleucos	Oui	Oui	Autre			Froid
Aegithalos caudatus	Oui	Oui	Autre			Chaud
Alauda arvensis	Oui	Oui	Agricole			
Alcedo atthis	Oui	Oui	Autre			Chaud
<i>Alectoris rufa</i>	Non	Non	Agricole			
Anas platyrhynchos	Oui	Oui	Autre			
Anthus campestris	Non	Oui	Agricole			
Anthus pratensis	Oui	Oui	Agricole			Froid
Anthus trivialis	Oui	Oui	Forestier	Oui		Froid
Apus apus	Oui	Oui	Autre		Oui	
Ardea cinerea	Oui	Oui	Autre	Oui		Chaud
<i>Bombycilla garrulus</i>	Non	Oui	Forestier			
Bonasa bonasia	Oui	Oui	Forestier			Froid
<i>Bubulcus ibis</i>	Non	Non	Agricole			
<i>Burhinus oedicnemus</i>	Non	Non	Agricole			
Buteo buteo	Oui	Oui	Autre			Chaud
<i>Calandrella brachydactyla</i>	Non	Non	Agricole			
Calcarius lapponicus	Oui	Oui	Autre			Froid
Carduelis carduelis	Oui	Oui	Autre			Chaud
<i>Carduelis citrinella</i>	Non	Non	Forestier			
Carpodacus erythrinus	Oui	Oui	Autre	Oui		Froid
<i>Cecropis daurica</i>	Non	Non	Autre			
<i>Certhia brachydactyla</i>	Non	Oui	Forestier			
Certhia familiaris	Oui	Oui	Forestier			Froid
<i>Cettia cetti</i>	Non	Oui	Autre			
Chloris chloris	Oui	Oui	Autre			Chaud
Ciconia ciconia	Oui	Oui	Agricole		Oui	Chaud
Circus aeruginosus	Oui	Oui	Autre	Oui		Chaud
<i>Cisticola juncidis</i>	Non	Non	Autre			
<i>Clamator glandarius</i>	Non	Non	Autre			
Coccothraustes coccothraustes	Oui	Oui	Forestier			Chaud
Columba oenas	Oui	Oui	Forestier	Oui		
Columba palumbus	Oui	Oui	Autre	Oui	Oui	
Corvus corax	Oui	Oui	Autre			
Corvus corone	Oui	Oui	Autre		Oui	
Corvus frugilegus	Oui	Oui	Agricole		Oui	Chaud
Corvus monedula	Oui	Oui	Autre		Oui	Chaud
Cuculus canorus	Oui	Oui	Autre	Oui		
Cyanistes caeruleus	Oui	Oui	Autre			Chaud
<i>Cyanopica cyanus</i>	Non	Non	Forestier			

Cygnus olor	Oui	Oui	Autre			
Delichon urbicum	Oui	Oui	Autre		Oui	
Dendrocopos major	Oui	Oui	Autre		Oui	
Dendrocopos syriacus	Non	Non	Autre		Oui	
Dendrocoptes medius	Non	Oui	Forestier			
Dryobates minor	Oui	Oui	Forestier			
Dryocopus martius	Oui	Oui	Forestier			Froid
Egretta garzetta	Non	Non	Autre			
Emberiza calandra	Oui	Oui	Agricole			Chaud
Emberiza cia	Non	Non	Autre			
Emberiza cirius	Non	Oui	Agricole			
Emberiza citrinella	Oui	Oui	Agricole			
Emberiza hortulana	Oui	Oui	Agricole	Oui		Chaud
Emberiza melanocephala	Non	Non	Agricole			
Emberiza rustica	Oui	Oui	Forestier			Froid
Emberiza schoeniclus	Oui	Oui	Autre			Froid
Erithacus rubecula	Oui	Oui	Autre	Oui	Oui	
Falco tinnunculus	Oui	Oui	Agricole	Oui		
Ficedula albicollis	Non	Oui	Forestier		Oui	
Ficedula hypoleuca	Oui	Oui	Forestier		Oui	Froid
Fringilla coelebs	Oui	Oui	Autre			
Fringilla montifringilla	Oui	Oui	Autre			Froid
Fulica atra	Oui	Oui	Autre			Chaud
Galerida cristata	Non	Oui	Agricole		Oui	
Galerida theklae	Non	Non	Agricole			
Gallinago gallinago	Oui	Oui	Autre			Froid
Gallinula chloropus	Oui	Oui	Autre			Chaud
Garrulus glandarius	Oui	Oui	Forestier			Chaud
Grus grus	Oui	Oui	Autre			Froid
Haematopus ostralegus	Oui	Oui	Autre	Oui		Froid
Hippolais icterina	Oui	Oui	Autre			
Hippolais polyglotta	Non	Oui	Autre			
Hirundo rustica	Oui	Oui	Agricole		Oui	
Iduna pallida	Non	Non	Autre			
Jynx torquilla	Oui	Oui	Autre			
Lanius collurio	Oui	Oui	Agricole			Chaud
Lanius minor	Non	Non	Agricole			
Lanius senator	Non	Non	Agricole			
Larus ridibundus	Oui	Oui	Autre	Oui		Froid
Limosa limosa	Non	Oui	Agricole			
Linaria cannabina	Oui	Oui	Agricole			Chaud
Locustella fluviatilis	Non	Oui	Autre			
Locustella naevia	Oui	Oui	Autre			
Lophophanes cristatus	Oui	Oui	Forestier			
Lullula arborea	Oui	Oui	Autre	Oui		Chaud
Luscinia luscinia	Oui	Oui	Autre			
Luscinia megarhynchos	Oui	Oui	Autre	Oui		Chaud
Luscinia svecica	Oui	Oui	Autre			Froid
Lyrurus tetrix	Oui	Oui	Autre			Froid
Melanocorypha calandra	Non	Non	Agricole			
Merops apiaster	Non	Oui	Autre			
Motacilla alba	Oui	Oui	Autre	Oui	Oui	
Motacilla cinerea	Oui	Oui	Autre			Chaud
Motacilla flava	Oui	Oui	Agricole			
Muscicapa striata	Oui	Oui	Autre	Oui	Oui	
Nucifraga caryocatactes	Oui	Oui	Forestier			Froid

Numenius arquata	Oui	Oui	Autre			Froid
Numenius phaeopus	Non	Oui	Autre			
Oenanthe cyprica	Non	Non	NA			
Oenanthe hispanica	Non	Non	Agricole			
Oenanthe oenanthe	Oui	Oui	Autre	Oui		
Oriolus oriolus	Non	Oui	Autre			
Parus major	Oui	Oui	Autre	Oui	Oui	
Passer domesticus	Oui	Oui	Autre	Oui	Oui	
Passer montanus	Oui	Oui	Agricole		Oui	Chaud
Perdix perdix	Oui	Oui	Agricole			Chaud
Periparus ater	Oui	Oui	Forestier			
Petronia petronia	Non	Non	Agricole			
Phasianus colchicus	Oui	Oui	Autre			Chaud
Phoenicurus ochruros	Non	Oui	Autre		Oui	
Phoenicurus phoenicurus	Oui	Oui	Forestier	Oui		
Phylloscopus bonelli	Non	Oui	Forestier			
Phylloscopus collybita	Oui	Oui	Forestier			
Phylloscopus sibilatrix	Oui	Oui	Forestier			
Phylloscopus trochilus	Oui	Oui	Autre			Froid
Pica pica	Oui	Oui	Autre	Oui	Oui	
Picus canus	Non	Oui	Forestier			
Picus viridis	Oui	Oui	Autre	Oui		Chaud
Pluvialis apricaria	Oui	Oui	Autre			Froid
Podiceps cristatus	Oui	Oui	Autre			Chaud
Poecile montanus	Oui	Oui	Forestier			Froid
Poecile palustris	Oui	Oui	Forestier			
Prunella modularis	Oui	Oui	Autre	Oui	Oui	Froid
Ptyonoprogne rupestris	Non	Non	Autre			
Pyrrhocorax pyrrhocorax	Non	Non	Autre			
Pyrrhula pyrrhula	Oui	Oui	Forestier			Froid
Regulus ignicapilla	Non	Oui	Forestier			
Regulus regulus	Oui	Oui	Forestier			Froid
Saxicola rubetra	Oui	Oui	Agricole			Froid
Saxicola torquatus	Non	Oui	Agricole			
Serinus serinus	Non	Oui	Agricole		Oui	
Sitta europaea	Oui	Oui	Forestier			Chaud
Spinus spinus	Oui	Oui	Forestier			Froid
Streptopelia decaocto	Oui	Oui	Autre		Oui	Chaud
Streptopelia turtur	Oui	Oui	Agricole	Oui		Chaud
Sturnus unicolor	Non	Non	Agricole		Oui	
Sturnus vulgaris	Oui	Oui	Agricole		Oui	
Sylvia atricapilla	Oui	Oui	Autre	Oui		Chaud
Sylvia borin	Oui	Oui	Autre			
Sylvia cantillans	Non	Oui	Autre			
Sylvia communis	Oui	Oui	Agricole			Chaud
Sylvia curruca	Oui	Oui	Autre	Oui		
Sylvia hortensis	Non	Oui	Autre			
Sylvia melanocephala	Non	Oui	Autre			
Sylvia melanothorax	Non	Non	NA			
Sylvia nisoria	Non	Oui	Autre			
Sylvia undata	Non	Non	Autre			
Tachybaptus ruficollis	Oui	Oui	Autre			Chaud
Tadorna tadorna	Oui	Oui	Autre			
Tetrax tetrax	Non	Non	Agricole			
Tringa erythropus	Non	Non	Autre			
Tringa glareola	Oui	Oui	Autre			Froid

Tringa nebularia	Oui	Oui	Autre			Froid
Tringa ochropus	Oui	Oui	Forestier			Froid
Tringa totanus	Oui	Oui	Autre			Froid
Troglodytes troglodytes	Oui	Oui	Autre	Oui		
Turdus iliacus	Oui	Oui	Autre			Froid
Turdus merula	Oui	Oui	Autre	Oui	Oui	
Turdus philomelos	Oui	Oui	Autre	Oui		Chaud
Turdus pilaris	Oui	Oui	Autre			Froid
Turdus torquatus	Non	Non	Autre			
Turdus viscivorus	Oui	Oui	Forestier			
Upupa epops	Non	Oui	Agricole			
Vanellus vanellus	Oui	Oui	Agricole			

TABLEAU S1 – Liste des 170 espèces initialement disponibles et sélectionnées pour les indices supranationaux multi-espèces entre 1980 et 2016 ou les tendances nationales des espèces entre 1996 et 2016. La classification des habitats des espèces est indiquée selon la classification PPSOC. Les espèces généralistes sont celles qui ont l'indice de spécialisation de l'habitat (ISE) le plus faible. Les nicheurs urbains sont les espèces reconnues comme telles par le SEIN. Les espèces des milieux chauds sont celles (30% des 170) dont l'ITE est le plus élevé et les espèces des milieux froids celles dont l'ITE est le plus faible (30% des 170). Les espèces en gras sont les 115 espèces utilisées pour les indices supranationaux multi-espèces, c'est-à-dire les espèces suivies pour la première fois avant 1981.

Liste des 12 types d'écosystèmes CEES :

Littoral, terres cultivées, prairies, landes/arbustes, zones marines/îlots, océan, rivières/lacs, plateau, végétation éparse, zones urbaines, zones humides, bois/forêts.

Pays	Nombre d'espèces
Allemagne	111
Autriche	90
Belgique	81
Bulgarie	56
Chypre	27
Danemark	88
Espagne	113
Estonie	80
Finlande	86
France	129
Grèce	45
Hongrie	90
Italie	114
Lettonie	84
Lituanie	61
Luxembourg	40
Norvège	72
Pays-Bas	102
Pologne	111
Portugal	84
République d'Irlande	54
République Tchèque	108
Roumanie	31
Royaume-Uni	89
Slovaquie	90
Slovénie	62
Suède	113
Suisse	103

TABLEAU S2 – Nombre d'espèces parmi les 170 étudiées qui ont été suivies dans chaque pays.

Matériel supplémentaire 3

Abondance des espèces

En plus de l'indice d'abondance des espèces (IAE) qui correspond à une valeur relative, le nombre estimé de couples nicheurs par pays a été extrait manuellement des fiches de la Liste rouge européenne des oiseaux disponibles sur Birdlife Data Zone pour évaluer l'abondance absolue annuelle de chaque population, en suivant (INGER et collab., 2015). La moyenne géométrique du nombre minimum et maximum de couples d'espèces a été multipliée par deux pour obtenir le nombre d'individus (1 couple = 2 individus). Nous avons ainsi obtenu une estimation de la taille de la population de chaque espèce à l'échelle du pays au cours d'une saison de reproduction. Les estimations de population proviennent de données de suivi dont les années moyennes de début et de fin sont respectivement 2007 et 2011. Elles sont considérées comme des approximations de la taille de la population à la fin de l'année (par exemple, la population de Pipits des arbres (*Anthus trivialis*) en France a été estimée à 529 150 individus à la fin de l'année 2012 dans Birdlife). Pour obtenir la taille de la population pour chaque année, nous avons utilisé l'IAE correspondant aux variations relatives de l'abondance par rapport à une année de référence (par exemple 1989 pour le Pipit des arbres en France). Les valeurs de l'IAE sont mises à l'échelle, la valeur de l'année de référence étant fixée à 100. La taille de la population à la fin de l'année a été divisée par la valeur de l'IAE à la fin de l'année (par exemple, en 2012 pour le Pipit des arbres en France, IAE=72 (erreur standard=17)) (ou la valeur de la première ou de la dernière année, si la taille de la population a été estimée respectivement avant ou après la période couverte par le PPSOC). On a ainsi obtenu un facteur de pondération (p. ex. ici $\frac{529150}{72} = 7349$) qui a ensuite été utilisé pour multiplier les valeurs de l'IAE afin d'obtenir l'abondance absolue (et l'erreur standard) de la population pour chaque année. Cette opération a été répétée pour chacune des 170 espèces et dans chacun des 28 pays.

Variations de l'indice multi-espèces, abondance et biomasse

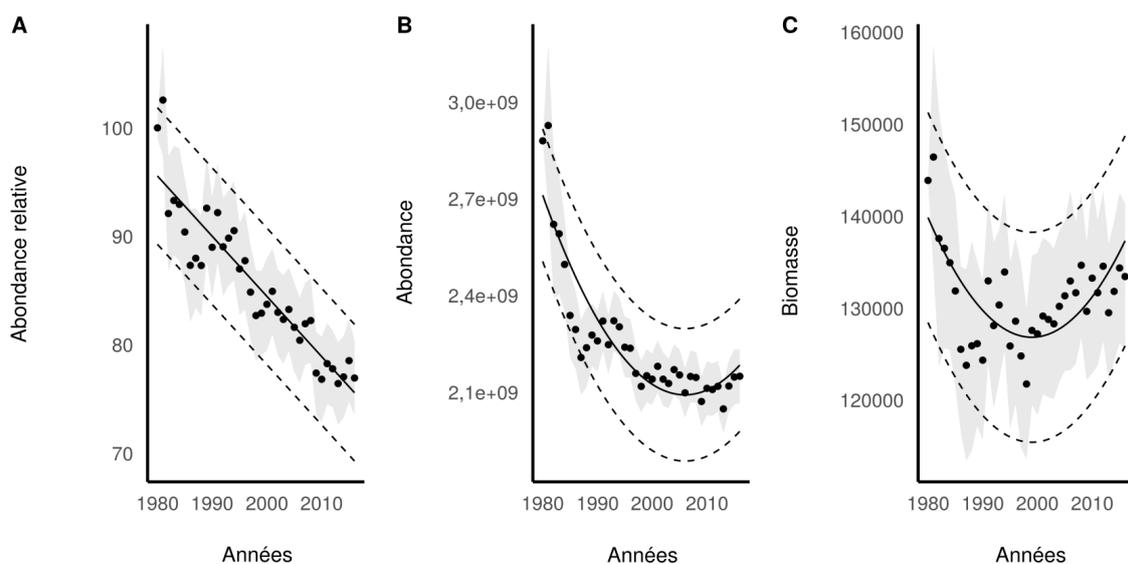


FIGURE S4 – Indice multi-espèces, abondance et biomasse des 115 espèces entre 1980 et 2016. L'indice multi-espèces original est calculé en attribuant un même poids à chaque espèce quelle que soit son abondance ou sa biomasse.

La figure S4 montre qu'à l'échelle européenne, la majorité des 115 espèces est en déclin. L'abondance correspond au

P-value de la pente	Pente	Déclin significatif	Forme générale	Période
<0,05	-14 578 781	Oui	Convexe	1980-2016
<0,05	-12 488 988	Oui	Déclin décéléré	1981-2016
<0,05	-10 214 431	Oui	Déclin décéléré	1982-2016
<0,05	-8 912 073	Oui	Déclin décéléré	1983-2016
<0,05	-7 810 535	Oui	Déclin décéléré	1984-2016
<0,05	-6 742 532	Oui	Déclin constant	1985-2016
<0,05	-6 505 810	Oui	Déclin constant	1986-2016
<0,05	-6 398 192	Oui	Déclin constant	1987-2016
<0,05	-6 989 891	Oui	Déclin constant	1988-2016
<0,05	-7 213 533	Oui	Déclin décéléré	1989-2016
<0,05	-7 004 180	Oui	Déclin décéléré	1990-2016
<0,05	-7 108 362	Oui	Déclin décéléré	1991-2016
<0,05	-6 531 193	Oui	Déclin décéléré	1992-2016
<0,05	-6 396 137	Oui	Déclin décéléré	1993-2016
<0,05	-5 187 597	Oui	Convexe	1994-2016
<0,05	-4 238 116	Oui	Déclin constant	1995-2016
<0,05	-3 283 166	Oui	Déclin constant	1996-2016
<0,05	-3 283 166	Oui	Stable	1997-2016
0,10	-2 378 022	Non	Stable	1998-2016
0,13	-2 398 095	Non	Stable	1999-2016
0,14	-2 511 271	Non	Stable	2000-2016
0,15	-2 758 577	Non	Stable	2001-2016
0,17	-2 846 207	Non	Stable	2002-2016
0,37	-2 067 348	Non	Stable	2003-2016
0,49	-1 714 869	Non	Stable	2004-2016
0,38	-2 586 584	Non	Stable	2005-2016
0,71	-55 344	Non	Stable	2006-2016

TABLEAU S3 – Pente et forme générale de la trajectoire de l'abondance des 115 espèces d'oiseaux en Europe en fonction de la période considérée. La pente, sa significativité et la forme générale ont été obtenues via la méthode proposée au premier chapitre (RIGAL et collab., 2020). Les déclin significatifs correspondent à une pente significativement négative même dans le cas où la forme générale n'est pas catégorisée comme un déclin.

nombre d'individus. La biomasse a été obtenue en multipliant le poids moyen de chaque espèce (STORCHOVÁ et HOŘÁK, 2018) par son abondance. La dynamique de la biomasse montre une forme convexe qui était déjà visible, mais dans une moindre mesure, dans l'étude européenne précédente d'INGER et collab. (2015), et qui a été interprétée comme une augmentation des oiseaux protégés et rares (souvent des espèces lourdes) alors que les oiseaux plus communs (et légers) diminuent.

L'ordre de grandeur de la valeur d'abondance est le même que dans INGER et collab. (2015), et les différences dans les valeurs précises peuvent être attribuées à la fois à un nombre plus élevé mais différent de pays incorporés dans notre étude et au fait que nous utilisons des estimations plus récentes, et donc différentes, du nombre de couples reproducteurs (cependant toutes nos conclusions restent valables si elles sont établies sur des indices de population relatifs plutôt que sur la taille absolue de la population).

Changement dans l'abondance des espèces généralistes

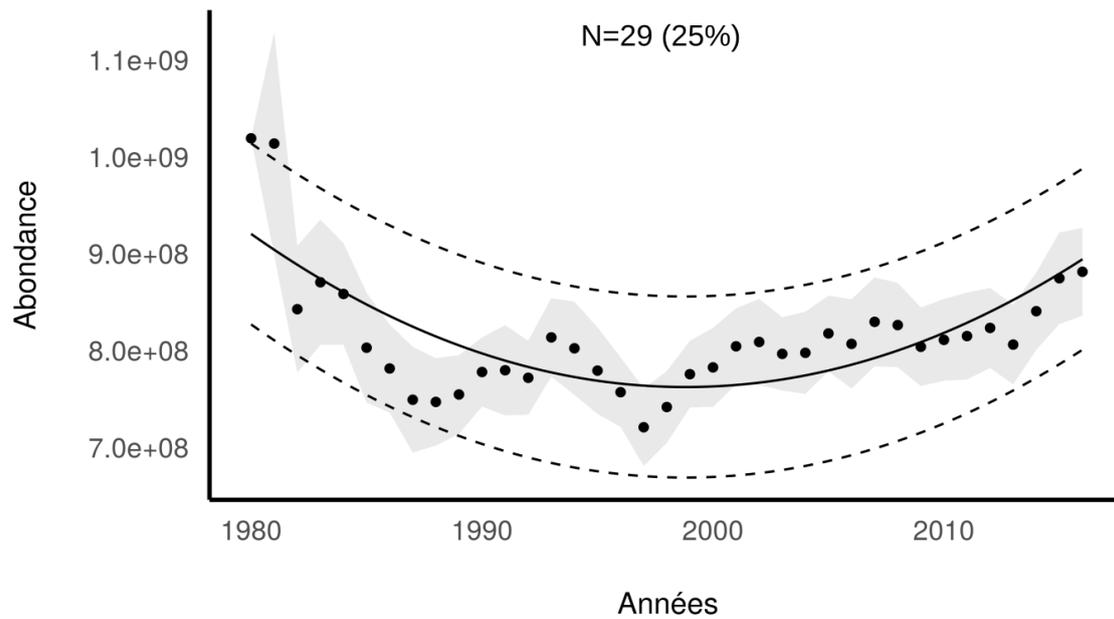


FIGURE S5 – Abondance des espèces d'oiseaux généralistes entre 1980 et 2016 regroupant 29 espèces et représentant 25% des 115 espèces utilisées pour les indices multi-espèces. La sélection des espèces généralistes pour l'habitat a été obtenue en utilisant l'indice de spécialisation des espèces (ISE) en Europe (LE VIOL et collab., 2012).

Matériel supplémentaire 4

Distribution spatiale des tendances pour différentes périodes

De manière générale, nous avons constaté que le meilleur compromis entre la couverture spatiale et la variabilité temporelle (le moins de tendances non significatives possible) correspond à la période 1996-2016 (Fig. S6). Les populations d'oiseaux en Europe sont principalement stables (60,3% entre 1996 et 2016). Cette proportion augmente lorsque la période considérée diminue, ce qui n'est pas surprenant, puisqu'une partie importante du déclin des oiseaux a eu lieu avant 1996 (Fig. S6). Près d'un quart des populations européennes d'oiseaux sont tout de même en baisse significative et 15,7% ont augmenté depuis 1996. Si les chiffres changent en fonction de la période, la prévalence du déclin des populations demeure.

Tous les pays présentent des répartitions différentes des classes de trajectoires des populations d'oiseaux. Comme pour l'analyse à l'échelle continentale, dans presque tous les pays (sauf les Pays-Bas), les tendances stables étaient prédominantes. Mais, si l'on considère seulement les tendances non stables (augmentation et diminution), les tendances négatives sont prédominantes par rapport aux tendances positives dans la plupart des pays. Cependant, certains pays, en particulier ceux d'Europe centrale et orientale (République tchèque, Lettonie, Lituanie), présentent une majorité de tendances positives. En outre, les tendances non-linéaires représentent 31,2% des cas sur la période 1981-2016, 17,1% sur la période 1991-2016, 11,2% sur la période 1996-2016 et 7,3% sur la période 2001-2016 (Fig. S7). La période 1996-2016 qui correspond au meilleur compromis entre couverture spatiale et couverture temporelle ne possède donc pas un pourcentage suffisant de trajectoires non-linéaires pour pouvoir exploiter cette information.

De plus, en se concentrant sur les espèces, nous avons constaté que parmi les 124 espèces présentes dans au moins

2 pays, 17 espèces avaient une dynamique similaire entre les pays (toujours négative) et 107 avaient des trajectoires différentes selon le pays.

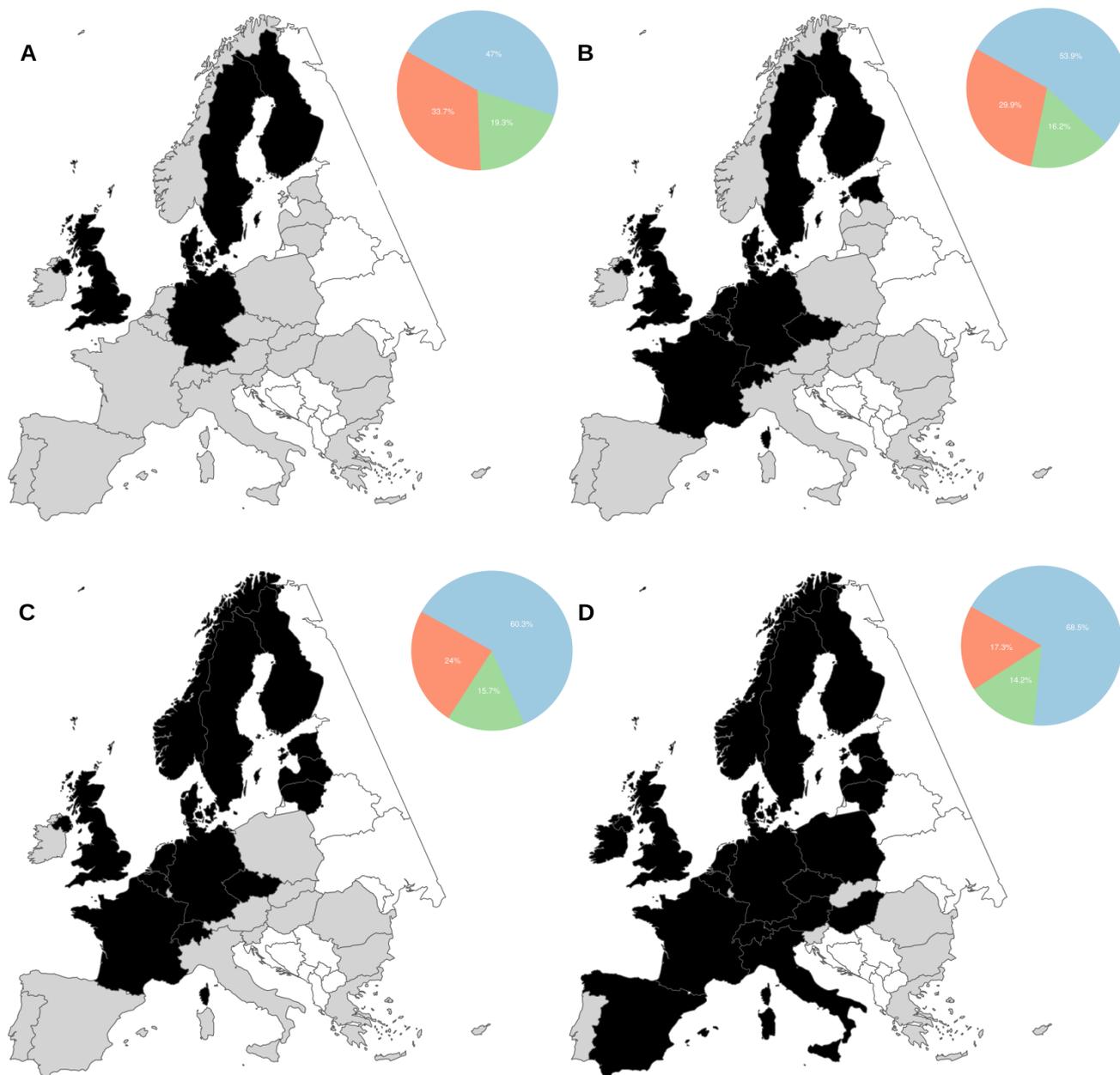


FIGURE S6 – Impact de la période choisie sur le nombre de pays disponibles et la tendance des espèces. a) Tendance et pays, 1981-2016. b) Tendance et pays, 1991-2016. c) Tendance et pays, 1996-2016. d) Tendance et pays, 2001-2016. Les pays en gris sont ceux membres du PPSOC en 2016 ceux en noir sont ceux dont proviennent les données pour la période considérée. Les graphiques à secteurs montrent la distribution globale des tendances des espèces réparties en classe linéaires : augmentation (vert), déclin (orange) et non-significatif (bleu).

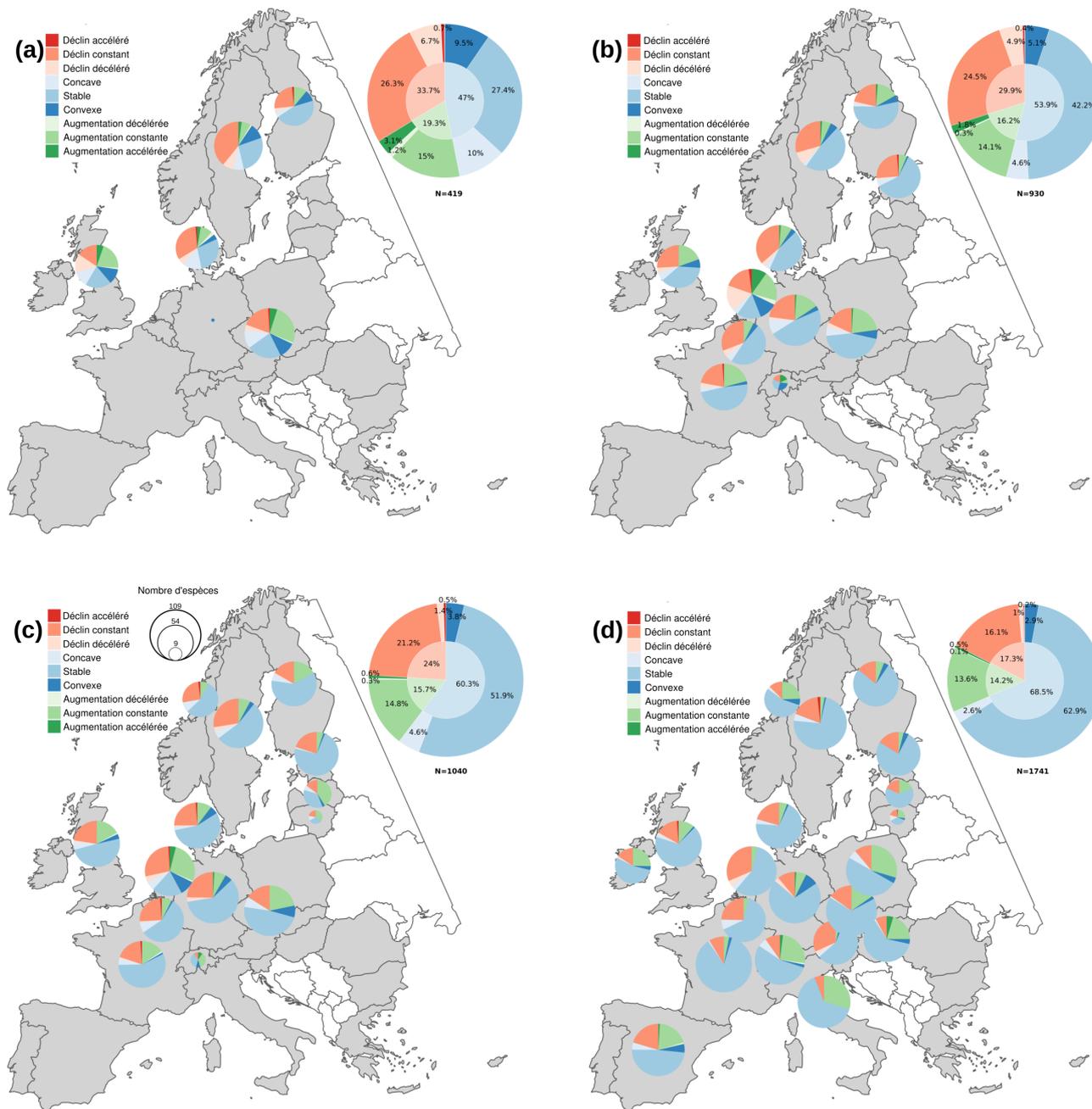


FIGURE S7 – Détail des trajectoires des espèces en fonction de la période. a) 1981-2016. b) 1991-2016. c) 1996-2016. d) 2001-2016. Les trajectoires des espèces sont réparties des les neuf classes linéaires et non-linéaires : déclin accéléré (rouge foncé), déclin constant (rouge), déclin décéléré (rouge clair), concave (bleu clair), stable (bleu), convexe (bleu foncé), augmentation décélérée (vert clair), augmentation constante (vert), augmentation accélérée (vert foncé).

Matériel supplémentaire 5

Test de la robustesse de la méthode

De manière générale, nous avons trouvé de nombreux forçages bidirectionnels entre les espèces et les pressions et des forçages des espèces vers les pressions (voir Tab. S4). Dans les forçages bidirectionnels, une influence significative des espèces sur les pressions peut être due à une forte synchronie entre les séries temporelles des espèces et des pressions (Sugihara et al., 2012). En cas d'influence unique (c'est-à-dire lorsqu'aucun forçage n'est constaté de la pression vers l'espèce), l'influence des espèces sur les pressions est due à la limitation des données et correspond à un faux positif (voir les exemples supplémentaires dans CLARK et collab. (2015)). Reconnaisant les limites des données utilisées dans cette étude, nous avons utilisé deux tests différents pour évaluer la qualité et la cohérence de notre approche : nous avons testé l'influence de la suppression de chaque pays dans la détection de l'influence de la pression et nous avons utilisé un test du taux de détection faux négatif et faux positif lorsque la proportion et l'ampleur de l'influence entre les séries temporelles changent.

Test avec retrait successif de chaque pays

Nous avons répété l'estimation de l'influence de chaque pression sur chaque espèce en supprimant successivement chaque pays. A chaque fois, nous avons donc utilisé les séries temporelles des espèces et des pressions pour les 27 autres pays auxquels nous avons appliqué la méthode décrite dans le manuscrit principal. Nous avons ensuite analysé si la suppression d'un pays donné avait un impact sur le nombre d'espèces affectées par une pression (Fig. S8).



FIGURE S8 – Influence du retrait d'un pays sur la détection de l'influence des facteurs anthropiques sur les espèces Pour chaque facteur anthropique, à l'exception de la température (en raison du temps de calcul), l'influence calculée en utilisant les séries temporelles de tous les pays (*tous pays*, carré noir lorsque l'influence est significative, blanc sinon) est comparée à l'influence moyenne obtenue en retirant successivement chaque pays (*en retirant 1 pays*, échelle grise proportionnelle au nombre de fois où l'espèce a été trouvée influencée en retirant successivement chaque pays). Par exemple, la Mésange noire (*Periparus ater*) est influencée par la température lorsque les données de tous les pays sont utilisées (carré noir dans la première ligne) et cela reste valable lorsque le calcul est effectué sur des données dans lesquelles chaque pays est successivement retiré (carré noir dans la deuxième ligne). Inversement, l'Alouette des champs (*Alauda arvensis*) n'est pas affectée par la température lorsque les données de tous les pays sont utilisées (carré blanc dans la première ligne) mais peut être détectée comme étant affectée par la température lorsque certains pays sont successivement retirés (carré gris dans la deuxième ligne).

En considérant les résultats d'un point de vue des pays, nous avons trouvé trois cas : les pays sans lesquels on trouve moins d'espèces significativement affectées par le facteur anthropique (cas 1), les pays sans lesquels on trouve plus d'espèces significativement affectées par le facteur anthropique (cas 2) et les pays sans lesquels le nombre d'espèces

	Pression → Espèce	Pression ↔ Espèce	Pression ← Espèce	Pas de forçage
Couvert à haut niveau d'intrants	14 (6 espèces agricoles)	40 (9 espèces agricoles)	21	95
Couvert forestier	5 (1 espèce forestière)	7	44	114
Urbanisation	9 (3 espèces synanthropes)	6 (1 espèce synanthropes)	22	133
Température	22 (6 espèces des milieux chauds influencées positivement, 1 espèce des milieux chauds influencée négativement, 3 espèces des milieux froids influencées négativement, 1 espèce des milieux froids influencée positivement)	9 (3 espèces des milieux chauds influencées positivement, 1 espèce des milieux chauds influencée négativement, 1 espèce des milieux froids influencée négativement)	31	108

TABLEAU S4 – Nombre d'espèces influencées par chaque facteur anthropiques (Pression → Espèce), forçage bidirectionnel (Pression ↔ Espèce), espèces affectant les pressions (Pression ← Espèce) et absence de forçage pour chaque facteur.

	Affecté avec tous les pays ou lorsqu'on enlève un pays	Pas affecté de manière significative, ni avec tous les pays ni lorsqu'on enlève un pays	Pas affecté de manière significative avec tous les pays mais affecté de manière significative lorsqu'on enlève un pays (au moins pour un des pays)
Couvert à haut niveau d'intrants	58	73	39
Couvert forestier	12	126	32
Urbanisation	15	136	19
Température	31	86	53

TABLEAU S5 – Nombre d'espèces affectées par chaque facteur anthropique en utilisant tous les pays ou en retirant successivement chaque pays. Les espèces significativement affectées lorsque tous les pays sont utilisés sont également significativement affectées par le retrait successif de chaque pays. La plupart des espèces qui ne sont pas affectées de manière significative lorsque tous les pays sont utilisés ne le sont pas non plus lorsque l'on retire un pays donné. Certaines espèces non affectées de manière significative lorsque tous les pays sont utilisés sont significativement affectées lors de la suppression d'un pays donné.

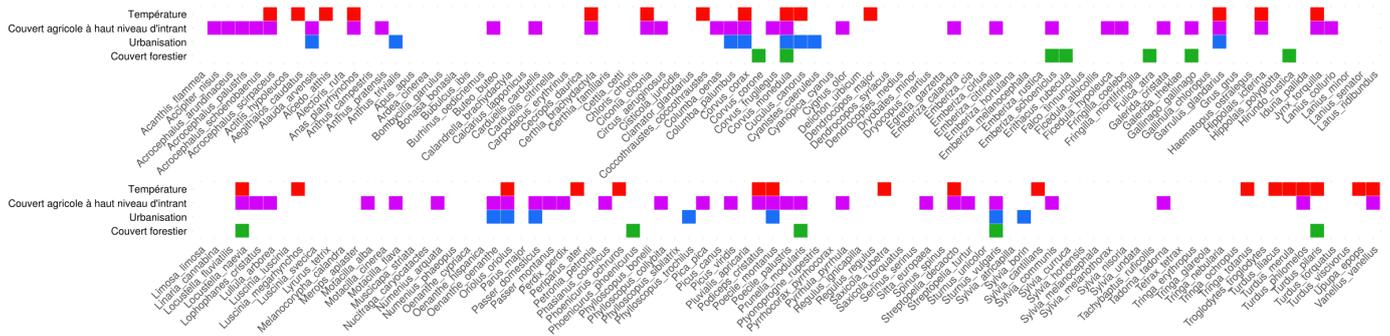


FIGURE S9 – Impact des facteurs anthropiques sur chaque espèce.

significativement affectées par le facteur anthropique est resté le même (cas 3). La suppression des séries temporelles d'un pays donné peut modifier l'estimation de l'influence du facteur anthropique en affectant la longueur des séries temporelles utilisées et en augmentant ou en diminuant la proportion de séries temporelles contenant des informations. Par exemple, si un pays où l'influence de ce facteur anthropique considéré est élevée est supprimé, la détection de l'influence à partir de l'ensemble de données réduit sera plus difficile (voir le cas 1). Inversement, la suppression des séries temporelles d'un pays où l'influence du facteur anthropique sur l'espèce est nulle ou faible peut augmenter la proportion de séries temporelles où l'influence de ce facteur anthropique est visible, ce qui facilitera la détection de l'influence du facteur anthropique (voir le cas 2). Enfin, si le pays supprimé n'était pas plus ou moins informatif que la moyenne, sa suppression peut ne pas avoir d'impact sur l'estimation finale (cas 3).

En considérant les résultats du point de vue des espèces, nous avons également trouvé trois cas. Cas 1 : toutes les espèces significativement affectées en utilisant tous les pays se sont également avérées être influencées par le facteur anthropique en supprimant un pays donné (Tab. S5 et Fig. S8). Cas 2 : la plupart des espèces non significativement affectées par le facteur anthropique considéré n'ont jamais été trouvées affectées par ce facteur lors de la suppression d'un pays (Tab. S5 et Fig. S6). Cas 3 : certaines des espèces non significativement affectées en utilisant les données de tous les pays se sont avérées être influencées par le facteur anthropique lors de la suppression d'un pays donné. Les cas 1 et 2 étaient attendus et illustrent la cohérence de nos résultats lorsque nous supprimons les pays un par un. Le cas 3 correspond à des faux négatifs où l'information sur l'influence de la pression sur l'espèce semble être présente dans quasiment l'ensemble de données mais est diluée par les données de certains pays. Dans l'ensemble, notre approche est conservatrice car nous nous sommes concentrés sur les influences de la pression sur les espèces qui sont suffisamment fortes pour ne pas être diluées lorsque l'on considère tous les pays et partagées entre suffisamment de pays pour ne pas disparaître lorsque certains pays sont supprimés.

Test de l'effet de la variabilité de l'influence du facteur anthropique sur les taux de faux négatifs et de faux positifs

Nous avons analysé les taux de faux positifs et de faux négatifs de notre méthode pour chaque facteur anthropique. CLARK et collab. (2015) ont testé la méthode CCM multispatiale sur des séries temporelles simulées avec une force d'interaction constante entre les parcelles. Comme l'exemple empirique de CLARK et collab. (2015) était basé sur l'analyse de la compétition plante-plante dans des parcelles spatialement proches, on ne s'attendait pas à ce que la force d'inter-

action diffère beaucoup entre les parcelles. Ici, chacune des pressions analysées pourrait avoir une influence différente sur les différentes populations d'une espèce donnée car nos répliqués spatiaux sont des pays (donc non spatialement proches). Nous avons donc testé l'effet de la variabilité de l'influence des facteurs anthropiques entre les pays sur les taux de faux négatifs et de faux positifs. Ainsi, pour chaque facteur anthropique, nous avons analysé les taux moyens de faux positifs et de faux négatifs en utilisant des données simulées qui imitent les ensembles de données sur les espèces et les facteurs anthropiques (longues pseudo-séries temporelles d'une espèce et d'un facteur anthropique reconstruites à partir de séries temporelles nationales). Pour ce faire, nous avons simulé des données à l'aide de la fonction *R make_cm_data* du package *R multispatialCCM* (CLARK et collab., 2015). Elle donne un jeu de données simulées avec deux séries temporelles issues d'un modèle de compétition entre deux espèces où l'espèce B affecte négativement l'espèce A mais l'espèce A n'affecte pas l'espèce B. Dans notre cas, B correspond au facteur anthropique et A à l'espèce. Cette fonction admet plusieurs paramètres afin de simuler des données les plus proches possibles des données observées tant au niveau des facteurs anthropiques que des espèces. Le nombre d'observations correspond à la longueur moyenne des séries temporelles par pays (qui, dans la plupart des cas, est limitée par la plage temporelle du facteur anthropique et parfois par la longueur des séries temporelles des espèces) et a été fixé à 10 pour la couverture agricole à haut niveau d'intrants, 4 pour le couvert forestière et l'urbanisation et 22 pour la température. Le nombre total de séries temporelles correspond au nombre moyen de pays et est déterminé par les espèces plus que par le facteur anthropique. Il a été fixé à 16 pour la couverture agricole à haut niveau d'intrants, la couverture forestière et l'urbanisation et à 17 pour la température. La longueur totale moyenne des séries temporelles est égale à 160 pour la couverture agricole à haut niveau d'intrants, 64 pour la forêt, 64 pour l'urbanisation et 374 pour la température (voir la distribution dans la figure S10).

Nous avons testé l'effet de la variabilité de l'influence de la pression entre les pays en trois étapes. Tout d'abord, nous avons utilisé six proportions différentes de séries temporelles sans influence du facteur anthropique, espacées uniformément de 0 à 1 (0 ; 0,2 ; 0,4 ; 0,6 ; 0,8 ; 1), afin de tester l'effet sur les taux de détection des faux négatifs et des faux positifs. Le taux de faux positifs correspond au nombre de fois où un effet significatif entre les séries temporelles a été trouvé alors qu'il n'y avait aucun effet (force de forçage fixée à 0) parmi le nombre d'essais. Le taux de faux négatifs correspond au nombre de fois où aucun effet significatif entre les séries temporelles n'a été trouvé alors qu'il y avait un effet (force de forçage supérieur à 0) parmi le nombre d'essais.

Dans un deuxième temps, nous avons modifié la variabilité de la force d'influence de la pression en utilisant une valeur provenant de cinq intervalles différents centrés sur 1,25 (comme dans CLARK et collab. (2015)) ([1,2-1,3] ; [0,9-1,6] ; [0,6-1,9] ; [0,3-2,2] ; [0-2,5]).

Enfin, dans une troisième étape, nous avons testé l'effet de la force de l'influence sur la détectabilité de l'influence en utilisant une seule série temporelle avec une force non nulle. Pour cette série temporelle, nous avons testé cinq valeurs de forçage différentes espacées uniformément de 0,3 à 2,5 (0,30 ; 0,85 ; 1,40 ; 1,95 ; 2,50) et les forces de toutes les autres séries temporelles ont été fixées à 0.

Chacune de ces trois étapes a été simulée 1000 fois. Cela donne 15 000 (3x5x1000) combinaisons auxquelles a été appliqué le CCC multispatial avec 100 itérations de bootstrap (en raison du temps de calcul et comme dans CLARK et collab. (2015)) pour chacun des quatre facteurs anthropiques (couverture agricole à haut niveau d'intrants, couverture forestière, urbanisation et température), ce qui correspond à un total de 6 millions de tests individuels. En outre, on

	0% avec for- çage (taux de faux positifs)	20% avec for- çage (taux de faux négatifs)	40% avec for- çage (taux de faux négatifs)	60% avec for- çage (taux de faux négatifs)	80% avec for- çage (taux de faux négatifs)	100% avec forçage (taux de faux néga- tifs)
Couvert à haut niveau d'intrants	0,045	0,854	0,766	0,586	0,429	0,334
Couvert forestier	0	1	0,932	0,78	0,767	0,963
Urbanisation	0,001	1	0,931	0,78	0,766	0,97
Temperature	0,053	0,619	0,014	0	0	0,09

TABLEAU S6 – Taux moyens de faux négatifs et de faux positifs pour chaque facteur anthropique lorsque la proportion de séries temporelles avec influence du facteur anthropique change. Pour les petites séries temporelles (couvert forestier et urbanisation), le taux de faux négatifs augmente lorsque toutes les séries temporelles ont une force d'influence non nulle, car l'hypothèse de non-linéarité entre les séries temporelles des espèces du facteur anthropique est le plus souvent non vérifiée, ce qui empêche d'appliquer la CCC.

s'attend à ce que les résultats présentés dans le manuscrit principal soient encore plus précis que ce qui peut être mis en évidence via ces simulations, puisque nous avons utilisé 300 itérations de bootstrap pour la température et 1000 pour la couverture agricole à haut niveau d'intrants, la forêt et l'urbanisation pour les données réelles.

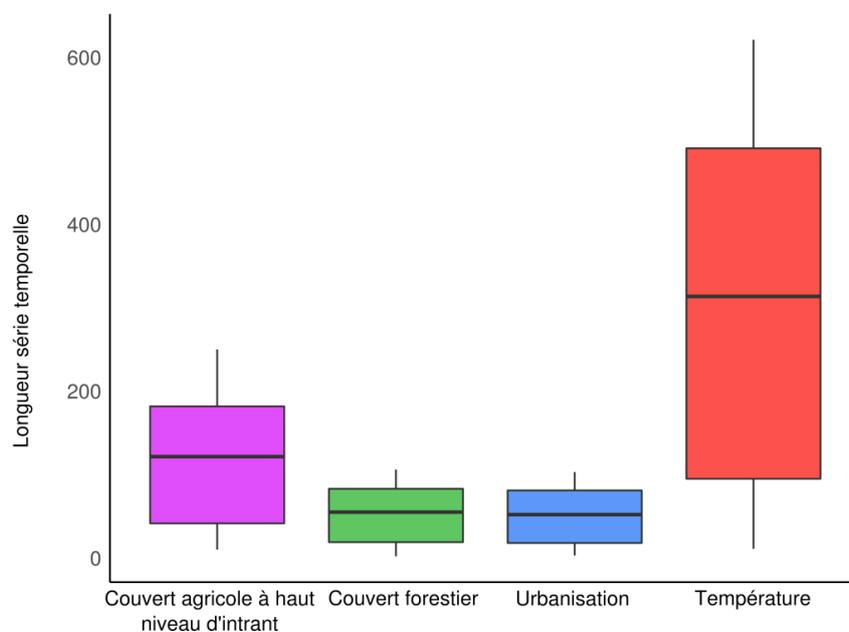


FIGURE S10 – Longueur des séries temporelles des jeux de données espèce-facteur anthropique pour chaque facteur anthropique. La variabilité est due aux différences dans l'aire de répartition des espèces et à la date de début des programmes de suivi des pays.

Les taux élevés de faux négatifs et les faibles taux de faux positifs sont conformes aux résultats de [CLARK et collab. \(2015\)](#). Les taux de faux positifs et de faux négatifs diminuent lorsque la longueur des séries temporelles augmente (Tab. S6). Les taux de faux négatifs diminuent lorsque la proportion de séries temporelles avec une influence non nulle du facteur anthropique augmente (Tab. S7). Les taux de faux négatifs augmentent avec la variabilité de l'influence du facteur anthropique entre les pays (Tab. S7). Lorsqu'une seule série temporelle est influencée par une force non nulle, la valeur de la force n'affecte pas le taux de détection qui reste très faible (Tab. S8). L'ensemble de ces résultats montre que l'approche utilisée tend à ne détecter que les influences existantes (faible taux de faux positifs, Tab. S6) mais échoue à détecter les influences existantes lorsque les séries temporelles sont courtes ou lorsque la variabilité de la force est élevée. Ceci peut expliquer le faible nombre d'espèces affectées par l'urbanisation ou la couverture forestière. De plus,

	Force de l'influence $\in [1,2-1,3]$ (taux de faux négatifs)	Force de l'influence $\in [0,9-1,6]$ (taux de faux négatifs)	Force de l'influence $\in [0,6-1,9]$ (taux de faux négatifs)	Force de l'influence $\in [0,3-2,2]$ (taux de faux négatifs)	Force de l'influence $\in [0-2,5]$ (taux de faux négatifs)
Couvert à haut niveau d'intrants	0,169	0,016	0,658	0,624	0,402
Couvert forestier	0,799	0,807	0,9	0,958	0,887
Urbanisation	0,866	0,804	0,899	0,958	0,999
Température	0	0,023	0,007	0,125	0

TABLEAU S7 – Taux moyen de faux négatifs pour chaque facteur anthropique lorsque la variabilité de la force de l'influence du facteur anthropique change.

	Force de l'influence = 0,3	Force de l'influence = 0,85	Force de l'influence = 1,40	Force de l'influence = 1,95	Force de l'influence = 2,5
Couvert à haut niveau d'intrants	0	0,032	0,002	0,005	0,005
Couvert forestier	0	0	0,041	0,023	0,022
Urbanisation	0	0	0,041	0	0
Température	0,111	0,002	0,149	0,167	0,003

TABLEAU S8 – Taux de détection pour chaque facteur anthropique lorsque la force de l'influence du facteur anthropique change dans une seule série temporelle.

le nombre plus élevé d'espèces affectées par la couverture agricole à haut niveau d'intrants que par la température, bien que les séries temporelles soient plus courtes pour la première pression, peut être le résultat d'une plus grande variabilité dans la force d'influence de la température par rapport à une force d'influence plus stable entre pays de la couverture agricole à haut niveau d'intrants.

Matériel supplémentaire 6

Augmentation de la température et exemples de trajectoires d'espèces entre les pays

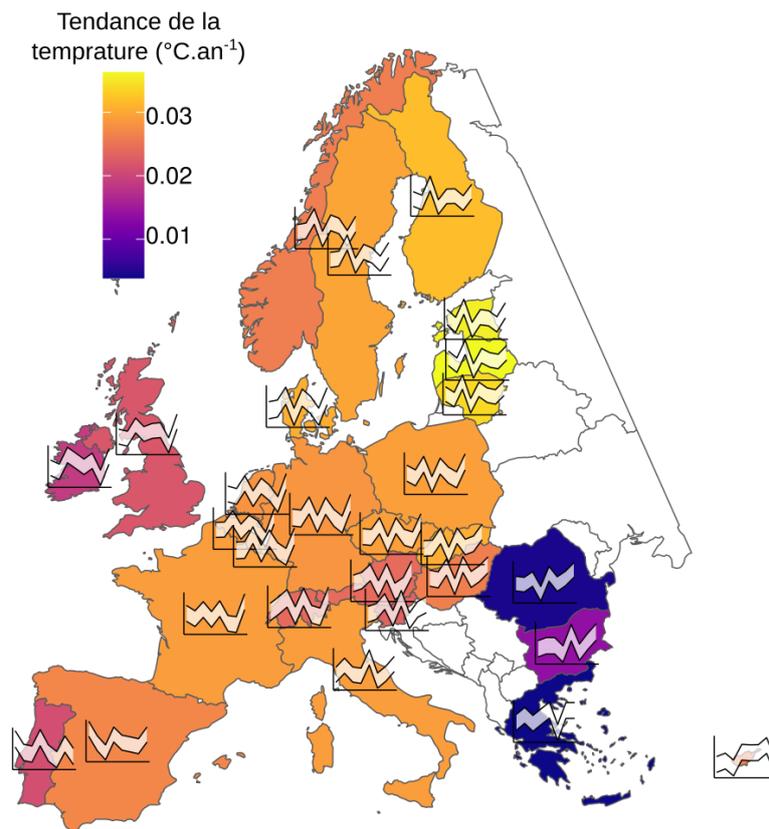


FIGURE S11 – Changement de température et taux de changement en Europe. Les couleurs correspondent au changement de température moyen entre 1980 et 2016 et les graphiques représentent la variation du taux de changement de température sur des périodes glissantes de dix ans centrées sur 1979, 1984, 1989, 1994, 1999, 2004, 2009, 2014.

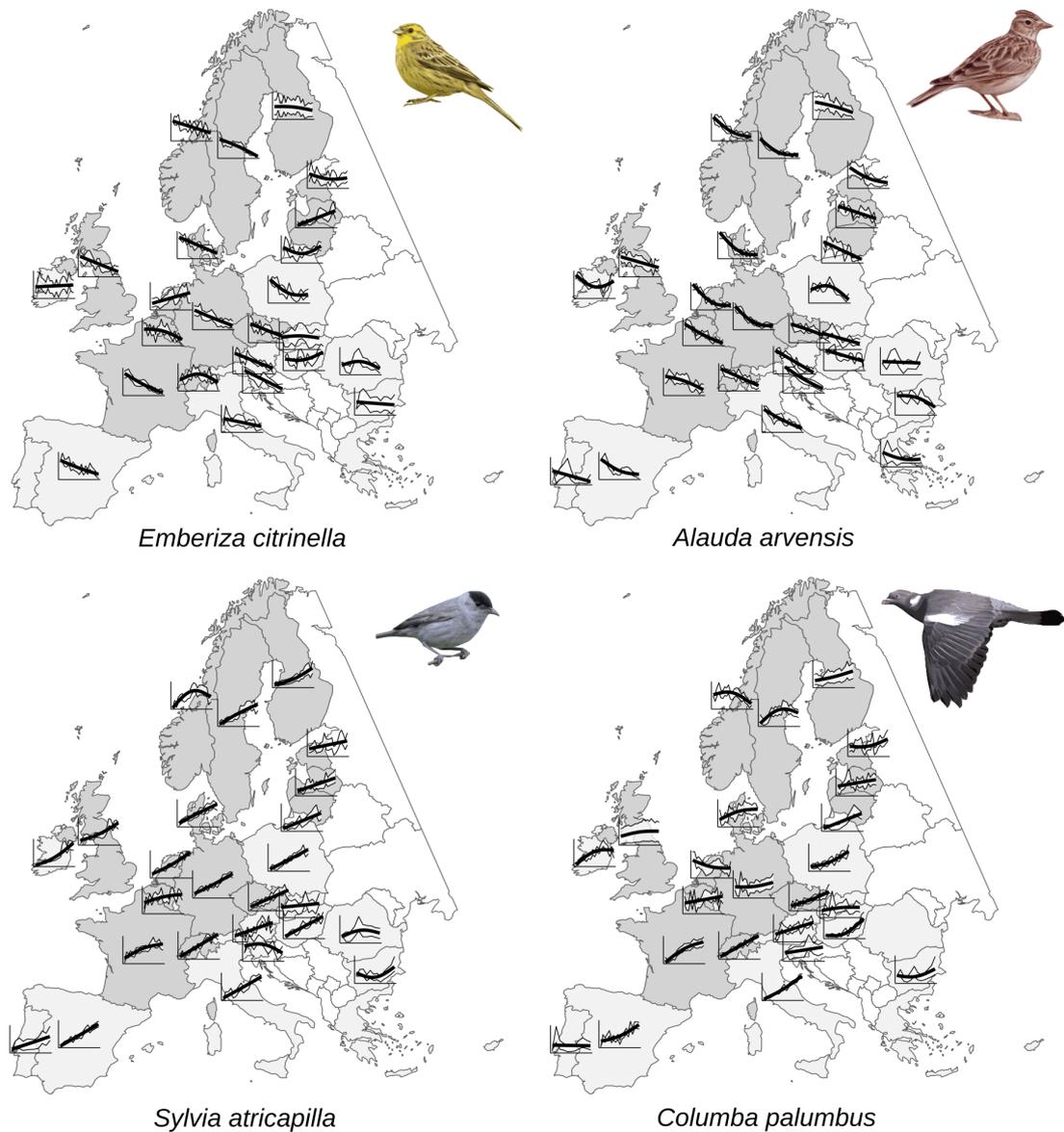


FIGURE S12 – Trajectoires par pays du Bruant jaune *Emberiza citrinella*, de l'Alouette des champs *Alauda arvensis*, de la Fauvette à tête noire *Sylvia atricapilla* et du Pigeon ramier *Columba palumbus* dans les pays européens au cours des dernières décennies. La trajectoire principale est représentée par une ligne noire et les données avec les erreurs standard sont indiquées en blanc. Le Bruant jaune a connu des tendances essentiellement négatives, mais dans certains pays (par exemple les Pays-Bas ou la Lettonie), les populations ont augmenté. Au contraire, l'Alouette des champs n'a connu que des tendances négatives dans tous les pays. La Fauvette à tête noire et le Pigeon ramier sont en augmentation dans presque tous les pays. Les pays en gris sont impliqués dans le PPSOC. Les données sont disponibles au moins de 1996 à 2016 dans 14 pays (gris) et après 1996 pour les autres (gris clair).

Matériel supplémentaire 7

La taille des exploitations agricoles, qui est un indicateur de la simplification du paysage agricole, a été reconstituée à partir de la surface agricole utilisée (SAU) et du nombre d'exploitations agricoles entre 2005 et 2016 (2005, 2007, 2010, 2013 et 2016). L'augmentation de la taille des unités de production agricoles, ainsi que l'utilisation de pesticides et d'engrais, représentent les deux principaux processus de l'intensification agricole. 10 séries temporelle d'espèces ont été impactées par la dynamique de la taille des exploitations (4 négativement et 6 positivement). Un nombre aussi faible d'espèces affectées peut être en partie dû à la limitation des données, et l'effet global est difficile à estimer, même via l'analyse des tendances (Fig. S13).

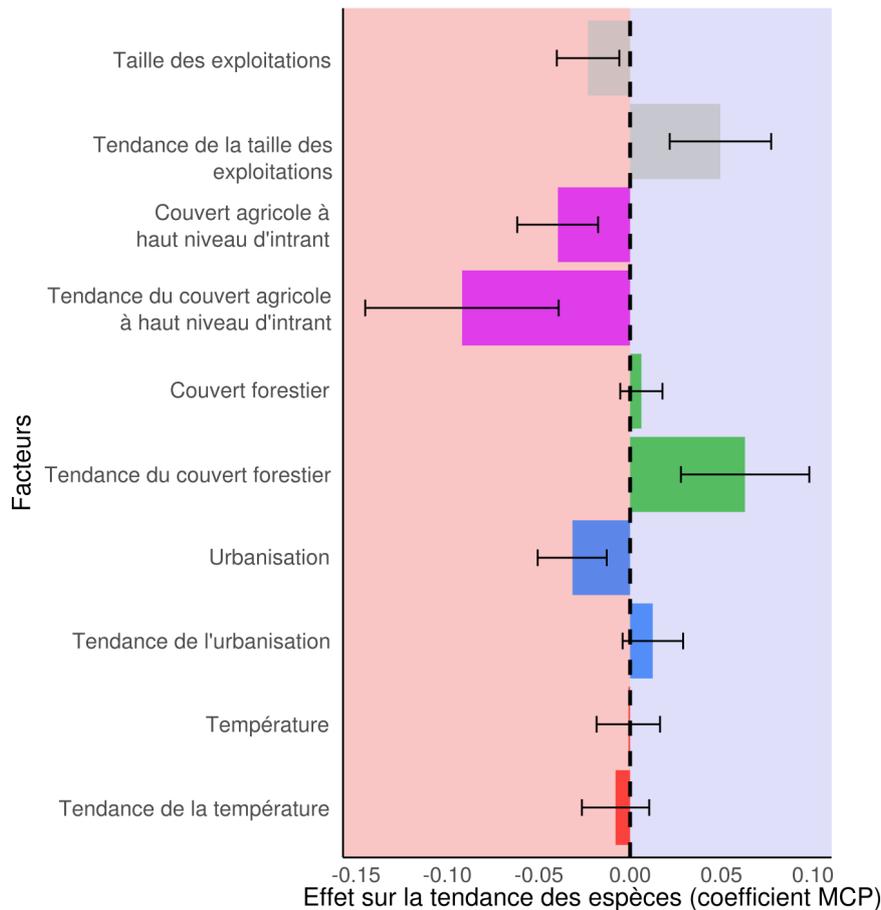


FIGURE S13 – Effets de la taille des exploitations, de la couverture agricole à haut niveau d'intrants, de la couverture forestière, de l'urbanisation, de la température et de leurs tendances sur les tendances des espèces. Les intervalles de confiance aCB sont affichés.

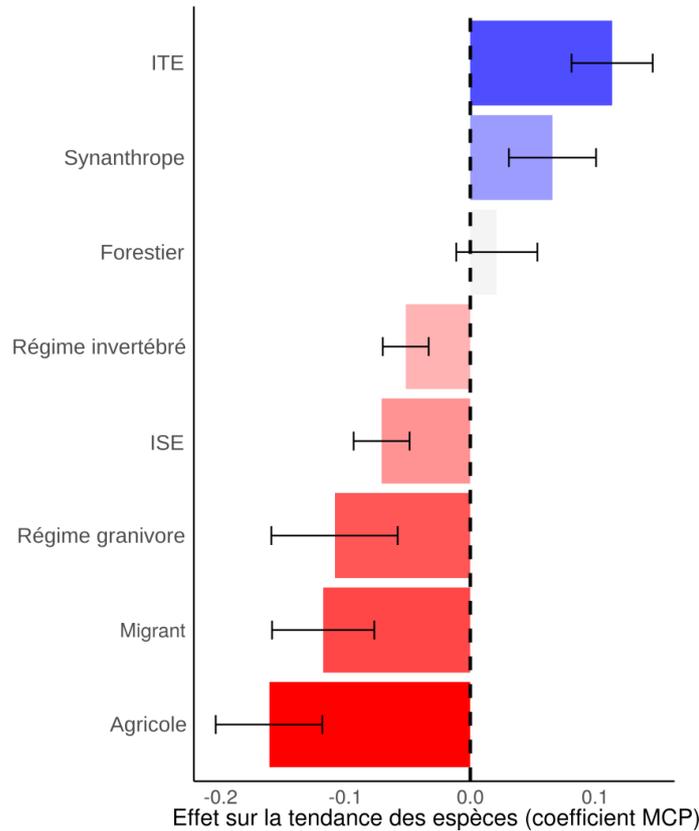


FIGURE S14 – Syndrome de trait. Les tendances des espèces entre 1996 et 2016 dans les 14 pays européens sont affectées par la préférence thermique des espèces, leur spécialisation, leur régime alimentaire et leur habitat. Les espèces d'oiseaux agricoles, migrantes, granivores et celles dont le régime alimentaire est basé sur les invertébrés sont plus enclines à diminuer. Les espèces spécialistes de l'habitat présentent également des tendances significativement plus faibles que les généralistes, de même que les espèces vivant dans les milieux froids par rapport à celles vivant dans les milieux chauds et les espèces urbaines sont plus enclines à augmenter.

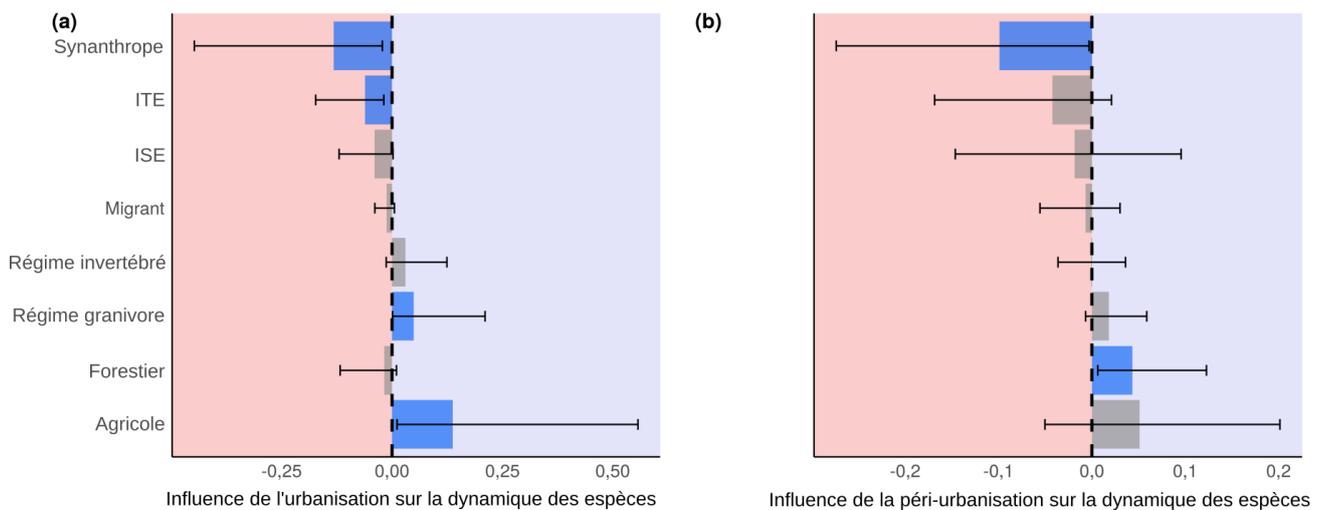


FIGURE S15 – Influences des facteurs sur la dynamique et les caractéristiques des espèces : a) tissu urbain (continu et discontinu), b) autres surfaces artificielles (unités industrielles, commerciales et de transport, chantiers de construction, zones végétalisées artificielles et non agricoles). Les effets non-significatifs sont indiqués en gris, les effets négatifs sont indiqués dans la zone rouge pâle et les effets positifs sont indiqués dans la zone bleue pâle. Les intervalles de confiance aCB sont affichés.

Annexe 3

Matériel supplémentaire 1

Ensemble des 109 espèce représentant 99 % de l'abondance totale

Acrocephalus palustris, *Acrocephalus schoenobaenus*, *Acrocephalus scirpaceus*, *Aegithalos caudatus*, *Alauda arvensis*, *Alectoris rufa*, *Anas platyrhynchos*, *Anthus pratensis*, *Anthus trivialis*, *Apus apus*, *Ardea cinerea*, *Buteo buteo*, *Carduelis carduelis*, *Chloris chloris*, *Certhia brachydactyla*, *Certhia familiaris*, *Cettia cetti*, *Cisticola juncidis*, *Coccothraustes coccothraustes*, *Coloeus monedula*, *Columba livia*, *Columba oenas*, *Columba palumbus*, *Corvus corone*, *Corvus frugilegus*, *Coturnix coturnix*, *Cuculus canorus*, *Cyanistes caeruleus*, *Cygnus olor*, *Delichon urbicum*, *Dendrocopos major*, *Dendrocoptes medius*, *Dryobates minor*, *Dryocopus martius*, *Emberiza calandra*, *Emberiza cia*, *Emberiza cirlus*, *Emberiza citrinella*, *Emberiza schoeniclus*, *Erithacus rubecula*, *Falco tinnunculus*, *Fringilla coelebs*, *Fulica atra*, *Galerida cristata*, *Gallinula chloropus*, *Garrulus glandarius*, *Hippolais polyglotta*, *Hirundo rustica*, *Jynx torquilla*, *Lanius collurio*, *Larus argentatus*, *Larus ridibundus*, *Linaria cannabina*, *Locustella naevia*, *Lophophanes cristatus*, *Loxia curvirostra*, *Lullula arborea*, *Luscinia megarhynchos*, *Merops apiaster*, *Milvus migrans*, *Motacilla alba*, *Motacilla cinerea*, *Motacilla flava*, *Muscicapa striata*, *Oenanthe oenanthe*, *Oriolus oriolus*, *Perdix perdix*, *Periparus ater*, *Parus major*, *Passer domesticus*, *Passer montanus*, *Phasianus colchicus*, *Phoenicurus ochruros*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Phylloscopus bonelli*, *Phylloscopus collybita*, *Phylloscopus sibilatrix*, *Phylloscopus trochilus*, *Pica pica*, *Picus viridis*, *Podiceps cristatus*, *Poecile montanus*, *Poecile palustris*, *Prunella modularis*, *Pyrrhula pyrrhula*, *Regulus ignicapilla*, *Regulus regulus*, *Saxicola rubetra*, *Saxicola torquatus*, *Serinus serinus*, *Sitta europaea*, *Streptopelia decaocto*, *Streptopelia turtur*, *Sturnus vulgaris*, *Sylvia atricapilla*, *Sylvia borin*, *Sylvia cantillans*, *Sylvia communis*, *Sylvia curruca*, *Sylvia melanocephala*, *Sylvia undata*, *Tadorna tadorna*, *Turdus pilaris*, *Troglodytes troglodytes*, *Turdus merula*, *Turdus philomelos*, *Turdus viscivorus*, *Upupa epops*, *Vanellus vanellus*

Classe initiale d'habitat	Habitat relevé	Classe dans l'étude	Type principal
Forêt	Forêt de feuillus	Forêt de feuillus	Forestier
Forêt	Forêt de conifères	Forêt de conifères	
Forêt	Forêt mixte	Forêt mixte	
Buissons	Jeune forêt de régénération	Jeune forêt	
Buissons	Buissons calcicoles	Buissons	
Buissons	Lande		
Buissons	Autres zones de broussailles		
Buissons	Jeune taillis	Taillis	
Buissons	Nouvelle plantation		
Buissons	Coupe à blanc		
Pelouses et landes	Pelouse calcaire sèche	Pelouse sèche	
Pelouses et landes	Autres pelouses sèches		
Pelouses et landes	Lande herbacée	Bruyère	
Pelouses et landes	Lande de bruyère		
Pelouses et landes	Pelouse humide naturelle	Marais	
Pelouses et landes	Pelouse inondée/marais pâturé		
Pelouses et landes	Roselière		
Pelouses et landes	Autres marais ouverts		
Pelouses et landes	Marais salants		
Pelouses et landes	Tourbières		
Pelouses et landes	Marais salé		
Milieux agricoles	Prairie cultivée	Prairie cultivée	Agricole
Milieux agricoles	Prairie non cultivée	Prairie non cultivée	
Milieux agricoles	Mixité prairie / culture	Mixité prairie / culture	
Milieux agricoles	Grandes cultures	Grandes cultures	
Milieux agricoles	Verger / vignes / maraîchers	Culture permanente	
Milieux agricoles	Autres types de cultures		
Milieux bâtis ou urbanisés	Urbain	urbaine	Urbain
Milieux bâtis ou urbanisés	Suburbain	Suburbain	
Milieux bâtis ou urbanisés	Rural	Rural	
Milieux aquatiques	Mare	Aquatique	
Milieux aquatiques	Petit étang		
Milieux aquatiques	Lac/réservoir		
Milieux aquatiques	Réservoir		
Milieux aquatiques	Carrière de gravier, de sable...		
Milieux aquatiques	Ruisseau		
Milieux aquatiques	Rivière		
Milieux aquatiques	Fossé inondé		
Milieux aquatiques	Petit canal		
Milieux aquatiques	Grand canal		
Milieux aquatiques	Eaux saumâtres		
Milieux aquatiques	Fleuve/rivière large		
Rochers	Falaise	Roches nues	
Rochers	Éboulis, pente rocheuse		
Rochers	Pavement calcaire		
Rochers	Autres sols rocheux		
Rochers	Carrière		
Rochers	Mine/abîme/terril		
Rochers	Grotte		
Rochers	Dune		

TABLEAU S1 – Classes et types d'habitat du STOC. Classe initiale et habitat relevé dans le STOC. Classes utilisées pour l'étude, consistant en un regroupement des 50 habitats initiaux en 19 classes. Types principaux regroupant les trois grandes classes d'habitat : milieux forestier, agricoles et urbains.

Matériel supplémentaire 2

Structure de clique

De nombreux indices alternatifs de réseau sont disponibles pour étudier la complexité ou la structure d'un réseau (LANDI et collab., 2018; MARIANI et collab., 2019; MAY, 1974). Par exemple, la distribution des degrés ou la connectance révèlent respectivement des espèces densément associées ou des réseaux avec une forte densité d'associations. De plus, les motifs, définis comme des schémas récurrents d'interconnexions (MILO et collab., 2002; SHEN-ORR et collab., 2002) peuvent révéler différents types de réseaux. Ici, nous avons choisi de nous concentrer sur les cliques pour évaluer si les réseaux étaient structurés comme des ensembles d'espèces étroitement liés (PATTILLO et collab., 2013). Nous avons donc étendu le concept de transitivité (ou coefficient de regroupement), correspondant au rapport entre le nombre de 3-cliques observées (3 espèces interconnectées) et le nombre maximal possible de 3-cliques (BARRAT et WEIGT, 2000; WATTS et STROGATZ, 1998), en utilisant des cliques avec trois espèces et plus.

Exemples de réseaux

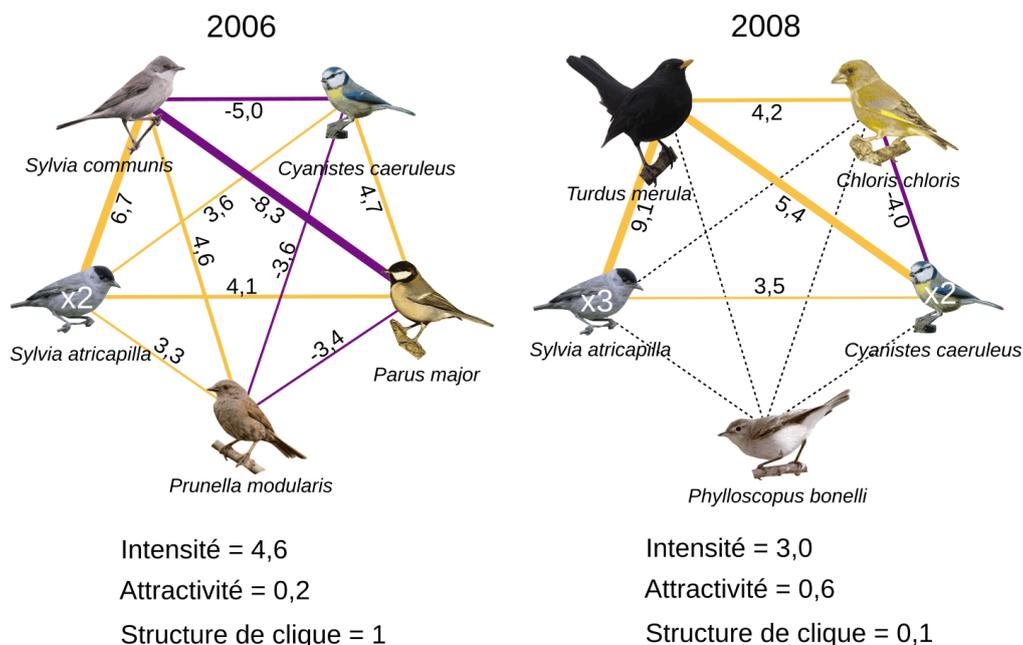


FIGURE S1 – Réseaux d'associations entre espèces en 2006 et en 2008 à partir d'un point d'échantillonnage situé dans un champ ouvert dans la région atlantique. Trois espèces (la Fauvette grisette *Sylvia communis*, l'Accenteur mouchet *Prunella modularis* et la Mésange charbonnière *Parus major*) initialement observées en 2006 n'ont pas été vues en 2008. Trois nouvelles espèces ont été observées en 2008 : le Merle noir *Turdus merula*, le Verdier d'Europe *Chloris chloris* et le Pouillot de Bonelli *Phylloscopus bonelli*. Les associations positives sont représentées en orange clair et les associations négatives en violet foncé. Les associations non-significatives sont représentées par des lignes pointillées. Les valeurs des associations entre paires d'espèces sont indiquées et, pour chaque espèce, le nombre d'individus est précisé lorsqu'il est supérieur à 1. Entre 2006 et 2008, la force moyenne des associations et la structure des cliques ont diminué tandis que le nombre d'associations positives a augmenté de manière relative.

Matériel supplémentaire 3

Variations spatiales et temporelles des indices de réseaux et de la β -diversité

L'intensité (c'est-à-dire la force d'association moyenne dans le réseau) est élevée en Méditerranée (sud-est) (Fig. S3). L'attractivité (c'est-à-dire le rapport entre les associations positives et négatives) est négative dans la plupart des régions

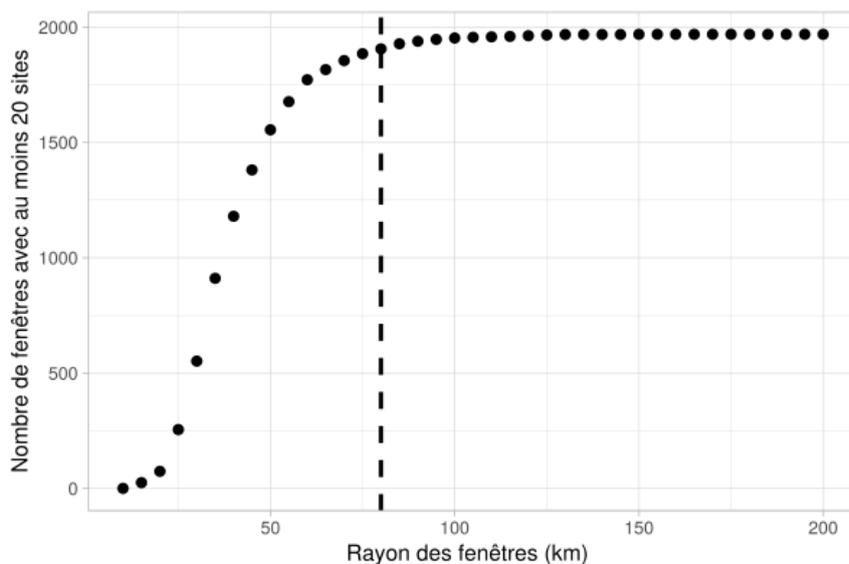


FIGURE S2 – Nombre de fenêtres spatiales avec au moins 20 sites en fonction du rayon de la fenêtre. La ligne pointillée montre le rayon sélectionné (80 km).

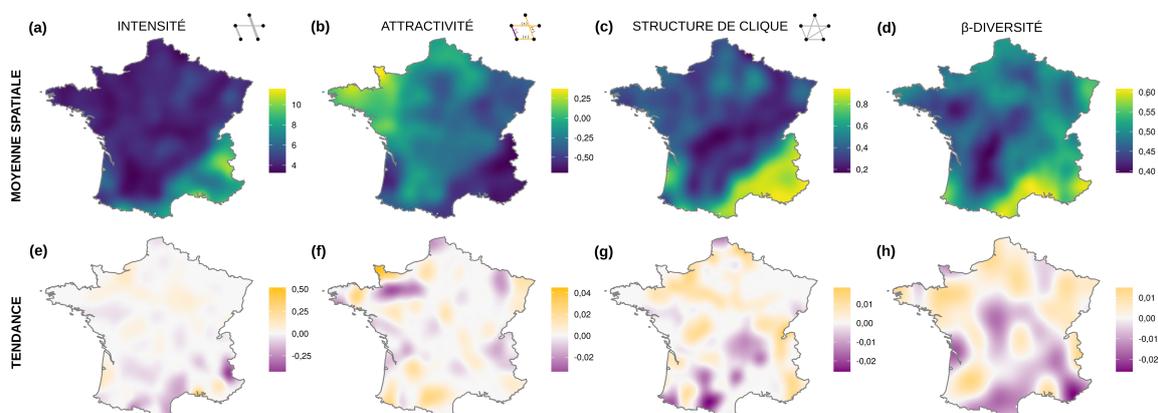


FIGURE S3 – Distribution spatiale de trois indices des réseaux d’association et de la β -diversité des communautés d’oiseaux. Première ligne : Valeurs spatiales moyennes (2001 à 2017) de (a) l’intensité, (b) l’attractivité, (c) la structure de clique et (d) la β -diversité. Les valeurs faibles sont représentées en bleu foncé et les valeurs élevées en jaune clair. Deuxième ligne : distribution spatiale des tendances temporelles de (e) l’intensité, (f) l’attractivité, (g) la structure de clique des réseaux d’association entre 2001 et 2017 et (h) la tendance de la β -diversité dans les communautés d’oiseaux entre 2001 et 2017. Les valeurs négatives sont représentées en violet foncé, les valeurs nulles en gris et les valeurs positives en orange clair.

de l’est de la France. La structure de clique (c’est-à-dire le rapport entre les cliques existantes et les cliques possibles) est faible dans la plupart des régions de France, à l’exception des régions méditerranéenne et alpine (sud-est).

La tendance temporelle de l’intensité a augmenté dans les régions du nord et diminué dans les régions du sud. Les changements temporels de l’attractivité sont distribués de manière plus hétérogène. La structure de clique a diminué dans le centre-sud et le sud-ouest de la France mais a augmenté ailleurs.

La β -diversité présente des valeurs plus élevées dans la région méditerranéenne (sud-est), et plus généralement dans l’est de la France, que dans les autres régions. La distribution spatiale des tendances de la β -diversité montre une diminution importante dans les régions du sud et une faible augmentation dans les régions du nord et de l’ouest.

Nous avons trouvé des relations similaires entre les indices de réseau pour une taille de fenêtre spatiale allant de 60 km à 100 km de rayon (Fig. S5). La relation positive entre l’intensité et la structure de clique est restée constante. La relation entre l’intensité et l’attractivité est restée négative, tout comme la relation entre la structure de clique et l’attractivité. Des relations similaires ont été trouvées en utilisant les tendances temporelles.

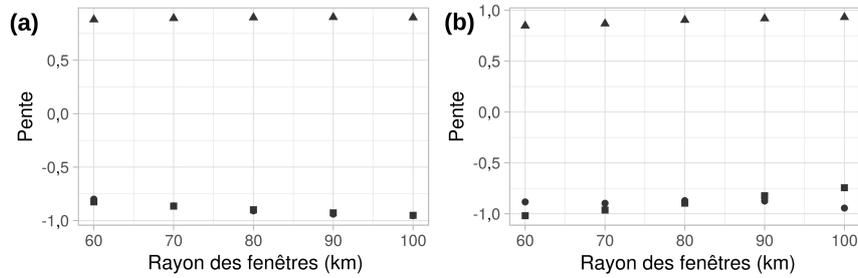


FIGURE S4 – Coefficient de régression linéaire entre les indices de réseau calculés à l'échelle locale (c'est-à-dire du site) (rayon de la fenêtre = 0) et pour chaque taille de fenêtre, dans l'espace (a) et sur la tendance des indices (b). Coefficient de régression linéaire entre l'intensité et la structure de clique (▲), l'intensité et l'attractivité (●) et l'attractivité et la structure de clique (■).

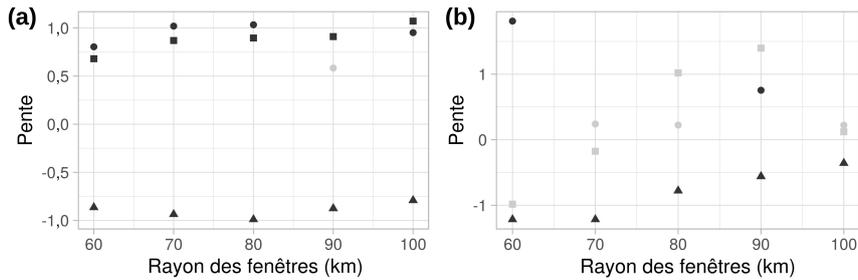


FIGURE S5 – Coefficients de régression linéaire entre les indices de réseau et la β -diversité (a) et entre leurs tendances (b) calculés pour chaque taille de fenêtre spatiale. Coefficient de régression linéaire entre la β -diversité et l'attractivité (▲), l'intensité (●) et la structure de clique (■). Les valeurs non-significatives sont en gris.

Nous avons trouvé des relations similaires entre les indices de réseau et la β -diversité pour une taille de fenêtre allant de 60 km à 100 km de rayon (Fig. S5). La relation positive entre l'intensité et la β -diversité est restée constante (non-significative uniquement pour une taille de fenêtre de 90 km). La relation entre l'attractivité et la biodiversité est restée négative et la relation entre la structure de clique et la biodiversité est restée positive. Une relation négative a également été trouvée entre l'attractivité et la β -diversité en utilisant les tendances temporelles. Et à l'exception d'une fenêtre de 90 km, les relations temporelles entre l'intensité et la diversité β ou entre la structure de clique et la diversité β restent non-significatives.

Matériel supplémentaire 4

β -diversité, richesse spécifique et indices de réseau

Afin de vérifier si les indices de réseau et la β -diversité étaient intrinsèquement liés, c'est-à-dire redondants sur le plan mathématique, nous avons utilisé deux approches pour mesurer leur possible redondance : une approche par simulation et une approche par permutation.

Simulation

L'approche par simulation permet de déceler la redondance potentielle qui aurait pu émerger des modèles de cooccurrence. Si certaines espèces coexistent peu avec d'autres, cela peut se refléter à la fois dans le calcul des associations (associations négatives) et dans l'originalité de la communauté à laquelle elles appartiennent (conduisant à une forte β -diversité). Cette relation entre la β -diversité et les associations qui serait due aux patrons de cooccurrence pourrait avoir un impact sur le lien entre la β -diversité et les indices de réseau. Dans ce cas, la β -diversité et les indices de réseau

seraient redondants et le lien observé entre eux serait trivial. Si c'est le cas, cependant, la relation devrait également être observée dans des données simulées.

Nous avons donc utilisé des données simulées imitant les données de cooccurrence des espèces et nous avons calculé les associations, les indices de réseau et la β -diversité sur ces données simulées. L'ensemble de données simulées est composé de l'abondance de 15 espèces réparties dans 400 sites (10 points d'échantillonnage par site). Chaque site a des données sur 5 pas de temps donc 5 années tirées au hasard entre 2001 et 2017. Un seul habitat et une seule région biogéographique sont considérés. Les sites sont situés sur une grille carrée (285 x 285 km), centrée sur la France, et équidistants de 15 km. Les associations entre espèces ont été définies comme dans la figure S6 pour agréger et séparer les espèces et les valeurs d'association ont ensuite été obtenues par le biais de la méthode présentée dans le texte principal. Les indices de réseau et la biodiversité ont ensuite été calculés à partir de ces données simulées et comparés à l'aide du même modèle que celui décrit dans le texte principal.

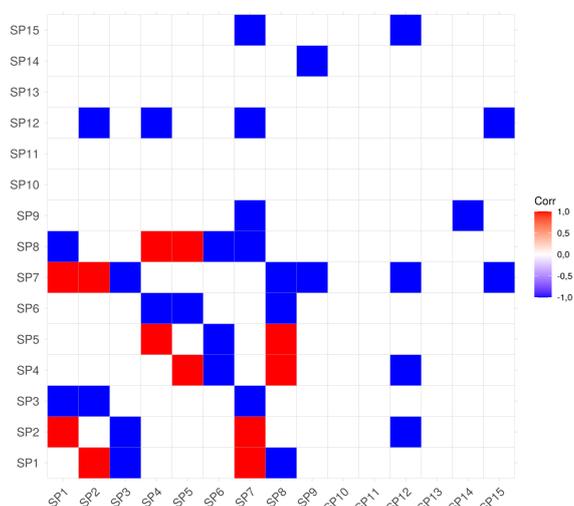


FIGURE S6 – Associations simulées entre espèces simulées. Les associations négatives sont représentées en bleu et les associations positives en rouge.

Dans l'ensemble, nous avons constaté que les indices de réseau simulés n'étaient pas liés à la diversité β ni dans l'espace ni dans le temps (Fig. S7).

Permutation

Nous avons utilisé une approche par permutation pour compléter l'approche par simulation. Les données simulées ont été construites pour imiter les données originales mais elles peuvent toujours être considérées comme simplifiées par rapport aux données originales, alors que les données permutées ont les mêmes caractéristiques que les données originales. Pour obtenir des données permutées, nous avons mélangé l'identité des espèces entre tous les points d'échantillonnage, en maintenant constant le nombre d'espèces dans chaque point d'échantillonnage. Nous avons utilisé les associations d'espèces significatives calculées sur les données originales pour reconstruire les réseaux d'associations d'espèces permutés. Nous avons calculé les indices de réseau et la diversité β sur les communautés permutées et nous avons analysé leur relation en utilisant le même modèle que celui décrit dans le texte principal.

Nous avons constaté que les valeurs de la β -diversité pour les données permutées étaient inférieures aux données

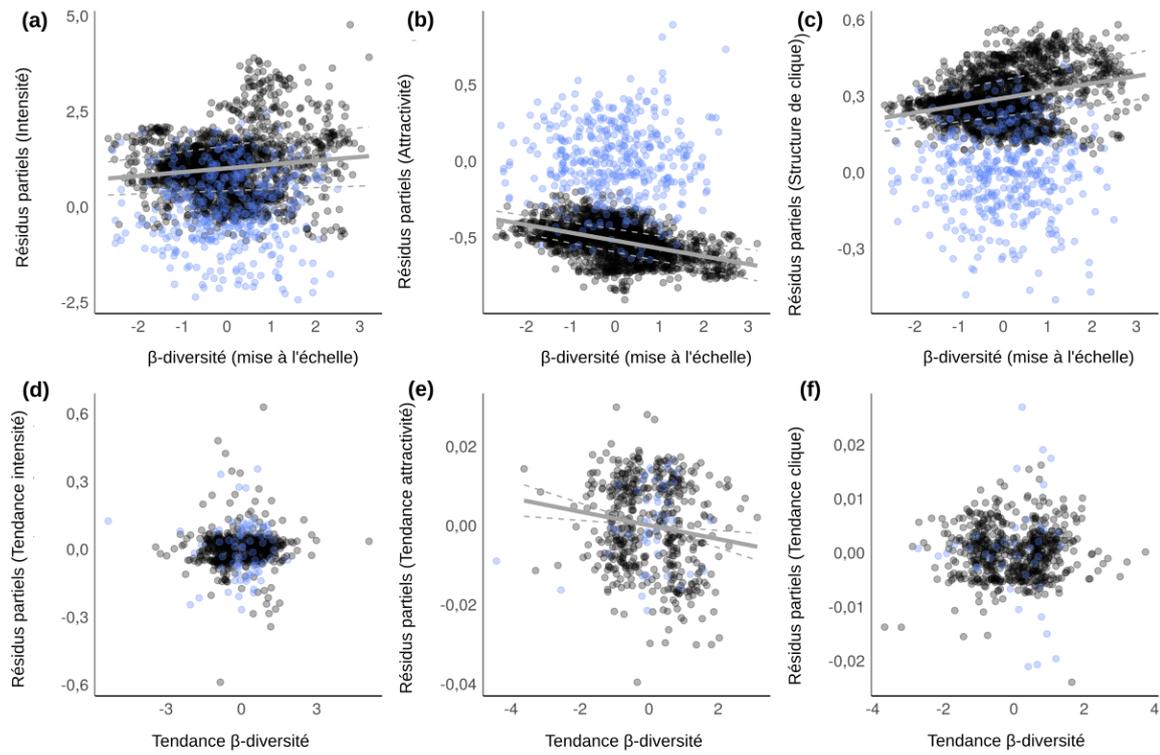


FIGURE S7 – Relation entre les indices de réseau calculés sur les données simulées (points bleus) et sur les données originales (points noirs). Seules les relations significatives sont indiquées par des lignes continues avec des intervalles de confiance en pointillés.

originales, comme prévu en raison de la permutation. Les indices de réseau permutés sont liés à la β -diversité de manière opposée par rapport à la relation obtenue avec les données originales (Fig. S8), à l'exception de l'attractivité dans le temps.

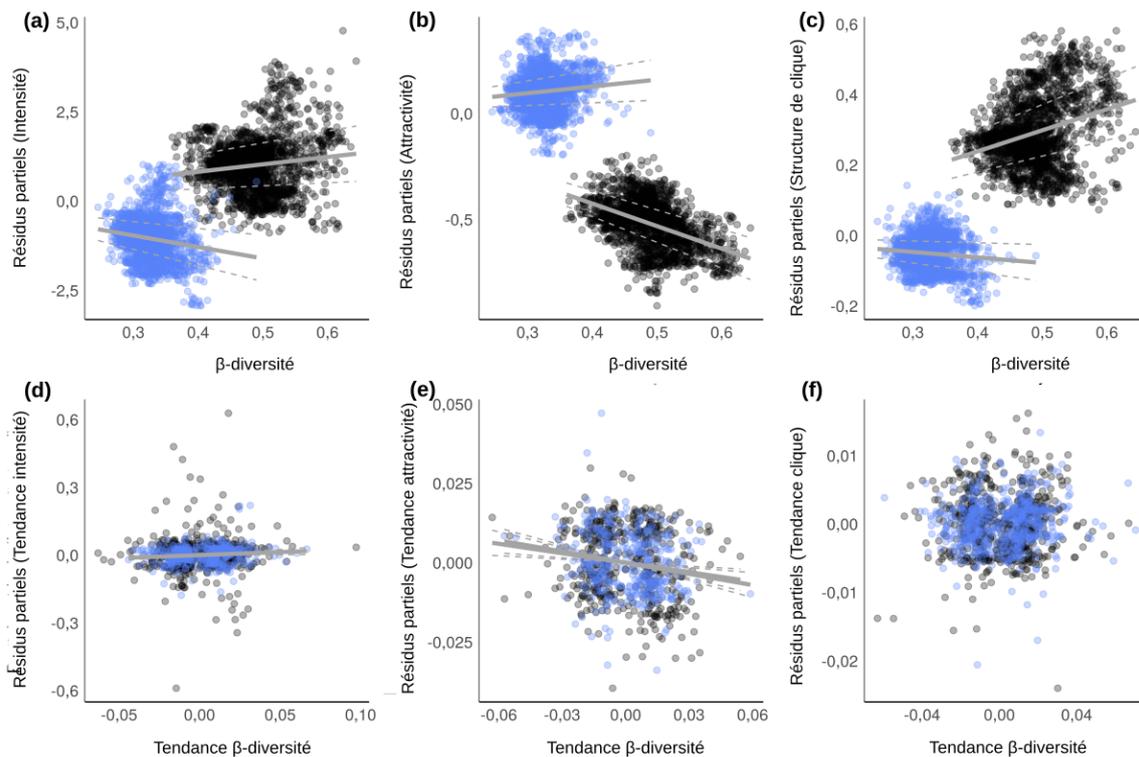


FIGURE S8 – Relation entre les indices de réseau calculés sur les données permuées (points bleus) et sur les données originales (points noirs). Seules les relations significatives sont indiquées par des lignes continues avec des intervalles de confiance en pointillés.

Matériel supplémentaire 5

Fichier R data disponible en ligne <https://datadryad.org/stash/dataset/doi:10.5061/dryad.c2fqz616h>.

Matériel supplémentaire 6

Dans l'ensemble, en tenant compte de la richesse spécifique, nous avons constaté que la β -diversité était négativement liée à l'IGC dans l'espace (pente = $-4,10^{-3}$, écart-type = $1,10^{-3}$, t-value = -7, p-value < 0,05, df = 1943, r^2 ajusté = 0,63) et le temps (pente = -0,03, écart-type = 0,01, t-value = -5, p-value < 0,05, df = 1296, r^2 ajusté = 0,06) (Fig. S9), ce qui signifie que plus la composition des communautés est originale, plus les communautés sont composées de spécialistes de l'habitat. En d'autres termes, plus l'homogénéisation biotique est importante (faible β -diversité), plus les communautés formées de généralistes de l'habitat sont nombreuses. Cela ne s'est toutefois pas vérifié dans les zones forestières où la β -diversité n'est pas liée au nombre relatif de généralistes dans les communautés (pente = $-1,10^{-3}$, écart-type = $1,10^{-3}$, t-value = -1, p-value = 0,31, df = 548, r^2 ajusté = 0,51), contrairement aux milieux agricoles (pente = $-4,10^{-3}$, écart-type = $1,10^{-3}$, t-value = -4, p-value < 0,05, df = 987, r^2 ajusté = 0,61) ou aux milieux urbanisés (pente = $-7,10^{-3}$, écart-type = $2,10^{-3}$, t-value = -4, p-value < 0,05, df = 221, r^2 ajusté = 0,72).

Si l'on tient compte de la richesse spécifique, la diversité des espèces est plus élevée dans les forêts (Fig. S10) que dans les autres habitats (référence : agricole, estimation = $6,9.10^{-3}$, écart-type = $1,6.10^{-3}$, t = 4, p-value < 0,05). La β -diversité dans les milieux urbanisés est intermédiaire entre les milieux forestiers et agricoles (référence : agricole, estimation = $6,7.10^{-3}$, écart-type = $2,2.10^{-3}$, t = 3, p-value < 0,05).

En contrôlant la richesse spécifique, l'IGC a été trouvé plus élevé dans les milieux forestiers (Fig. S11) que dans les

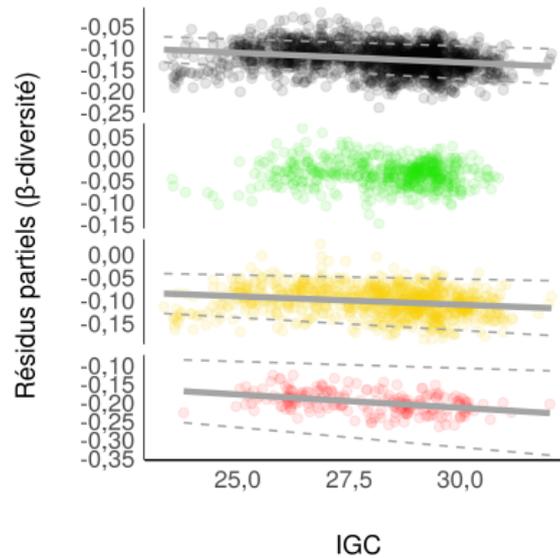


FIGURE S9 – Relation entre la β -diversité et l'IGC dans l'espace, pour tous les habitats (points noirs), les milieux forestiers (points verts), les milieux agricoles (points jaunes) et les milieux urbanisés (points rouges). Les points correspondent aux résidus partiels des modèles de régression en fonctions des variables explicatives et les lignes de régression (lignes continues) avec les intervalles de confiance (lignes pointillées) sont indiquées lorsqu'elles sont significatives.

autres habitats (référence : agricole, estimation = 0,24, écart-type = 0,06, $t = 4$, p -value < 0,05). L'IGC dans les milieux urbanisés est plus faible que dans les autres habitats (référence : agricole, estimation = -0,24, type d'écart = 0,08, $t = -3$, p -value < 0,05).

La β -diversité calculée comme la composante de remplacement des espèces et donc indépendante de la composante d'imbrication est tout de même négativement liée à la richesse spécifique (Fig. S12) (pente = -0,015, écart-type = 0,001, valeur $t = -17$, p -value < 0,05, $df = 1943$, r^2 ajusté = 0,62).

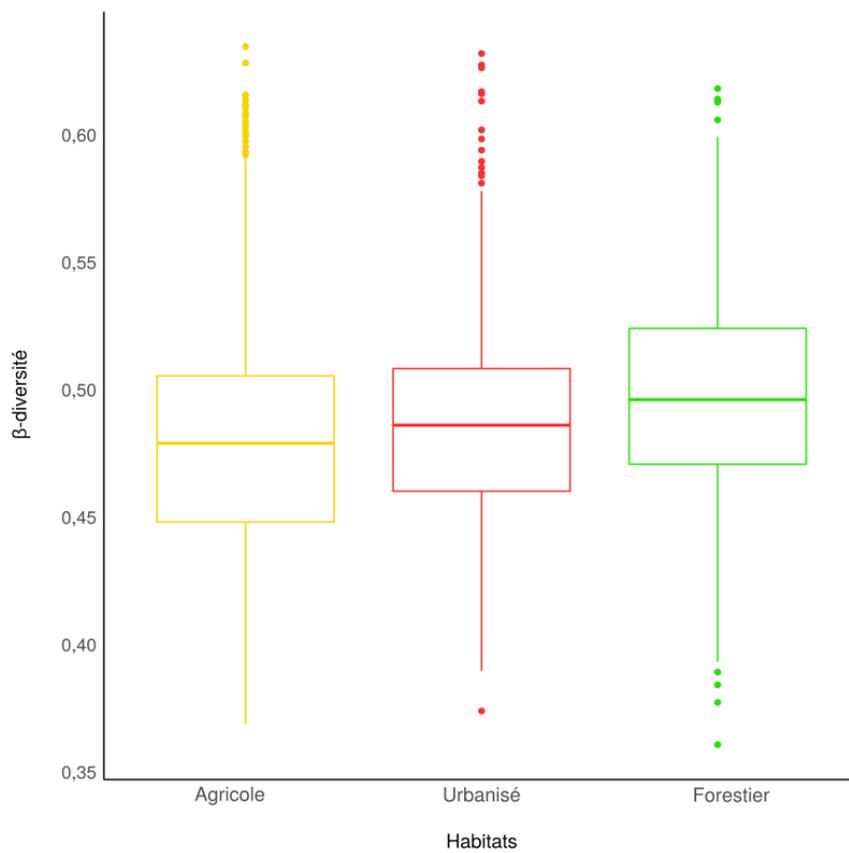
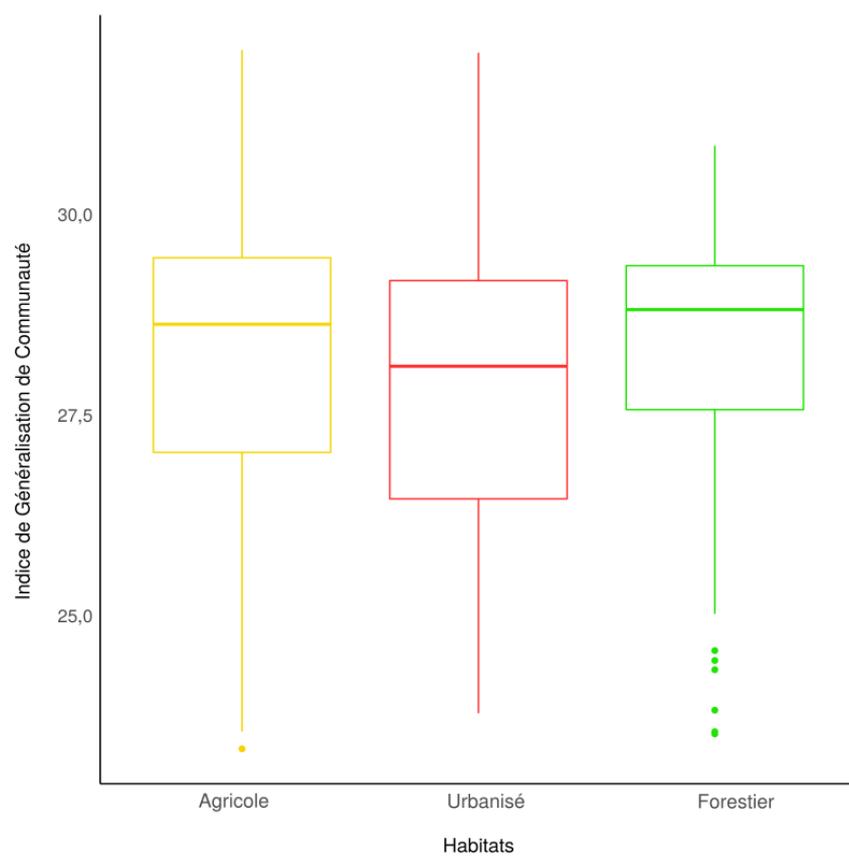
FIGURE S10 – β -diversité dans les trois principaux types d'habitat.

FIGURE S11 – IGC dans les trois principaux types d'habitat.

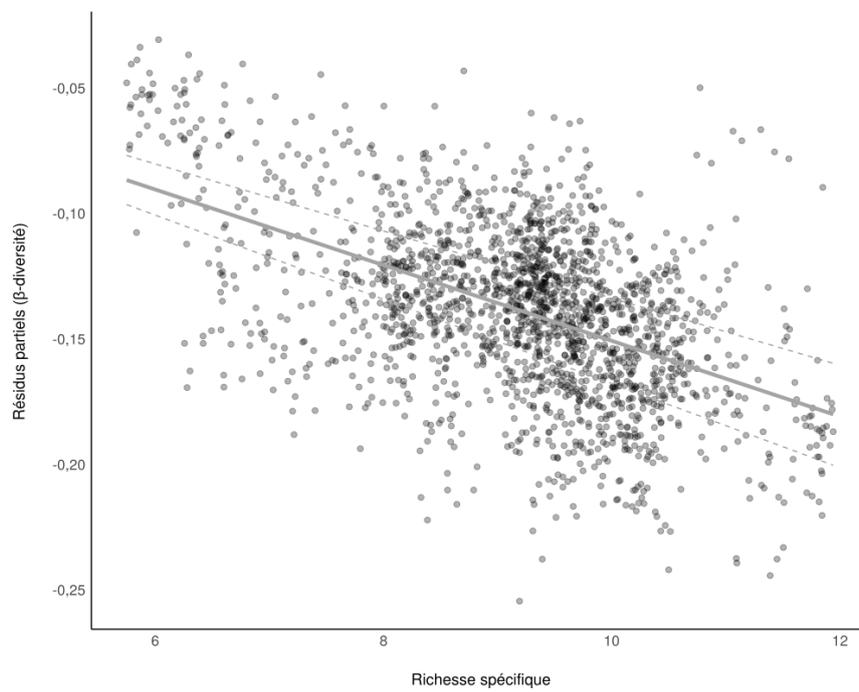


FIGURE S12 – Relation entre la β -diversité et la richesse spécifique. Les points correspondent aux résidus partiels du MAGM. La ligne de régression est représentée par la ligne continue avec les intervalles de confiance en pointillés.

Matériel supplémentaire 7

Dissimilarité fonctionnelle entre espèces

La dissimilarité fonctionnelle a été estimée à l'aide des traits d'histoire de vie des oiseaux du Paléarctique (STORCHOVÁ et HOŘÁK, 2018) regroupant traits fonctionnels (longueurs de l'oiseau, de l'aile, de la queue, du bec, du tarse, poids, dimorphisme sexuel, taille de la ponte, couvées par an, longueur, largeur et poids de l'œuf, type de jeune, association pendant la nidification, type de nid, construction du nid, système d'accouplement, période d'incubation, sexe d'incubation, territorialité, stratégie de migration (sédentaire, facultative, migrant à courte ou longue distance)), régime alimentaire (au moins 10 % de ce régime pendant la saison de reproduction folivore, frugivore, granivore, basé sur les arthropodes, sur les autres invertébrés, sur les poissons, sur les autres vertébrés, charognard, omnivore) et exigences en matière d'habitat (zone de reproduction avec forêt de feuillus, forêt de conifères, bois, arbustes, savane, toundra, prairie, prairies de montagne, roseaux, marécages, désert, eau douce, mer, rochers, zones urbanisées).

Ces traits sont utilisés pour calculer une matrice de distance fonctionnelle initiale entre paires d'espèces (MOUCHET et collab., 2010) via une distance de Gower (GOWER, 1971). Puis le meilleur dendrogramme consensuel est obtenu en calculant toutes les combinaisons des algorithmes de classification et en comparant les matrices de distance fonctionnelle ainsi obtenues à la matrice de distance originale tout en contrôlant que cette distance ne soit pas trop élevée via l'indice de qualité d'ajustement à la norme 2 (MÉRIGOT et collab., 2010). Nous avons donc utilisé l'algorithme des groupes de paires non pondérés utilisant la moyenne arithmétique (*en anglais*, UPGMA) (norme 2=3,39, seuil=3,47) qui a fourni le meilleur dendrogramme consensuel, et à partir de ce dendrogramme, nous avons calculé la distance fonctionnelle cophénétique (SOKAL et ROHLF, 1962) entre les espèces, appelée ci-après *dissimilarité fonctionnelle*.

Diversité fonctionnelle des communautés

Nous avons calculé la diversité fonctionnelle moyenne de chaque communauté (DFC) en utilisant une moyenne pondérée par communauté de la dissimilarité fonctionnelle entre les paires d'espèces (obtenue comme expliqué ci-dessus). Nous avons ensuite analysé la différence de DFC entre les trois principaux habitats (milieux forestiers (forêt de conifères, de feuillus ou mixte), milieux agricoles (prairies labourées et non labourées, terres agricoles mixtes, champs ouverts ou cultures) et milieux urbanisés (zones urbaines, zones périurbaines, zones rurales)).

Dans l'ensemble, en contrôlant la richesse spécifique, la DFC a été trouvée plus élevée dans les milieux urbanisés que dans les autres habitats (Fig. S13) (référence : agricole, estimation = $4,3 \cdot 10^{-3}$, écart-type = $0,8 \cdot 10^{-3}$, $t = 6$, p-value < 0,05). Le DFC était plus faible dans les milieux forestiers que dans les autres habitats (référence : agricole, estimation = $-3,7 \cdot 10^{-3}$, écart-type = $0,6 \cdot 10^{-3}$, $t = -7$, p-value < 0,05).

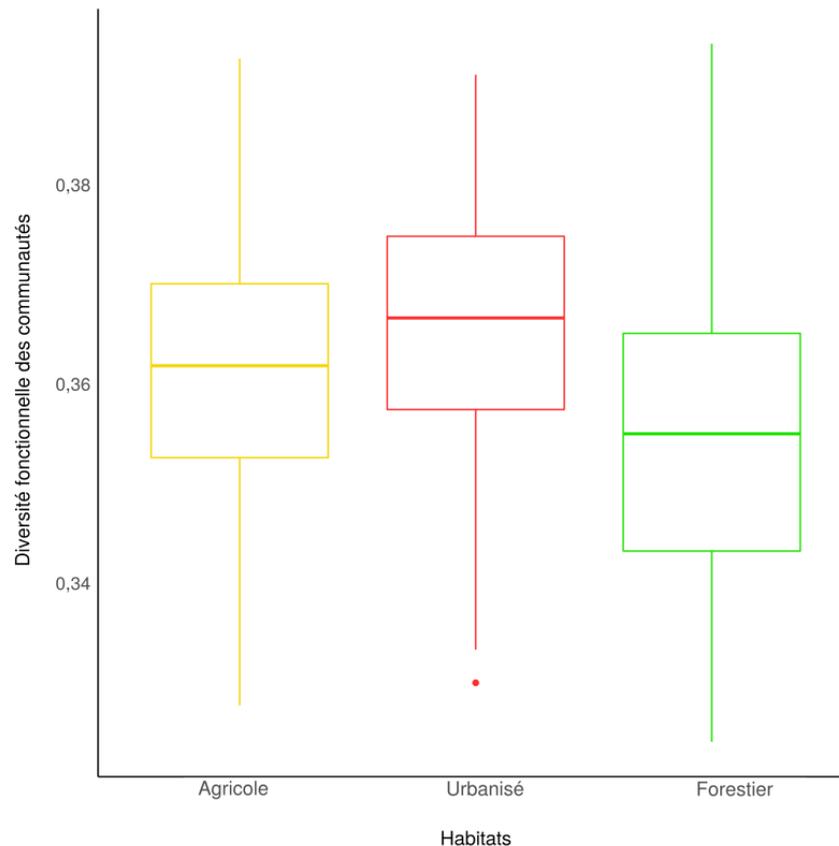


FIGURE S13 – Diversité fonctionnelle des communautés (DFC) dans chacun des trois principaux habitats, la plus élevée se trouvant dans les milieux urbanisés et la plus faible dans les milieux forestiers.

Matériel supplémentaire 8

Détails de calcul : CCC et S-map

Nous avons d'abord déterminé l'existence de l'interaction comme une relation causale entre les séries temporelles des espèces estimées par cartographie convergente croisée (CCC) (SUGIHARA et collab., 2012). L'idée derrière cette approche est que si les séries temporelles de deux espèces sont causalement liées, ces séries temporelles ont un attracteur commun. En reconstruisant les attracteurs des séries temporelles de X et Y, respectivement M_X et M_Y , il est possible de tester si M_X et M_Y sont des reconstructions empiriques du même attracteur M. Pour ce faire, on teste si, pour les plus proches voisins d'un point dans M_Y , leurs points correspondants (identifiés par l'indice temporel) sont également les plus proches voisins du point correspondant dans M_X (Fig. S14a-b). En d'autres termes, une série temporelle peut permettre de reconstituer l'autre série. En testant la capacité des valeurs d'une série temporelle à prédire l'état de l'autre, la CCC permet de retrouver la causalité entre les séries temporelles des espèces (Fig. S14c). Cependant, cette méthode nécessite des séries temporelles avec au moins 30 pas de temps. Nous avons donc utilisé la méthode CCC multispaciale (package R multispatialCCM) (CLARK et collab., 2015), permettant de déterminer la causalité dans des séries temporelles courtes. Cette méthode utilise les informations données par les répliquats spatiaux des séries temporelles courtes pour appliquer la CCC sur des pseudo-séries temporelles suffisamment longues.

La CCC nécessite une approche en trois étapes. 1) Selon le théorème de Taken, qui est au cœur de la méthode CCC, il est possible de reconstruire M_X en utilisant plusieurs décalages temporels des séries temporelles de X. Par conséquent, la première des trois étapes consiste à trouver la meilleure dimension d'intégration E pour cartographier précisément

l'attracteur original M . Comme les séries temporelles utilisées dans la CCC multispatiale proviennent de plusieurs sites, E ne peut pas être supérieur au nombre minimum de pas de temps par site n ($E \leq n - 1$ car un pas de temps doit être gardé en réserve pour la prédiction, voir étape 2). C'est pourquoi nous avons utilisé des séries temporelles avec au moins six pas de temps consécutifs, permettant à E d'être inférieur ou égal à 5. 2) Une fois le meilleur E déterminé, il faut vérifier si la dynamique est fortement influencée par le bruit, conduisant à un système purement aléatoire, ou non. Pour cela, on utilise une partie des observations pour faire des prédictions pour des observations futures et de plus en plus lointaines et on estime leur pouvoir prédictif. Si le système est non-linéaire et non-piloté par un bruit stochastique important, le pouvoir prédictif devrait diminuer avec la distance temporelle. 3) Une fois que E est déterminé et la non-linéarité vérifiée, la CCC peut être appliquée.

Nous avons appliqué la CCC multispatiale avec 300 réplicats pour la routine bootstrap en raison du temps de calcul. Cela nous a permis d'obtenir des paires d'espèces pour lesquelles la série temporelle de l'une était liée de manière causale à la série temporelle de l'autre. Nous avons considéré qu'il n'y avait pas d'association temporelle entre deux espèces si aucune n'était causalement liée à l'autre, et qu'il y avait une association temporelle entre deux espèces si l'une des espèces était causalement liée à l'autre ou si chacune des deux espèces était causalement liée à l'autre. Nous avons considéré que les espèces composant de telles paires étaient en interaction.

Nous avons enfin quantifié la valeur de l'interaction. Pour chaque paire en interaction, nous avons utilisé la méthode multivariée du S-map (DEYLE et collab., 2016; SUGIHARA, 1994) pour estimer les valeurs de l'interaction en adaptant le cadre de USHIO et collab. (2018). Dans cette méthode, un attracteur peut être reconstruit en projetant des séries temporelles causalement liées dans un espace d'état (Fig. S14d). Autrement dit, un attracteur représente l'ensemble des états du système décrits par un ensemble de séries temporelles causalement liées et décrit comment les séries temporelles sont liées dans le temps. Par définition, un attracteur est un espace topologique n -dimensionnel localement euclidien. C'est-à-dire que dans le voisinage proche d'un état de l'attracteur, les relations entre les variables sont linéaires et sont définies comme les dérivées partielles entre les variables. Le S-map correspond donc à une régression linéaire multivariée localement pondérée.

Soit $x(t) = \{x_1(t), x_2(t), \dots, x_E(t)\}$ la reconstruction de l'espace d'état à un temps donné t d'un système avec E espèces en interaction, c'est-à-dire la position de l'attracteur à t . Soit t^* un temps cible. Alors, le S-map vise à produire le meilleur modèle linéaire local C prédisant la valeur future $x_i(t^* + p)$ à partir de $x(t^*)$ comme suit :

$$\hat{x}_i(t^* + p) = C_0 + \sum_{j=1}^E C_{ij} x_j(t^*) \quad (1)$$

Chaque régression locale est ajustée à tous les vecteurs de l'espace d'état mais pondérée de sorte que plus les points d'observation $x(t_k)$ sont proches de l'état attracteur cible $x(t^*)$, plus ils aient de poids. Pour une observation donnée k , le poids est défini comme suit :

$$w_k = e^{\frac{-\theta \|x(t_k) - x(t^*)\|}{\bar{d}}} \quad (2)$$

avec $\bar{d} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \|x(t_k) - x(t^*)\|$ la distance moyenne, θ le paramètre non linéaire gérant l'amplitude des coefficients C . La valeur de θ résulte d'un compromis entre une contraction de la variabilité des coefficients et une sur-accentuation

des points les plus proches de $x(t^*)$.

C est donc une solution à la décomposition de la valeur de singularité de $B = A \cdot C$ où A est la matrice de dimension $n \times E$ (avec n le nombre d'observations) des vecteurs pondérés des espaces d'état $A_{kj} = w_k x_j(t_k)$ et B est le vecteur de dimension n des valeurs futures de x_i $B_k = w_k x_i(t_k + p)$. Les interactions sont définies comme des dérivées partielles dans l'espace d'état multivarié et peuvent donc être approximées en utilisant le coefficient du modèle linéaire pondéré C .

Initialement, la dynamique des interactions (c'est-à-dire des valeurs d'interaction qui varient dans le temps) peut être estimée par la méthode du S-map. Comme nous utilisons des pseudo-séries temporelles provenant de répliquats spatiaux et non des données provenant d'un système unique, nous ne nous sommes pas concentrés sur la variation temporelle des interactions (bien qu'elles soient connues pour être variables dans le temps) mais nous utilisons plutôt la moyenne des valeurs d'une interaction comme une estimation de sa valeur moyenne au niveau de la population entre deux espèces (Fig. S14e). Il a en effet été démontré que la valeur moyenne à long terme des interactions estimée à l'aide du S-map est équivalente au coefficient d'interaction dans un modèle dynamique basé sur des équations (USHIO et collab., 2018).

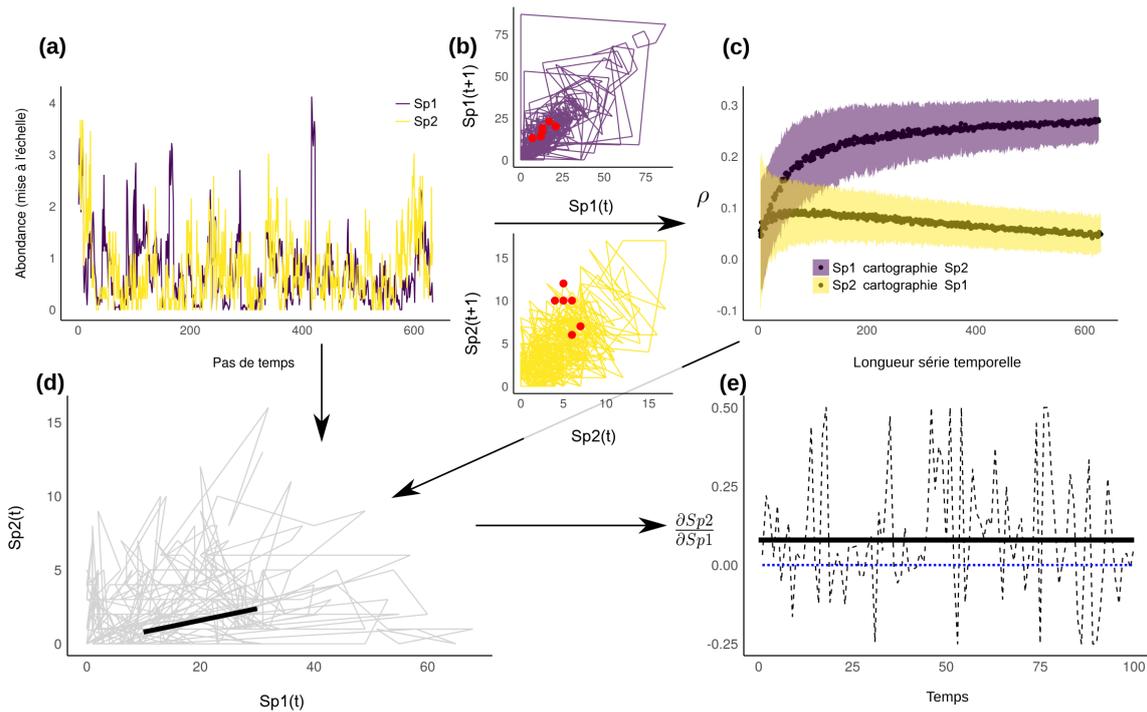


FIGURE S14 – Détermination et quantification des associations temporelles entre espèces. a) Séries temporelles d'espèces reconstruites à partir de plusieurs sites ($Sp1$: *Passer domesticus*, $Sp2$: *Prunella modularis*). b) Attracteur de $Sp1$ et $Sp2$. A titre d'exemple, les points rouges correspondent aux états des attracteurs pour les mêmes six pas de temps différents. Ils sont regroupés dans les attracteurs de $Sp1$ et $Sp2$, donc $Sp1$ et $Sp2$ partagent probablement un attracteur commun et ceci est évalué en utilisant la cartographie croisée convergente (CCC). c) Capacité de prédiction ρ de $Sp1$ et $Sp2$ avec une longueur de série temporelle croissante. Cela permet de déterminer l'importance de l'association temporelle entre $Sp1$ et $Sp2$. d) Comme la CCC est significative (ici, la cartographie croisée de $Sp2$ à l'aide de $Sp1$ a réussi alors que celle de $Sp1$ à l'aide de $Sp2$ a échoué), l'attracteur empirique est reconstruit à partir des séries temporelles de $Sp1$ et $Sp2$. Les valeurs de l'association temporelle sont calculées pour chaque pas de temps comme la dérivée partielle entre les séries temporelles des espèces et donc variables dans le temps. e) Il en résulte une quantification variable dans le temps de l'association $\frac{\partial Sp_2}{\partial Sp_1}$ (ligne noire pointillée) à partir de laquelle une valeur moyenne peut être calculée (ligne en gras également présentée en d), ici positive (0 représenté par une ligne pointillée bleue).

Matériel supplémentaire 9

Tester plusieurs valeurs de seuil pour les associations temporelles

Nous avons estimé les associations temporelles pour les paires d'espèces pour lesquelles la pseudo-série temporelle (c'est-à-dire la série temporelle reconstruite en plaçant côte à côte des données provenant de plusieurs sites) était supérieure à 500 pas de temps. Cette étape est nécessaire pour que les données soient suffisamment longues pour avoir un impact sur la qualité de la CCC et le choix du seuil est basé sur l'exemple empirique donné par CLARK et collab. (2015). Comme ce choix peut avoir un impact sur le résultat en puisqu'il permet d'estimer des associations temporelles significatives, nous avons mené l'analyse sur la dynamique de la connectance en utilisant les associations temporelles obtenues via d'autres valeurs de seuil (300, 400 et 600 pas de temps).

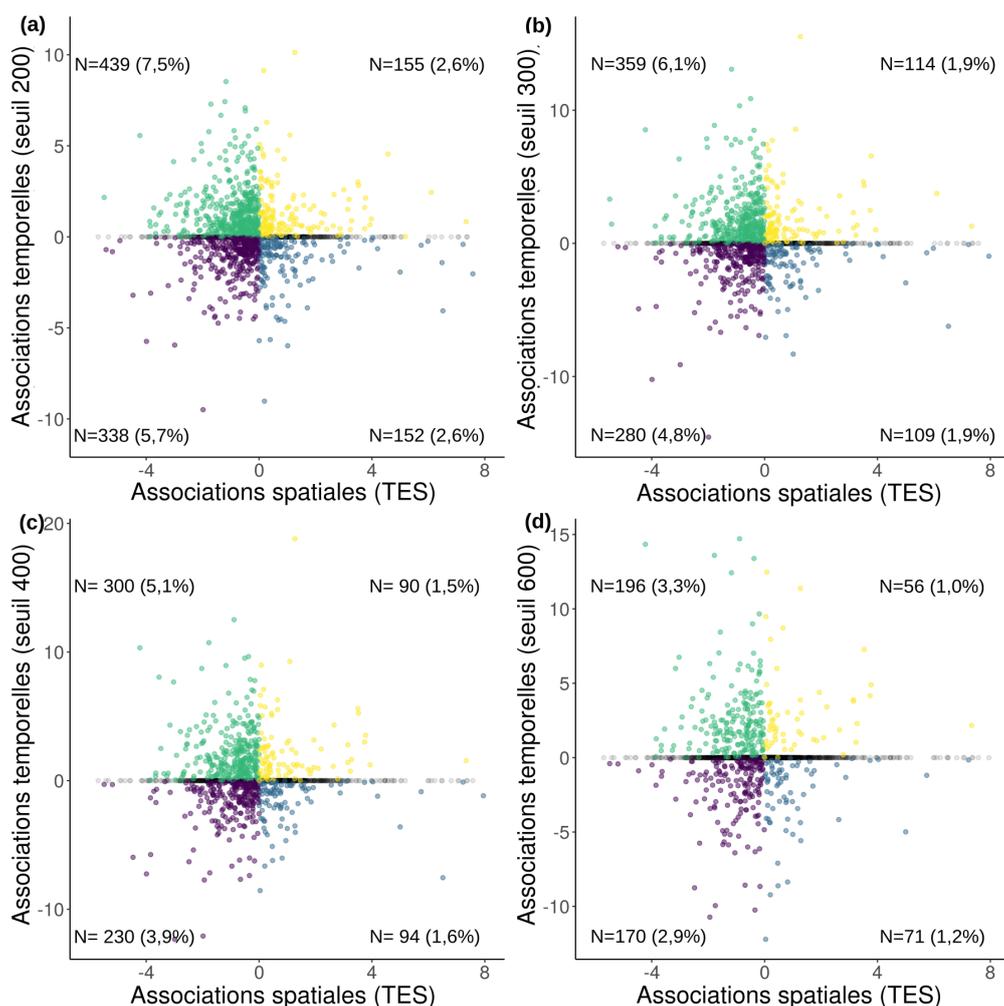


FIGURE S15 – Associations temporelles et spatiales pour les 4 différentes valeurs de seuil. a) Associations temporelles estimées pour des pseudo-séries temporelles de plus de 200 pas de temps. 18,4% des paires d'espèces sont significativement associées dans l'espace et le temps. b) Associations temporelles estimées pour une longueur de pseudo-série temporelle supérieure à 300 pas de temps. 14,6% des paires d'espèces sont significativement associées dans l'espace et le temps. c) Associations temporelles estimées pour une longueur de pseudo-série temporelle supérieure à 400 pas de temps. 12,1% des paires d'espèces sont significativement associées dans l'espace et le temps. d) Associations temporelles estimées pour une longueur de pseudo-série temporelle supérieure à 600 pas de temps. 8,4% des paires d'espèces sont significativement associées dans l'espace et le temps.

Plus d'espèces sont associées de manière significative lorsque la valeur seuil diminue (Fig. S15), passant de 8,4% avec une valeur seuil de 600 à 18,4% avec une valeur seuil de 200. Mais, dans l'ensemble, le déclin de la connectance a été observé quelle que soit la valeur seuil, pour la connectance non corrigée (Fig. S16) ainsi que pour la connectance

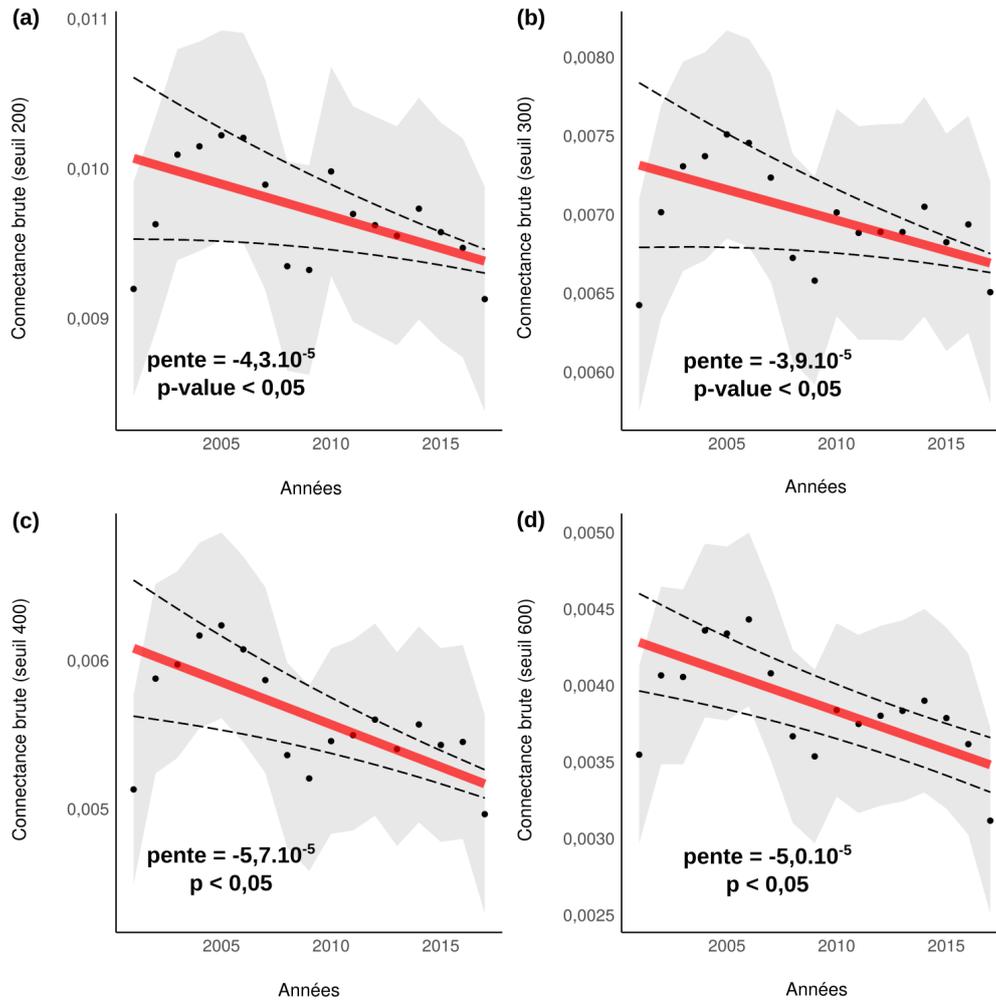


FIGURE S16 – Connectance (brute) non corrigée pour la taille des réseaux d'association entre espèces, reconstruits avec des associations significatives à la fois dans l'espace et dans le temps pour les 4 différentes valeurs de seuil. a) Connectance brute avec associations temporelles estimées pour une longueur de pseudo-série temporelle supérieure à 200 pas de temps (pente = $-4,3 \cdot 10^{-5}$, écart-type = $2,0 \cdot 10^{-5}$, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,83, r^2 marginal = 0,0001). b) Connectance brute avec associations temporelles estimées pour une longueur de pseudo-série temporelle supérieure à 300 pas de temps (pente = $-3,9 \cdot 10^{-5}$, écart-type = $1,9 \cdot 10^{-5}$, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,81, r^2 marginal = 0,0001). c) Connectivité brute avec associations temporelles estimées pour les pseudo-séries temporelles de plus de 400 pas de temps (pente = $-5,7 \cdot 10^{-5}$, écart-type = $1,8 \cdot 10^{-5}$, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,81, r^2 marginal = 0,0003). d) Connectance brute avec associations temporelles estimées pour les pseudo-séries temporelles de plus de 600 pas de temps (pente = $-5,0 \cdot 10^{-5}$, écart-type = $1,6 \cdot 10^{-5}$, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,75, r^2 marginal = 0,0004).

corrigée pour le biais de la taille du réseau (Fig. S17).

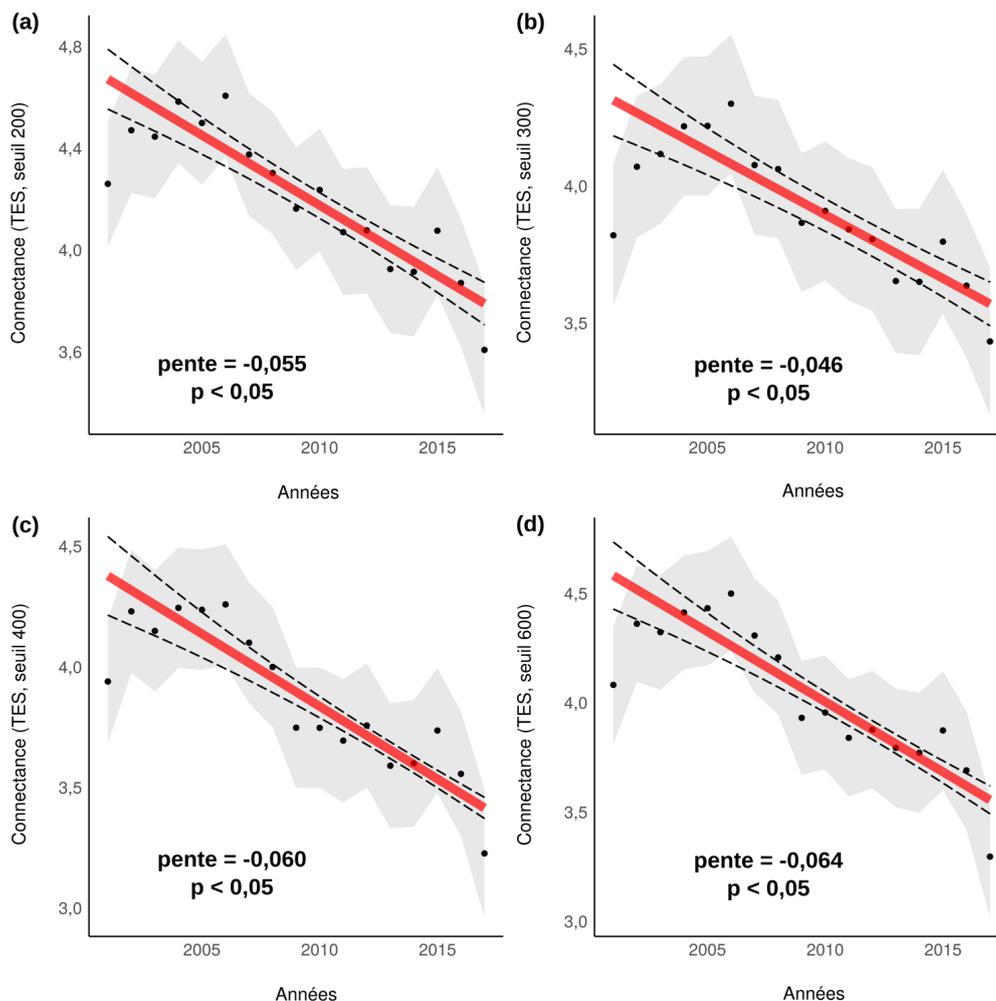


FIGURE S17 – Taille des effets standard (TES) de la connectance (ainsi corrigée pour la taille des réseaux) des réseaux d'association entre espèces reconstruits avec des associations d'espèces significatives à la fois dans l'espace et dans le temps pour les 4 différentes valeurs seuils. a) TES de la connectance avec des associations temporelles estimées pour une longueur de pseudo-série temporelle supérieure à 200 pas de temps (pente = -0,055, écart-type = 0,006, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,72, r^2 marginal = 0,003). b) TES de la connectance avec les associations temporelles estimées pour une longueur de pseudo-série temporelle supérieure à 300 pas de temps (pente = -0,046, écart-type = 0,007, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,67, r^2 marginal = 0,003). c) TES de la connectance avec des associations temporelles estimées pour une longueur de pseudo-série temporelle supérieure à 400 pas de temps (pente = -0,060, écart-type = 0,007, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,68, r^2 marginal = 0,005). d) TES de la connectance avec les associations temporelles estimées pour une longueur de pseudo-série temporelle supérieure à 600 pas de temps (pente = -0,064, écart-type = 0,007, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,67, r^2 marginal = 0,006).

Matériel supplémentaire 10

Distances de niche et associations entre espèces : attendus théoriques

L'utilisation des différences entre les niches fonctionnelles des espèces peut aider à déterminer si les associations entre espèces répondent de la même façon par rapport aux traits des espèces que ce à quoi l'on s'attend au niveau des interactions. Selon la théorie de la niche, la distance entre les niches fonctionnelles (ci-après dénommées *distances fonctionnelles et phylogénétiques*) devrait être liée à la force de l'interaction entre les espèces. Les espèces fonctionnellement plus proches les unes des autres devraient interagir plus fortement, que ce soit positivement ou négativement (STOUFFER et collab., 2012). En effet, les espèces ayant des traits fonctionnels similaires peuvent soit s'exclure mutuellement en raison de la concurrence pour les ressources, selon l'hypothèse de similarité limitante (ABRAMS, 1975; MACARTHUR et LEVINS, 1967; MARTIN et BONIER, 2018), soit interagir positivement par l'échange d'informations sociales, selon les processus de facilitation (GIL et collab., 2017; SCHMIDT et collab., 2010; SEPPÄNEN et collab., 2007). Par conséquent, on

s'attend à une diminution de la force absolue des associations par paire (quel que soit le signe) lorsque la dissimilarité fonctionnelle par paire augmente (MÖNKKÖNEN et collab., 2017). Comme un focus sur les traits fonctionnels peut ne pas capturer toutes les informations fonctionnelles existantes et nécessaires afin d'estimer précisément la distance fonctionnelle, une analyse complémentaire basée sur la phylogénie peut également être utile. Si l'on suppose un conservatisme des traits pour un ensemble d'espèces donné (les espèces les plus proches le long de la phylogénie sont plus similaires que les espèces éloignées) (FUTUYMA, 1995; STOUFFER et collab., 2012), on devrait observer une diminution de la force d'association absolue avec une augmentation de la distance phylogénétique. En outre, le fait que deux espèces partagent ou non des habitats similaires (ci-après *chevauchement de niche*) devrait également être liée à la force d'association. En cas de similarité limitante, les espèces ayant des besoins proches en terme d'habitat devraient interagir négativement. Inversement, si les espèces partagent des informations sociales sur l'habitat, les espèces vivant dans un habitat similaire devraient interagir positivement. Enfin, comme les oiseaux vivent préférentiellement dans des communautés partageant un niveau de spécialisation similaire (JULLIARD et collab., 2006), la différence de niveau de spécialisation (ci-après *distance de spécialisation de l'habitat*) entre deux espèces devrait être liée négativement aux interactions entre espèces. On s'attend à ce que les espèces spécialistes interagissent davantage avec les espèces spécialistes vivant dans leur communauté qu'avec les espèces généralistes vivant dans le voisinage, et il en va de même pour les généralistes, qui devraient interagir davantage avec d'autres espèces généralistes qu'avec des spécialistes. Toutefois, une telle hypothèse ne devrait être vérifiée que lorsque les deux spécialistes considérés partagent une niche similaire. On ne peut en effet s'attendre à ce qu'une relation entre les spécialistes des milieux agricoles et des milieux forestiers par exemple, soit plus forte qu'entre les spécialistes du même habitat.

Chevauchement de niche

Relations entre les distances de niche

Les distances fonctionnelles et phylogénétiques, le chevauchement de niche et la distance de spécialisation de l'habitat ne sont pas totalement indépendants car ils sont en partie construits sur des informations similaires comme le montrent les relations entre ces trois distances (Fig. S20). Cependant, il s'agit également d'indices complémentaires. Les informations fonctionnelles capturées par la distance fonctionnelle ne sont pas complètement redondantes avec les informations fonctionnelles portées par les relations phylogénétiques. Le conservatisme de niche implique une partie de la redondance entre la distance phylogénétique et la distance fonctionnelle, mais le processus d'exclusion de niche rend ces deux indices complémentaires. L'exigence d'habitat menant au chevauchement de niche, spécifie plus en détail un des nombreux aspects pris en compte dans la distance fonctionnelle. Ces deux indices sont également complémentaires car ils capturent des variabilités très différentes. Le chevauchement de niche a notamment permis de regrouper les spécialistes d'un habitat donné et les espèces plus généralistes (Fig. S19 et S20). La distance de spécialisation de l'habitat sépare les espèces spécialistes des espèces généralistes et est logiquement plus proche de la distance fonctionnelle que des autres indices. Cependant, bien que présentes dans un même habitat, les espèces généralistes peuvent avoir des niches fonctionnelles différentes, cet indice reste donc complémentaire aux autres indices en regroupant les espèces selon leur niveau de spécialisation.

Relier les distances de niches et les associations entre espèces

Nous nous attendions à une diminution de la force des associations par paires d'espèces (c'est-à-dire de la valeur absolue) lorsque la distance (fonctionnelle ou phylogénétique, chevauchement de niche ou distances de spécialisation de l'habitat) entre les espèces augmente. Cela devrait se traduire par un graphique en entonnoir, les valeurs absolues des associations positives et négatives diminuant avec la distance (MÖNKKÖNEN et collab., 2017). Nous avons donc appliqué des régressions par quantiles pour analyser le lien entre les associations interspécifiques (spatiales ou temporelles) et les distances de niche à l'aide du package R *quantreg* (KOENKER et collab., 2018). Nous avons d'abord fait la moyenne des valeurs d'association par paire en regroupant les différents habitats et régions biogéographiques afin d'obtenir deux associations (une temporelle et une spatiale) pour chaque paire d'espèces. Cela permet d'éviter d'attribuer plus de poids à une pair d'espèce qui posséderait des associations significatives dans plus d'habitat ou de régions que le reste des espèces. Cette étape de calcul de la moyenne n'a cependant pas été effectuée pour calculer la régression par quantiles sur la distance de spécialisation de l'habitat cete distance n'est pertinente que par habitat. Pour les autres analyses, avant de calculer la moyenne, nous avons fixé les associations non significatives à 0, car une non-association entre deux espèces dans un certain contexte, alors qu'elles sont associées dans d'autres, peut être informative, même si de nombreuses associations non significatives peuvent être dues à des limitations au niveau des données (nous avons également effectué les analyses suivantes avec les moyennes d'associations obtenues en retirant les associations non significatives et elles ont conduit à des résultats similaires, bien que parfois moins prononcés, Fig. S21).

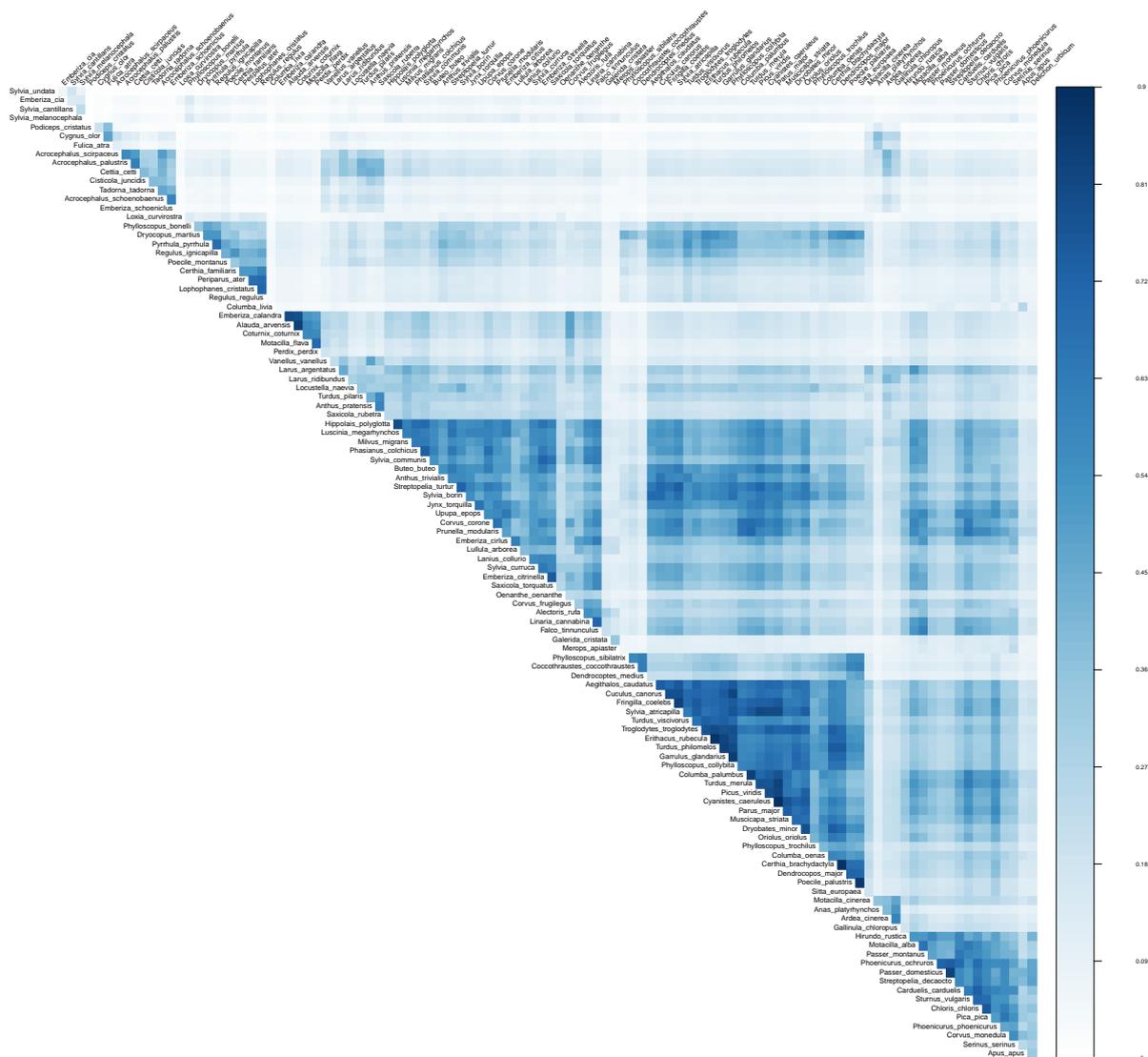


FIGURE S19 – Chevauchement de niche (défini comme l'inverse de la distance de chevauchement de niche et mis à l'échelle entre 0 et 1 pour le graphique) entre les espèces. Le bleu foncé correspond à un chevauchement de niche élevé entre les espèces et le bleu clair à un chevauchement de niche inexistant entre les espèces. Les espèces sont regroupées en utilisant l'ordre de regroupement hiérarchique. De gauche à droite et de haut en bas, le premier triangle regroupe les espèces des marais (*Acrocephalus scirpaceus*, *Acrocephalus palustris*, *Cettia cetti*, *Cisticola juncidis*, *Tadorna tadorna*, *Acrocephalus schoenobaenus*, *Emberiza schoeniclus*), le second regroupe les espèces spécialistes des milieux forestiers (*Loxia curvirostra*, *Phylloscopus bonelli*, *Dryocopus martius*, *Pyrhula pyrrhula*, *Regulus ignicapilla*, *Poecile montanus*, *Certhia familiaris*, *Periparus ater*, *Lophophanes cristatus*, *Regulus regulus*), puis les espèces des milieux agricoles (*Emberiza calandra*, *Alauda arvensis*, *Coturnix coturnix*, *Motacilla flava*, *Perdix perdix*), puis les espèces des zones ouvertes (*Hippolais polyglotta*, *Luscinia megarhynchos*, *Milvus migrans*, *Phasianus colchicus*, *Sylvia communis*, *Buteo buteo*, *Anthus trivialis*, *Streptopelia turtur*, *Sylvia borin*, *Jynx torquilla*, *Upupa epops*, *Corvus corone*, *Prunella modularis*, *Emberiza cirrus*, *Lullula arborea*, *Lanius collurio*, *Sylvia curruca*, *Emberiza citrinella*, *Saxicola torquatus*, *Oenanthe oenanthe*, *Corvus frugilegus*, *Alectoris rufa*, *Linaria cannabina*, *Falco tinnunculus*), puis les espèces généralistes des bois (*Phylloscopus sibilatrix*, *Coccothraustes coccothraustes*, *Dendrocoptes medius*, *Aegithalos caudatus*, *Cuculus canorus*, *Fringilla coelebs*, *Sylvia atricapilla*, *Turdus viscivorus*, *Troglodytes troglodytes*, *Erithacus rubecula*, *Turdus philomelos*, *Garrulus glandarius*, *Phylloscopus collybita*, *Columba palumbus*, *Turdus merula*, *Picus viridis*, *Cyanistes caeruleus*, *Parus major*, *Muscicapa striata*, *Dryobates minor*, *Oriolus oriolus*, *Phylloscopus trochilus*, *Columba oenas*, *Certhia brachydactyla*, *Dendrocoptes major*, *Poecile palustris*, *Sitta europaea*), celles des milieux aquatiques (*Motacilla cinerea*, *Anas platyrhynchos*, *Ardea cinerea*, *Gallinula chloropus*) et enfin les espèces urbaines et périurbaines (*Hirundo rustica*, *Motacilla alba*, *Passer montanus*, *Phoenicurus ochruros*, *Passer domesticus*, *Streptopelia decaocto*, *Carduelis carduelis*, *Sturnus vulgaris*, *Chloris chloris*, *Pica pica*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Corvus monedula*, *Serinus serinus*, *Apus apus*).

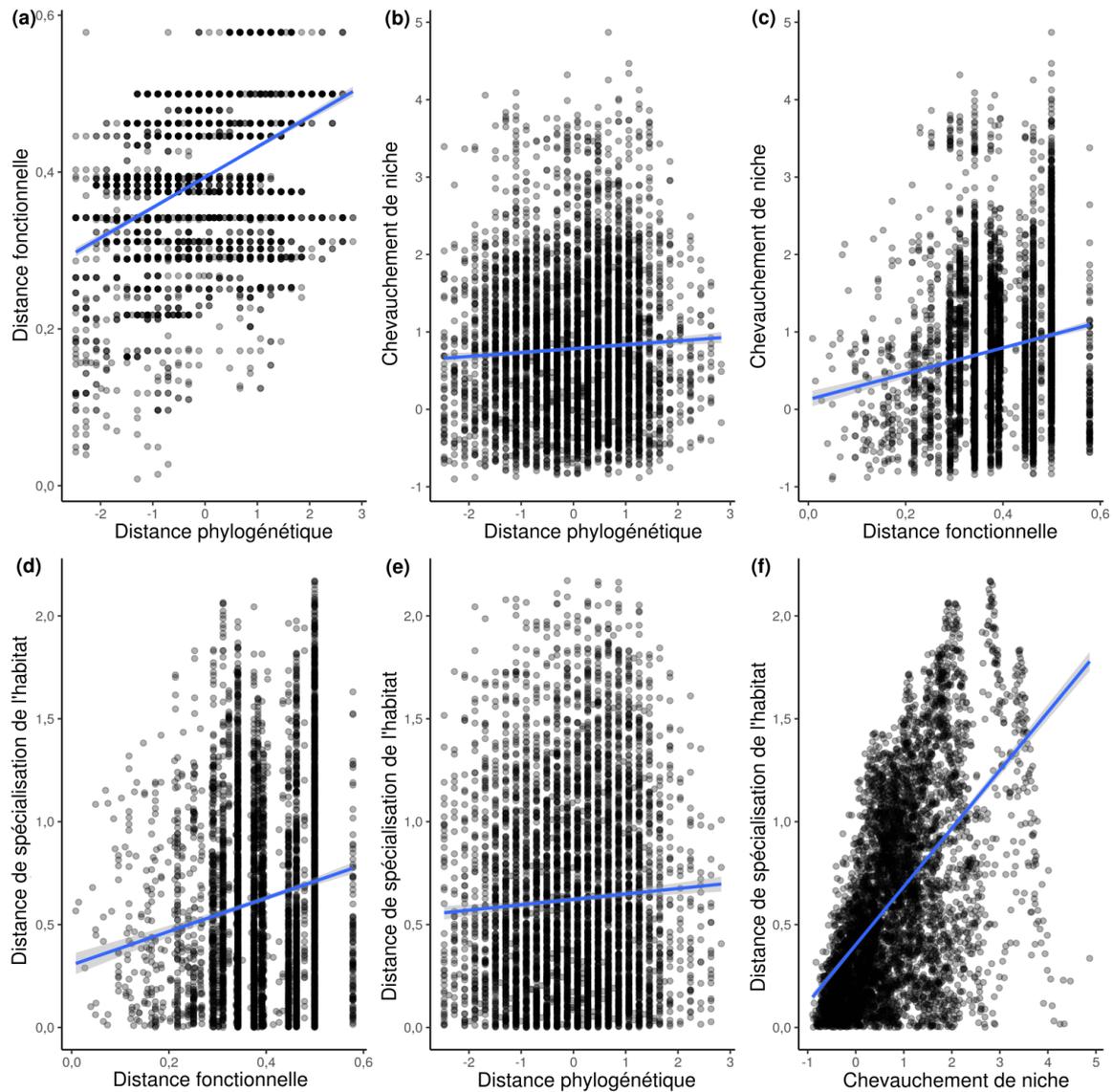


FIGURE S20 – Relation entre les distances de niche. a) Distance fonctionnelle par rapport à la distance phylogénétique. b) Chevauchement de niche par rapport à la distance phylogénétique. c) Chevauchement de niche par rapport à la distance fonctionnelle. d) Distance de spécialisation de l'habitat par rapport à la distance fonctionnelle. e) Distance de spécialisation de l'habitat par rapport à la distance phylogénétique. f) Distance de spécialisation de l'habitat par rapport à la distance de chevauchement de niche.

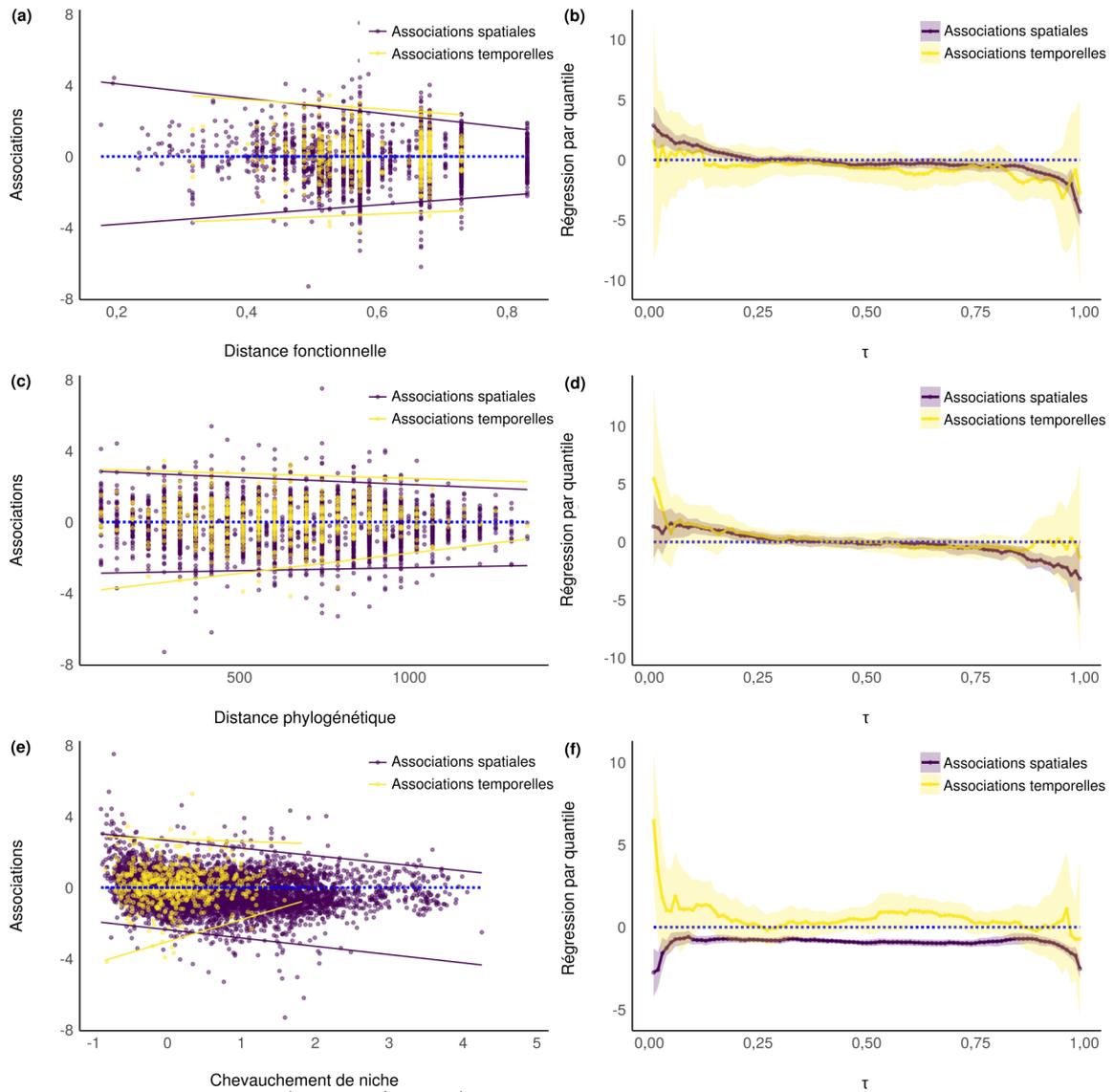


FIGURE S21 – Régression par quantile des associations entre espèces (moyenne sans associations inexistantes) sur les distances fonctionnelle, phylogénétique et de chevauchement de niche. Première ligne, distance fonctionnelle. a) Associations spatiales et temporelles sur la distance fonctionnelle. Les lignes violettes indiquent la régression sur le premier et le dernier quantile significatif pour les associations spatiales et les lignes jaunes indiquent la régression sur le premier et le dernier quantile significatif pour les associations temporelles. b) Signification des coefficients de régression par quantile des associations spatiales et temporelles pour chaque quantile (τ). Deuxième ligne, distance phylogénétique. c) Associations spatiales et temporelles sur la distance phylogénétique. d) Signification des coefficients de régression par quantile des associations spatiales et temporelles pour chaque quantile (τ). Troisième ligne, distance de chevauchement de niche. e) Associations spatiales et temporelles sur la distance de chevauchement de niche. f) Signification des coefficients de régression par quantile des associations spatiales et temporelles pour chaque quantile (τ).

Matériel supplémentaire 11

Relation entre les associations spatiales et temporelles

Dans l'ensemble, nous avons constaté que les associations spatiales et temporelles des espèces étaient liées. Elles étaient plus souvent significatives ensemble pour une paire donnée que ce qui est attendu par hasard. Un test χ^2 effectué sur le tableau de contingence des associations non significatives par rapport aux associations significatives (regroupant les associations positives et négatives) dans l'espace et le temps a montré que les associations spatiales et temporelles étaient non indépendantes et plus susceptibles d'être trouvées significatives ensemble que ce à quoi on s'attendait par hasard (associations non moyennées : $\chi^2 = 314$, $df = 1$, p -value < 0,05 ; associations moyennées : $\chi^2 = 29$, $df = 1$, p -value < 0,05). Les associations temporelles significatives étaient positivement liées aux associations spatiales significatives et négativement liées aux associations spatiales non significatives, ce qui signifie que les associations temporelles et spatiales étaient préférentiellement significatives ensemble.

En outre, nous avons constaté que les signes des associations temporelles et spatiales des espèces étaient également liés. Les associations d'espèces spatiales et temporelles sont plus souvent négatives ensemble ou positives ensemble qu'attendu par hasard. Un test χ^2 effectué sur le tableau de contingence des associations spatiales et temporelles positives, nulles et négatives (Tab. S2) a confirmé que les associations spatiales et temporelles étaient non indépendantes (associations non moyennées : $\chi^2 = 319$, $df = 4$, p -value < 0,05 ; associations moyennées : $\chi^2 = 66$, $df = 4$, p -value < 0,05). En particulier, les associations temporelles négatives étaient positivement liées aux associations spatiales négatives et négativement liées aux associations spatiales positives. Une majorité d'associations significatives (c'est-à-dire non nulles) étaient soit positives (85) soit négatives (250) à la fois dans l'espace et dans le temps. 194 associations d'espèces étaient négatives dans l'espace mais positives dans le temps et 69 associations étaient positives dans l'espace mais négatives dans le temps.

		Associations spatiales entre espèces			
		-	0	+	
Associations temporelles entre espèces	+	85	288	45	Par paire d'espèces, par habitat et par zone biogéographique
	0	50671	202972	38336	
	-	92	266	41	
	+	194	0	85	Moyenne par paire d'espèces
	0	3171	255	1862	
	-	250	0	69	

TABLEAU S2 – Tableau de contingence des associations temporelles et spatiales entre espèces estimées par paire d'espèces, habitat et zone biogéographique (trois premières lignes) et dont la moyenne est calculée par paire d'espèces (trois dernières lignes).

Matériel supplémentaire 12

Facteurs du déclin de la connectance

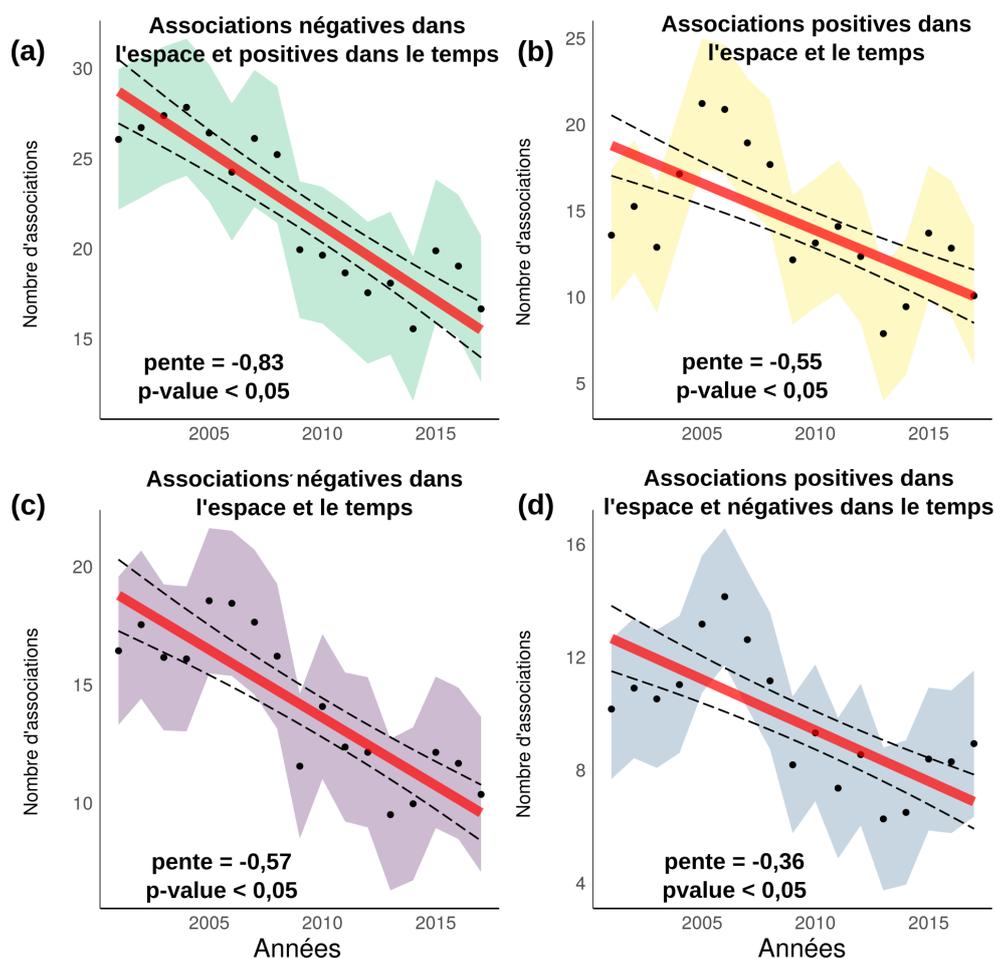


FIGURE S22 – Évolution temporelle du nombre de chaque type d'associations d'espèces dans les communautés d'oiseaux entre 2001 et 2017 en France. a) Les associations négatives dans l'espace et positives dans le temps montrent un déclin significatif depuis 2001. b) Les associations positives dans l'espace et dans le temps affichent une tendance négative significative. c) Les associations négatives dans l'espace et dans le temps affichent un déclin significatif depuis 2001. d) Les associations positives dans l'espace et négatives dans le temps affichent un déclin significatif depuis 2001. Les régressions linéaires significatives sont indiquées par des lignes rouges et les intervalles de confiance par des lignes pointillées.

Nous avons constaté que le nombre de chaque type d'association diminuait au fil du temps (Fig. S22, négatif dans l'espace et positif dans le temps : pente = -0,83, écart-type = 0,11, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,68, r^2 marginal = 0,003, négatif dans l'espace et dans le temps : pente = -0,57, sd= 0,09, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,71, r^2 marginal = 0,002, positif dans l'espace et négatif dans le temps : pente = -0,36, sd= 0,07, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,69, r^2 marginal = 0,001, positif dans l'espace et le temps : pente = -0,55, sd= 0,11, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,68, r^2 marginal = 0,001). Les associations négatives dans l'espace et le temps ou négatives dans l'espace et positives dans le temps ont connu un déclin plus important entre 2001 et 2017 (respectivement -36,9% et -36,1%) que les deux autres types (positif dans l'espace et le temps : -25,8%, positif dans l'espace et négatif dans le temps : -12,0%).

Nous avons également constaté que la richesse spécifique diminuait avec le temps (pente = -0,15, écart-type = 0,01, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,77, r^2 marginal = 0,005) ainsi que la connectance non corrigée (connectance brute, pente = $-5,8 \cdot 10^{-5}$, écart-type = $1,6 \cdot 10^{-5}$, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,76, r^2 marginal = 0,0005), le nombre d'associations (pente = -2,31, écart-type = 0,24, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,74, r^2 marginal = 0,004) et le nombre d'individus

(pente = -0,95, écart-type = 0,09, p-value < 0,05, r^2 conditionnel = 0,75, r^2 marginal = 0,004) (Fig. S23).

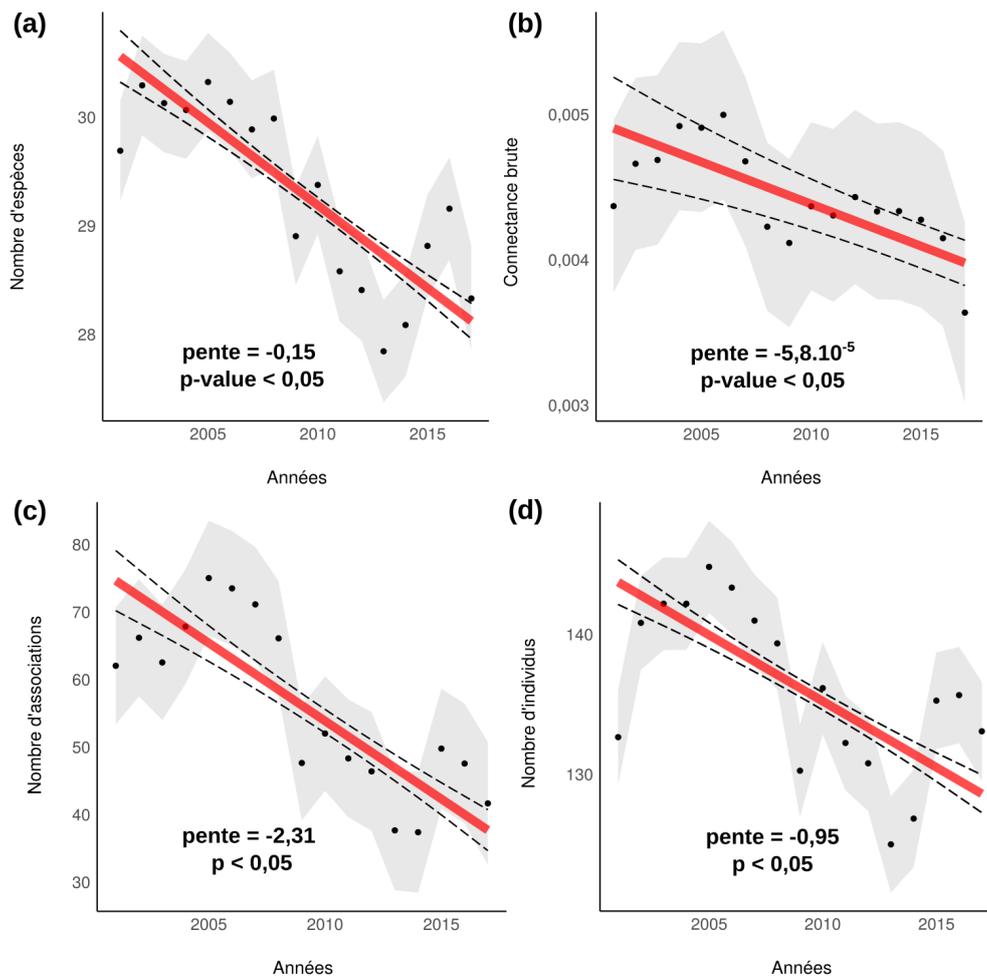


FIGURE S23 – Changement temporel de la richesse spécifique et de la connectance (brute) non corrigée dans les communautés d'oiseaux entre 2001 et 2017 en France. a) Nombre d'espèces par site. b) Connectance brute (c'est-à-dire non corrigée pour la taille du réseau). c) Nombre d'associations réalisées par site. d) Nombre d'individus par site. Les régressions linéaires significatives sont représentées par des lignes rouges avec des intervalles de confiance affichés en pointillés.

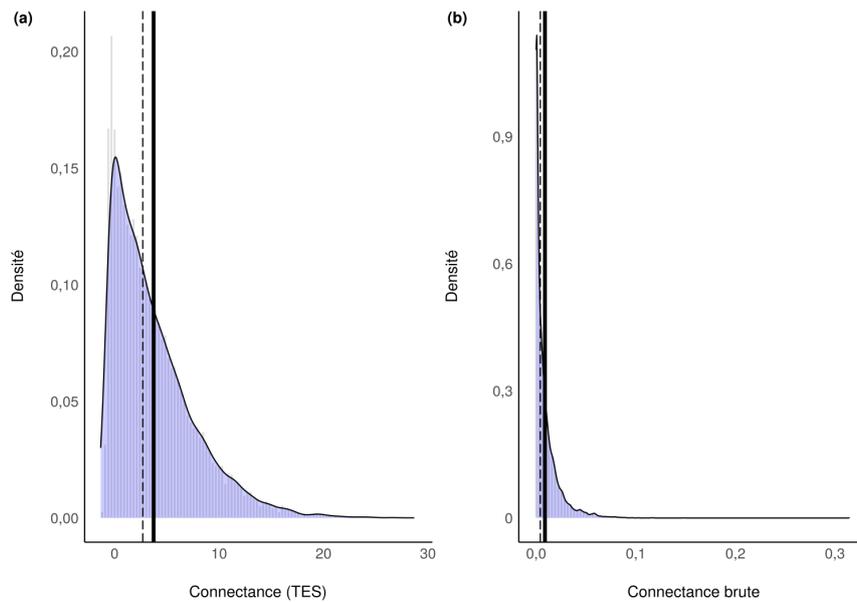


FIGURE S24 – Distribution des valeurs de connectance pour tous les sites et toutes les années. a) Valeurs des TES de la connectance. b) Valeurs de la connectance non corrigée (brute). Les lignes pleines indiquent la moyenne et les lignes pointillées la médiane.

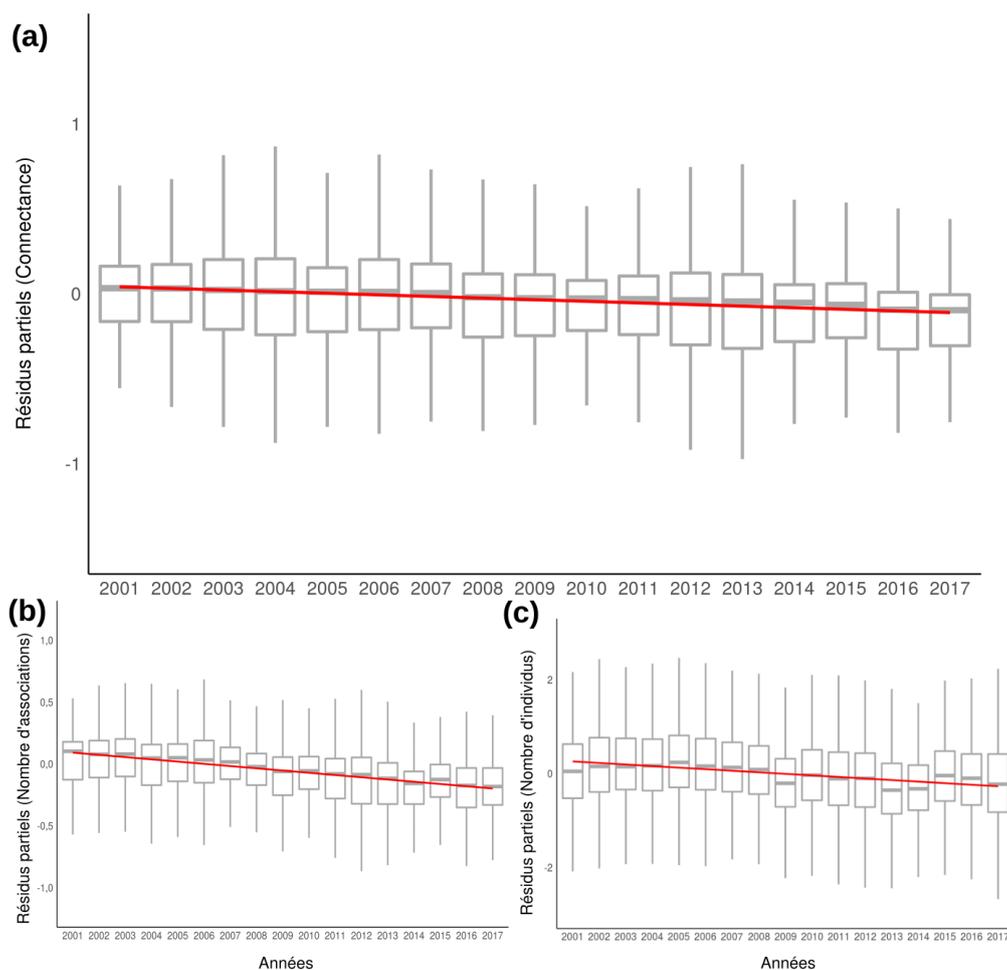


FIGURE S25 – Résidus partiels des MAGM. a) La connectivité (TES) comme réponse et les années comme variable explicative continue. b) Nombre d'associations comme réponse et années comme variable explicative continue. c) Nombre d'individus comme réponse et années comme variable explicative continue. Les lignes rouges correspondent à l'effet des années sur la réponse.

Matériel supplémentaire 13

Associations temporelles et spatiales et classes linéaires des tendances

Nous avons analysé le lien entre les associations spatiales et temporelles entre espèces et la dynamique des espèces. Pour cela, nous avons utilisé les indices nationaux d'abondance des espèces obtenu au premier chapitre pour estimer la tendance de la population de chaque espèce en France entre 2001 et 2017 et nous avons ainsi obtenu la classification linéaire de chaque espèce (diminution, stable ou augmentation). Pour chaque espèce, nous avons combiné les signes des associations réalisées par l'espèce à la classe de tendance de l'espèce afin d'obtenir un tableau de contingence des classes d'association en fonction des tendances de l'espèce. Nous avons procédé ainsi avec les associations temporelles et les associations spatiales séparément. Nous avons ensuite effectué une analyse similaire avec des associations spatiales et temporelles combinées, ce qui a conduit à neuf classes d'associations, à savoir des associations spatiales et temporelles négatives, des associations spatiales nulles et temporelles négatives, des associations spatiales et temporelles positives, des associations spatiales négatives et temporelles nulles, aucune association, des associations spatiales positives et temporelles nulles, des associations spatiales négatives et temporelles positives, des associations spatiales et temporelles positives. Les relations entre les classes de tendances et les classes d'associations issues des tableaux de contingence ont été analysées à l'aide d'un test d'indépendance χ^2 .

Dans l'ensemble, nous avons constaté que les associations spatio-temporelles étaient liées aux tendances des espèces ($\chi^2 = 369$, $df = 16$, $p\text{-value} < 0,05$). En particulier, les espèces en augmentation étaient plus enclines à ne pas être impliquées dans des associations spatiales ou temporelles alors que les espèces en diminution ou stables étaient plus liées à un ou plusieurs types d'associations (associations temporelles négatives et associations spatiales positives ou négatives, Fig. S26). Des résultats similaires ont été trouvés en utilisant uniquement les associations spatiales (Fig. S27) ou temporelles (Fig. S28). Notez que la propension des espèces en déclin à être impliquées dans des associations temporelles négatives n'est pas artéfactuelle, puisque la détection des associations temporelles n'est pas liée à la tendance de l'espèce mais à l'attracteur de sa série temporelle.

Par exemple, le Pic mar (*Dendrocoptes medius*) a augmenté depuis 2001 mais a été associé spatialement à moins de 10% (283/2923) des espèces dans les classes biogéographiques et d'habitats où il vit et associé temporellement à une seule espèce dans un habitat et une région biogéographique donnés. À l'inverse, l'Alouette des champs (*Alauda arvensis*) a fortement diminué entre 2001 et 2017 et a été associée spatialement dans 36% (2310/6409) des combinaisons d'espèces, d'habitats et de régions biogéographiques dans lesquelles elle est impliquée, et est associée temporellement dans 49 combinaisons (la valeur la plus élevée étant 52 associations temporelles pour l'Accenteur mouchet (*Prunella modularis*), également une espèce en diminution).

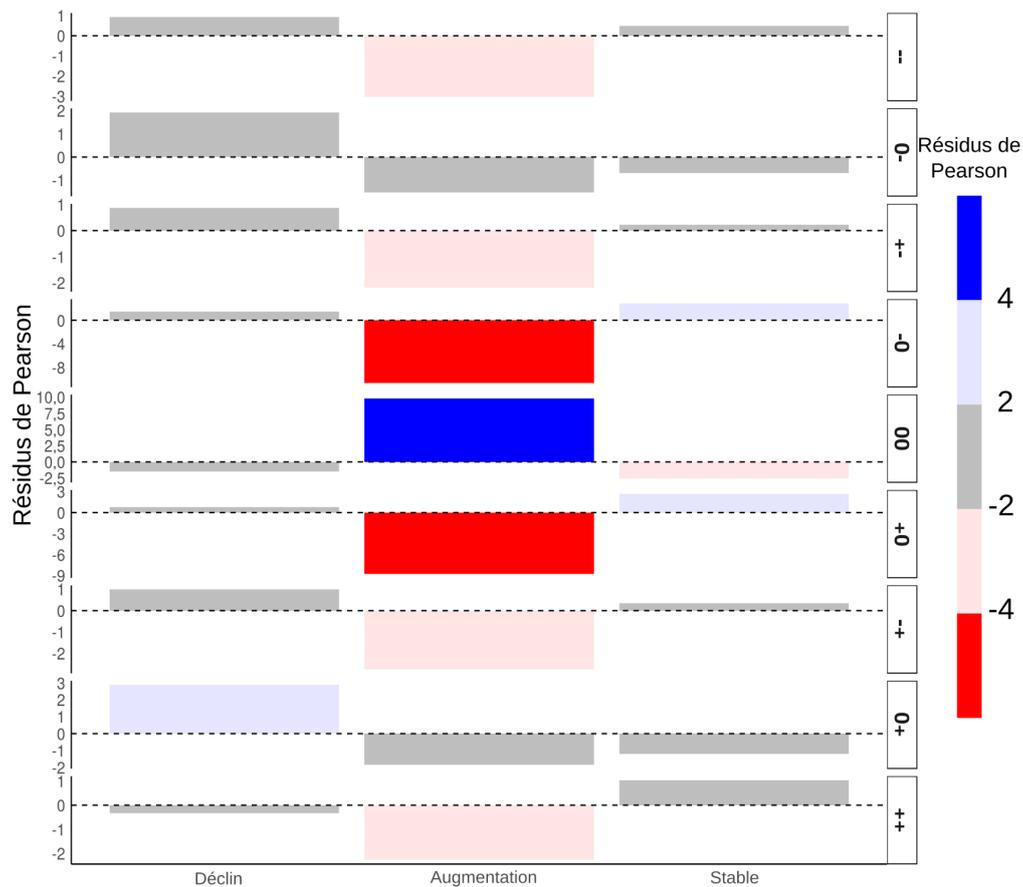


FIGURE S26 – Relation entre les associations spatio-temporelles et les tendances temporelles des espèces. Résidus du test d'indépendance du χ^2 ($\chi^2 = 369$, $df = 16$, $p\text{-value} < 0,05$) entre les classes d'associations spatio-temporelles (– association spatiale et temporelle négative, 0- association temporelle négative, +- association spatiale positive et temporelle négative, -0 association spatiale négative, 00 pas d'association, +0 association spatiale positive, +- association spatiale négative et temporelle positive, 0+ association temporelle positive, ++ association spatiale et temporelle positive) et les classes de tendances des espèces entre 2001 et 2017 (déclin, augmentation ou stable). Les résidus dont la valeur absolue est supérieure à 2 (rouge pour négatif et bleu pour positif) ont une influence majeure sur la dépendance entre association et tendance.

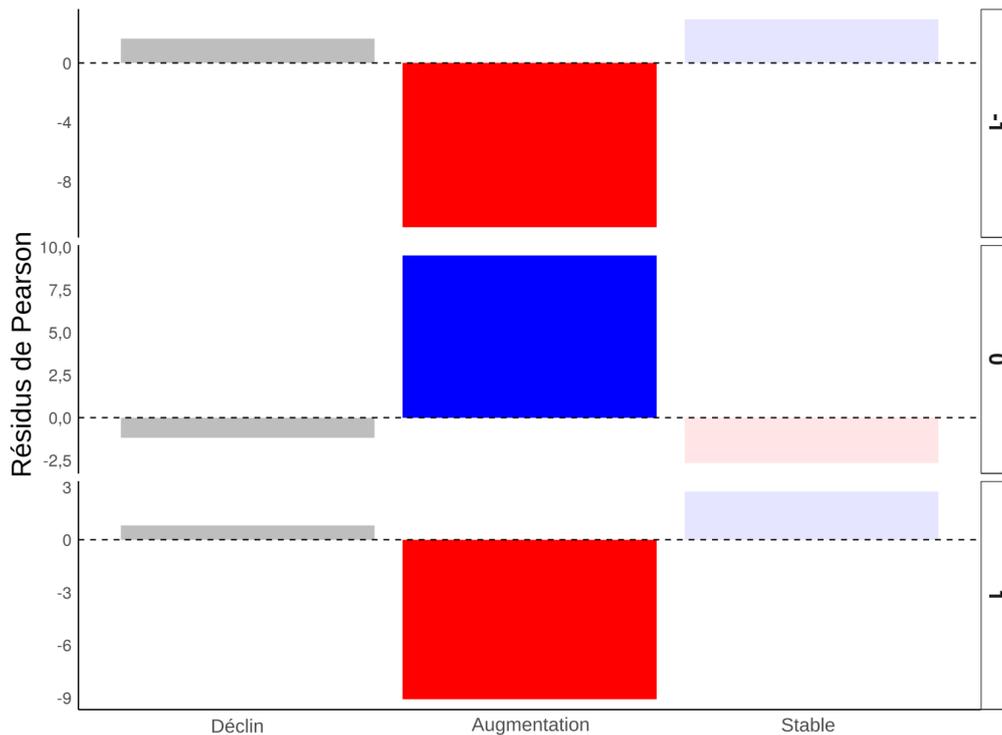


FIGURE S27 – Relation entre les associations spatiales et les tendances des espèces. Résidus du test d'indépendance du χ^2 (p-value < 0,05) entre les classes d'associations spatiales (-1 association négative, 0 pas d'association, +1 association positive) et les classes de tendances des espèces entre 2001 et 2017 (déclin, augmentation ou stable). Les résidus dont la valeur absolue est supérieure à 2 (rouge pour négatif et bleu pour positif) ont une influence majeure sur la dépendance entre association et tendance.

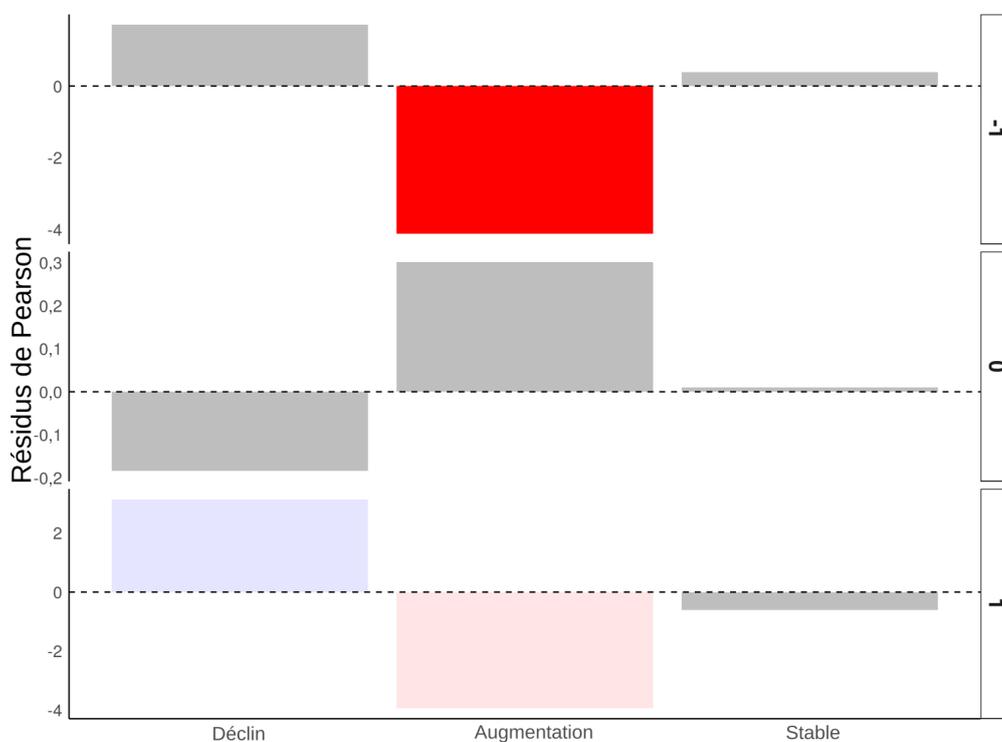


FIGURE S28 – Relation entre les associations temporelles et les tendances des espèces. Résidus du test d'indépendance du χ^2 (p-value < 0,05) entre les classes d'associations temporelles (-1 association négative, 0 pas d'association, +1 association positive) et les classes de tendances des espèces entre 2001 et 2017 (déclin, augmentation ou stable). Les résidus dont la valeur absolue est supérieure à 2 (rouge pour négatif et bleu pour positif) ont une influence majeure sur la dépendance entre association et tendance.

Annexe 4

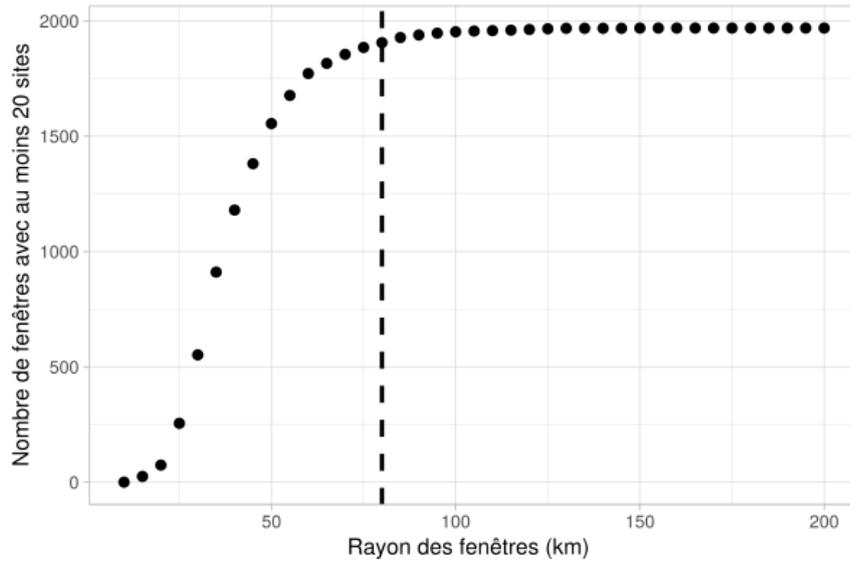


FIGURE S1 – Nombre de fenêtres spatiale avec au moins 20 sites en fonction du rayon de la fenêtre. La ligne pointillée montre le rayon sélectionné (80 km).

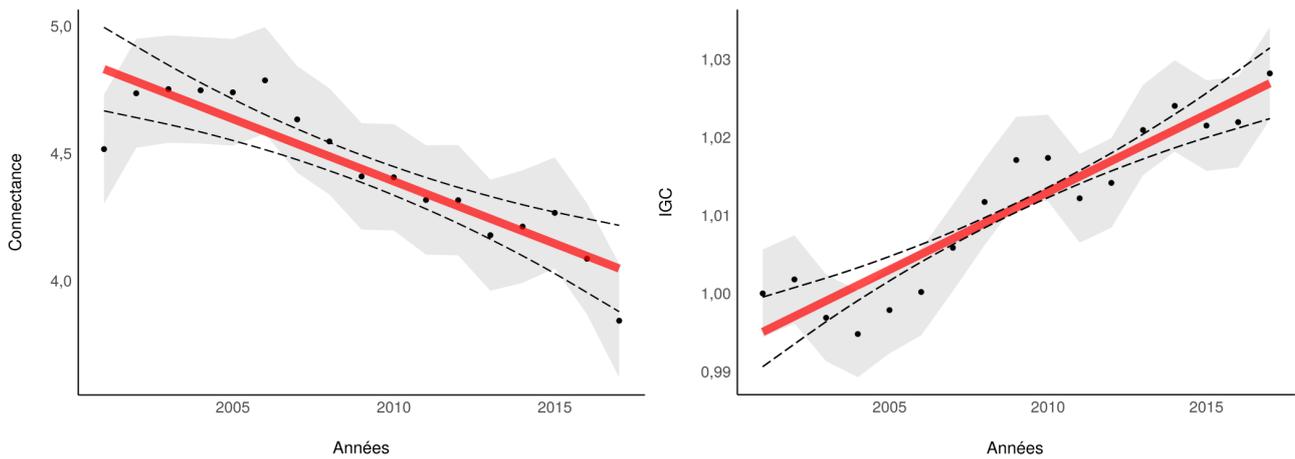


FIGURE S2 – Variation de la connectivité et de l'indice de généralisation des communautés (IGC) entre 2001 et 2017 en France.

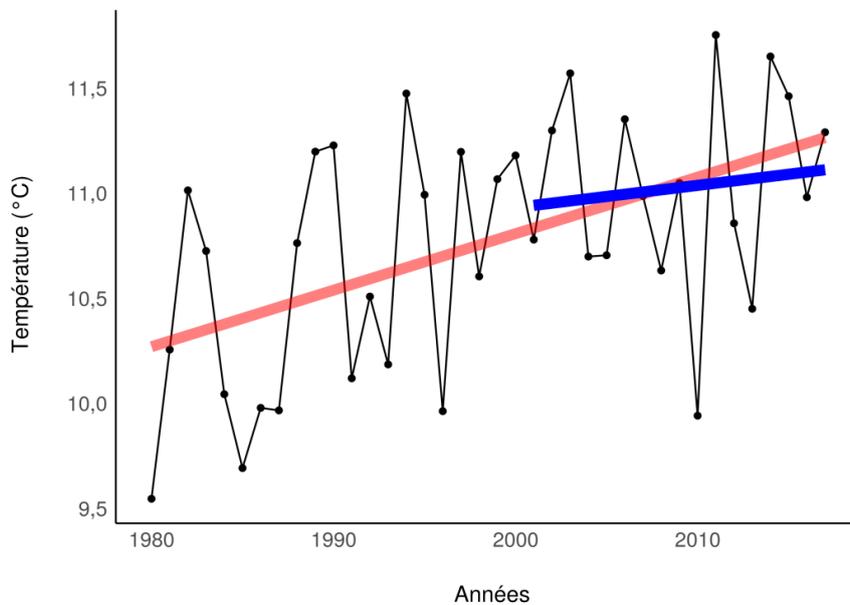


FIGURE S3 – Température moyenne nationale en France entre 1980 et 2017. La forte augmentation observée sur la tendance longue (ligne rouge, pente = $0,026\text{ }^{\circ}\text{C.an}^{-1}$ ($\pm 1.10^{-4}$)) a été plus faible sur la période étudiée (2001-2017, ligne bleue, pente = $0,011\text{ }^{\circ}\text{C.an}^{-1}$ ($\pm 4.10^{-4}$)).

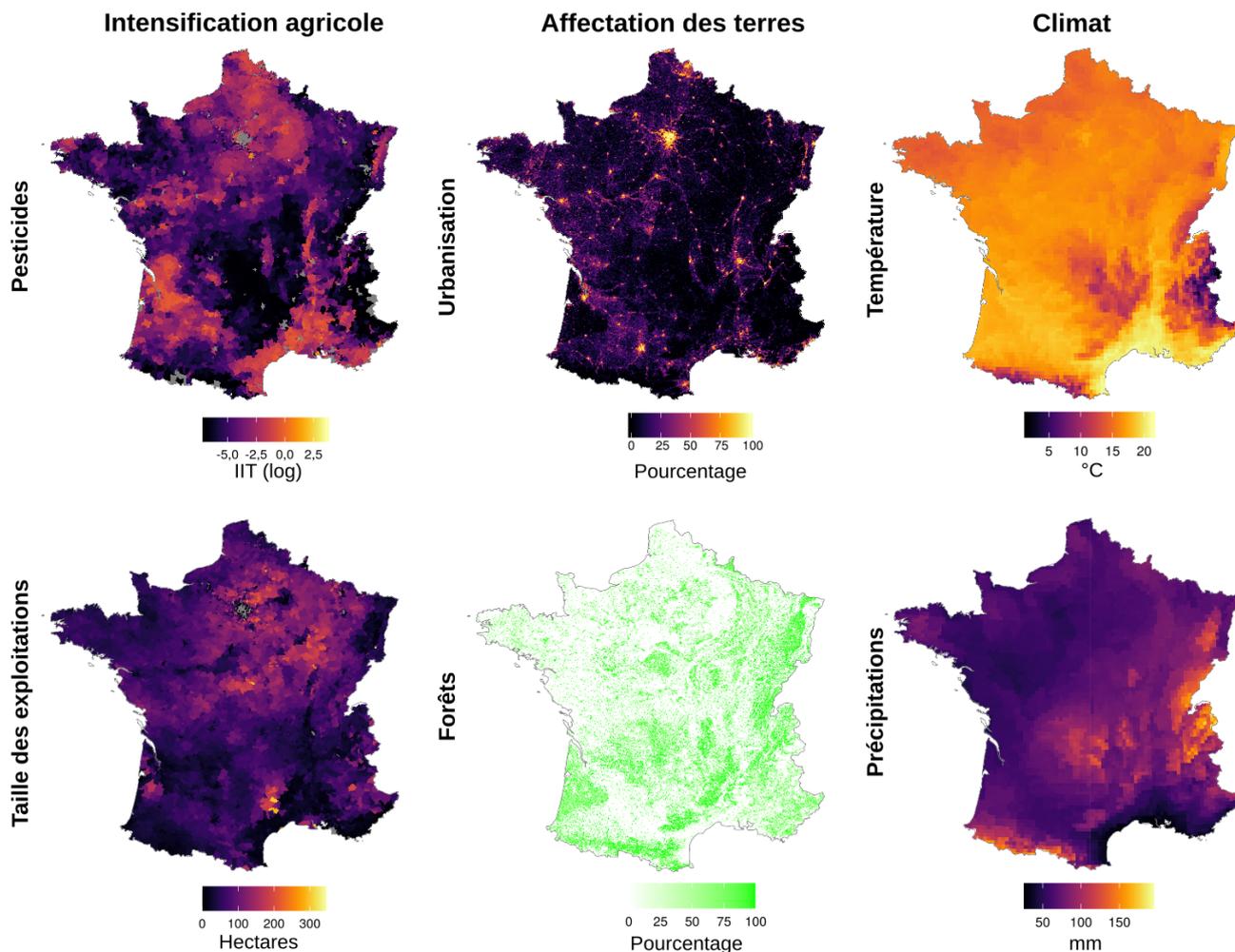


FIGURE S4 – Distribution spatiale des facteurs anthropiques. L'intensification agricole est représentée à la fois par l'utilisation de pesticides et la taille des exploitations. L'utilisation de pesticides est la moyenne de l'indice d'intensité de traitement (IIT) entre 2013 et 2017. La taille des exploitations est la moyenne de la taille de l'unité de production de terres agricoles entre 2000 et 2010. L'affectation des terres correspond au tissu urbain et à la couverture forestière. L'urbanisation correspond au pourcentage de zones artificialisées en 2009. La couverture forestière correspond aux données de 2000. Le climat est évalué par la température et les précipitations. La température et les précipitations correspondent aux moyennes de la température et des précipitations printanières, entre 2001 et 2017 pour la température et entre 2001 et 2013 pour les précipitations.

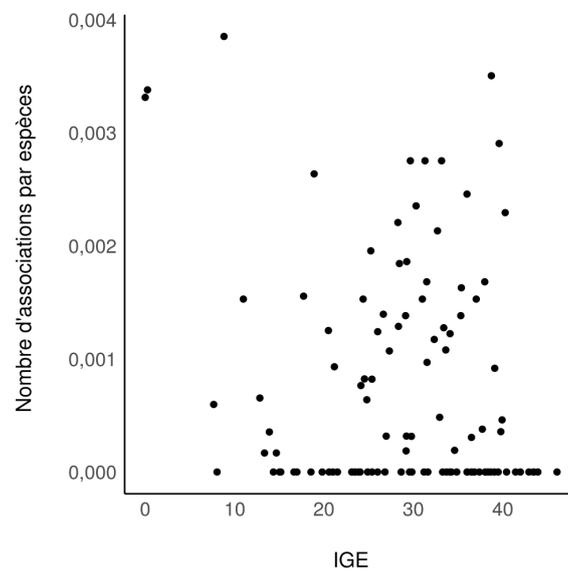


FIGURE S5 – Nombre d'association par espèce en fonction de l'indice de généralisation des espèces (IGE). Aucune relation linéaire significative n'a été trouvée entre le nombre d'association par espèce et l'IGE (pente = $-1,7 \cdot 10^{-5}$, écart-type = $1,0 \cdot 10^{-5}$, t-value = -1,7, p-value = 0,09, r^2 ajusté = 0,02).

Annexe 5

Matériel supplémentaire 1

Indice de développement humain et robustesse de l'indice socio-environnemental

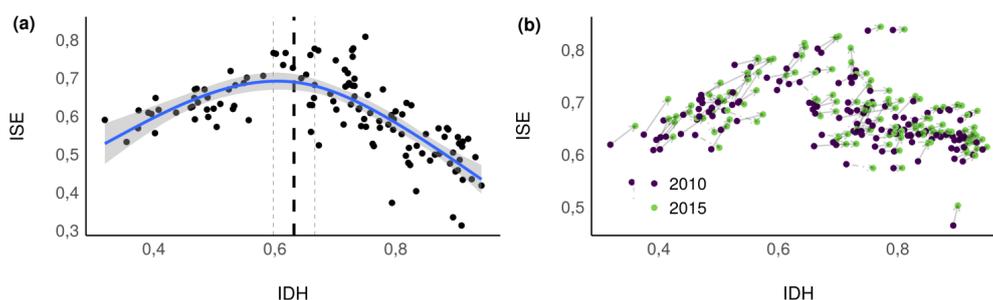


FIGURE S1 – Relations dans l'espace et le temps entre l'ISE et l'IDH. a) Valeurs de l'indice socio-environnemental (ISE) en 2011 par rapport à l'indice de développement humain (IDH). Le point d'inflexion est représenté par une ligne pointillée noire (avec IC à 95%). b) Changement des valeurs de l'ISE entre 2010 et 2015 par rapport à l'IDH.

Les valeurs de l'IDH proviennent des statistiques des Nations Unies (2020b). L'ISE a une relation avec l'IDH dans l'espace très proche de celle trouvée avec le PIB (Fig. S1a). L'ISE est positivement lié à l'IDH (pente = 0,70, écart-type = 0,09, pvalue < 0,05, $r^2 = 0,58$) avant $0,72 \pm 0,02$ et négativement au-dessus de ce seuil (pente = -2,17, écart-type = 0,17, pvalue < 0,05, $r^2 = 0,58$). Contrairement au PIB, ce seuil n'a pas été retrouvé dans l'analyse temporelle (Fig. S1b), ce qui signifie que les variations temporelles de l'IDH et de l'ISE ne sont pas liées.

Il existe un lien intrinsèque entre l'IDH et le PIB car le PIB par habitant est l'une des mesures contenues dans l'IDH avec l'espérance de vie et l'accès à l'éducation. Ceci explique la proximité des relations trouvées dans l'espace entre l'ISE et l'IDH (Fig. S1) par rapport à l'ISE avec le PIB (Fig. 5.3). Les différences expliquées par l'incorporation de l'espérance de vie et de l'accès à l'éducation dans les normes sociales sont probablement assez fortes pour s'éloigner des relations trouvées avec le PIB dans le temps mais pas dans l'espace. La relation négative entre l'ISE et l'IDH, due à la dégradation environnementale et sociale liée à l'augmentation du PIB, semble être compensée par l'augmentation des normes sociales (espérance de vie et accès à l'éducation) dans le temps (relation positive entre la variation du score social et la variation de l'IDH : pente = 0,68, écart-type = 0,14, tvalue = 5, pvalue < 0,05, $r^2 = 0,51$, relation non significative entre la variation du score biophysique et la variation de l'IDH : pente = 0,13, écart-type = 0,17, tvalue = 1, pvalue = 0,46, $r^2 = 0,06$). Cependant, ce n'est pas le cas dans l'espace (relation négative entre la variation du score social et l'IDH spatial : pente = -0,14, type d'écart = 0,03, tvalue = -5, pvalue < 0,05, $r^2 = 0,51$, relation positive entre la variation du score biophysique et l'IDH spatial : pente = 0,09, type d'écart = 0,08, tvalue = 3, pvalue < 0,05, $r^2 = 0,06$), ce qui explique la relation spatiale entre l'ISE et l'IDH proche de celle entre l'ISE et le PIB.

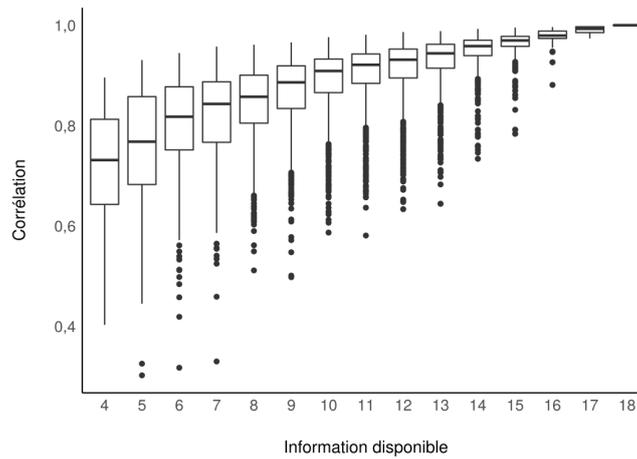


FIGURE S2 – Analyse de robustesse. L'ISE est recalculé après avoir retiré au moins un indicateur social ou biophysique et la corrélation entre l'indice recalculé et l'ISE original est évaluée. Les informations disponibles correspondent au nombre d'indicateurs sociaux et biophysiques conservés pour le calcul de l'indice et vont de 4 (2 indicateurs sociaux nécessaires au calcul du score social et deux indicateurs biophysiques nécessaires au calcul du score biophysique) à 18 (les 7 indicateurs biophysiques conservés et les 11 indicateurs sociaux conservés).

Matériel supplémentaire 2

Analyse spatiale entre les scores, le PIB, la population et l'IDD

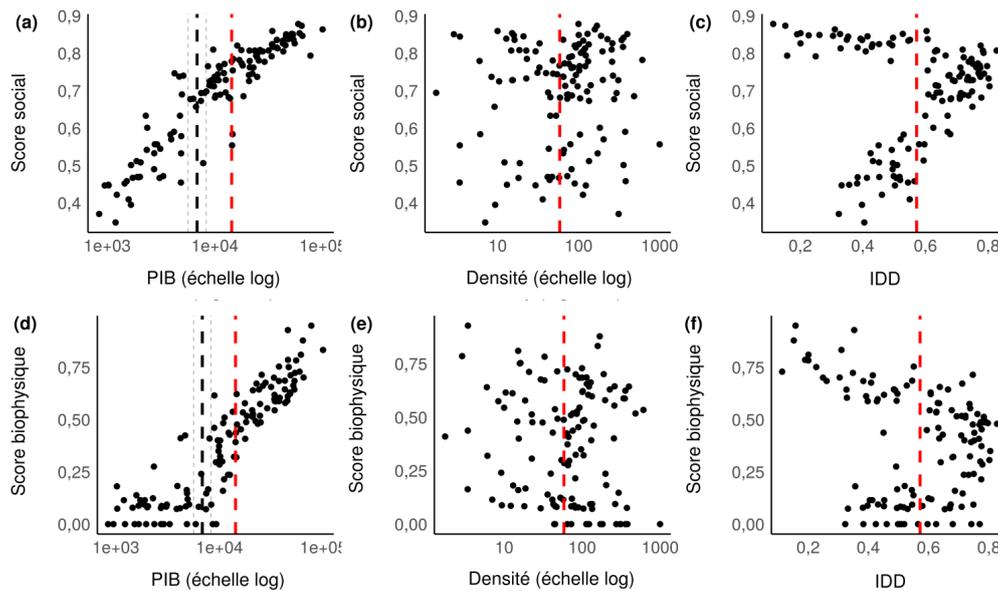


FIGURE S3 – Relations entre le score social et le score environnemental de l'ISE et les indices externes en 2011. a) Score social lié au PIB par habitant (valeurs logarithmiques). Le point d'inflexion de la relation entre l'ISE et le PIB est représenté par une ligne pointillée noire (avec IC à 95%) et la ligne rouge représente la valeur du PIB mondial par habitant en 2011. b) Score social lié à la densité de population (valeurs logarithmiques). La ligne rouge représente la valeur moyenne de la densité moyenne mondiale en 2011. c) Score social lié à l'indice de développement durable (IDD). d) Score biophysique lié au PIB par habitant (valeurs logarithmiques). e) Score biophysique lié à la densité de population (valeurs logarithmiques). f) Score biophysique lié à l'IDD.

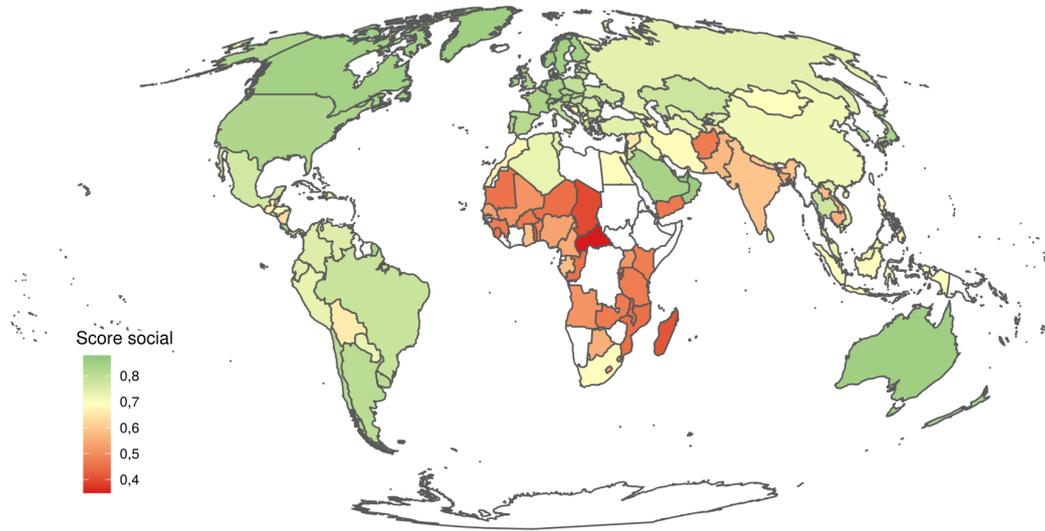


FIGURE S4 – Distribution spatiale mondiale du score social. Les valeurs faibles sont affichées en rouge et les valeurs élevées en vert.

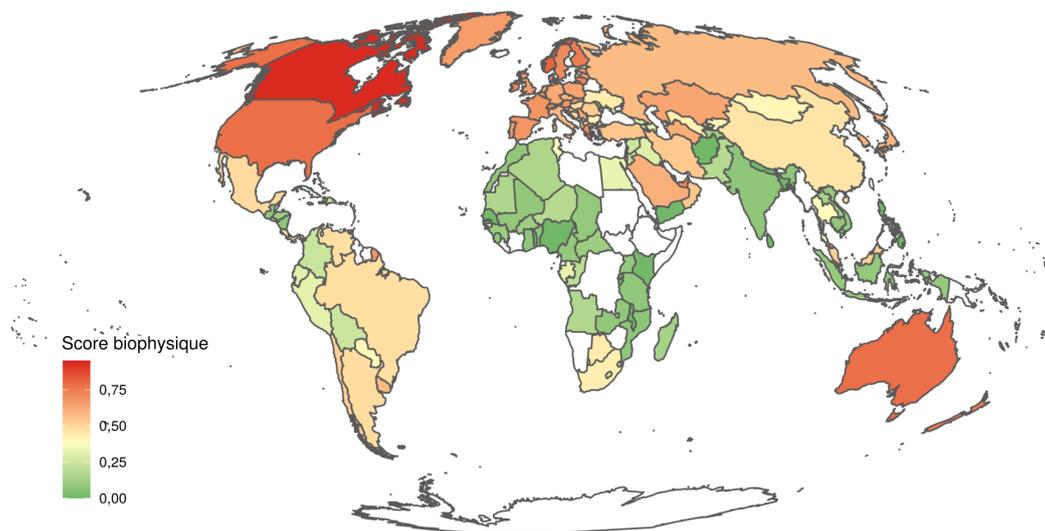


FIGURE S5 – Distribution spatiale mondiale du score biophysique. Les valeurs faibles (impact faible) sont affichées en vert et les valeurs élevées (impact fort) en rouge.

Matériel supplémentaire 3

Variation temporelle dans les indices et calcul du seuil du PIB dans le temps

Le modèle est construit comme suit (valeur logarithmique pour le PIB) :

$$\delta SEI = \alpha + \beta_1 PIB_{log} + \beta_2 \delta PIB_{log} + \gamma PIB_{log} : \delta PIB_{log} + \epsilon$$

avec $\alpha = 0,11 \pm 0,08$, $\beta_1 = -0,01 \pm 0,01$, $\beta_2 = 6,55 \pm 2,59$, $\gamma = -0,75 \pm 0,28$ et $\epsilon = N(\mu, \sigma^2)$.

Par définition, le coefficient total de la pente entre δSEI et δPIB_{log} est $(\beta_2 + \gamma PIB_{log})$. Donc $\delta SEI(\delta PIB_{log}) = 0$ quand $PIB_{log} = \frac{-\beta_2}{\gamma}$ d'où $PIB_{log} = 8,682$ et $PIB = 5\,897$ Int\$.

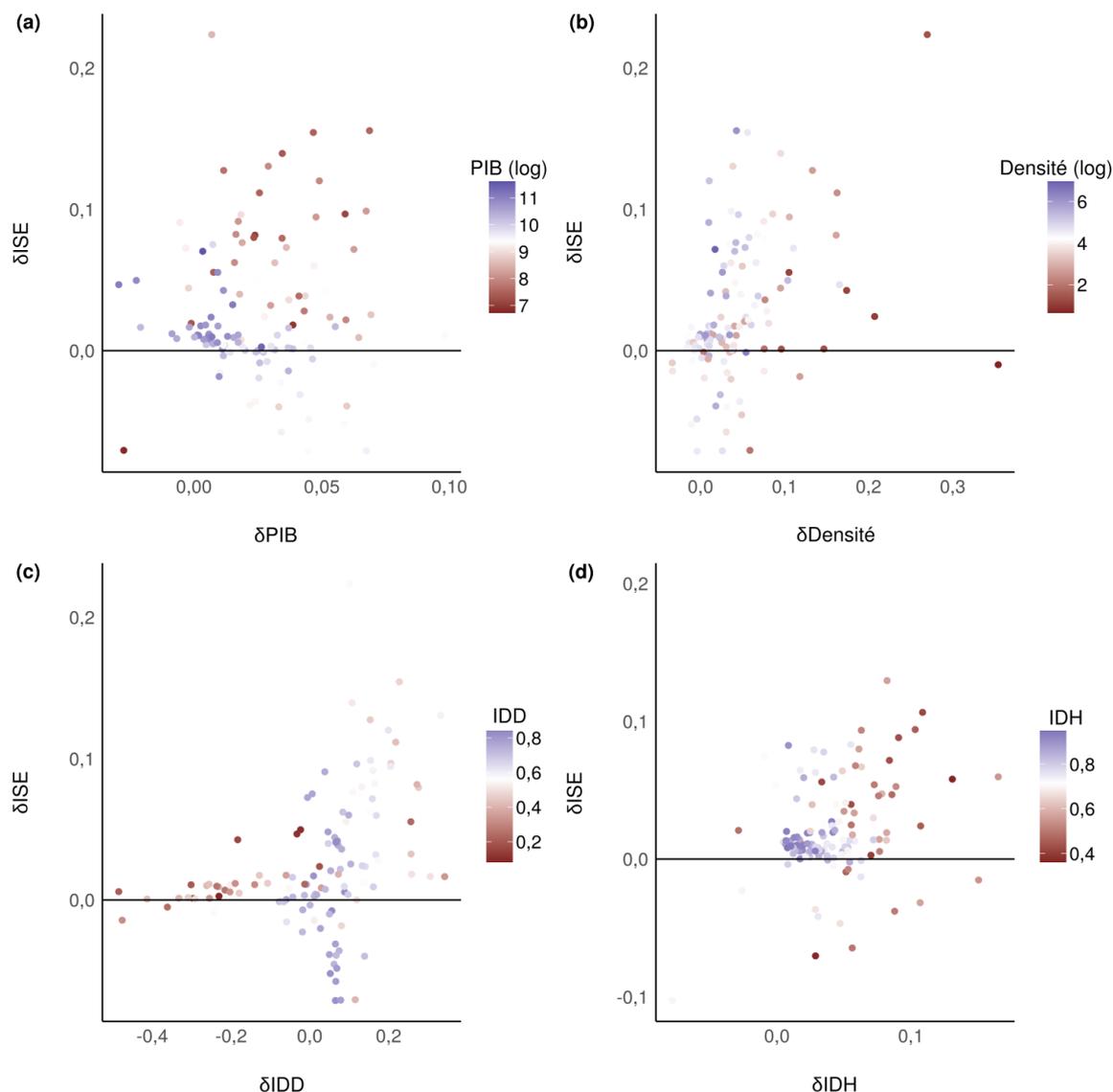


FIGURE S6 – Changements de l'ISE entre 2005 et 2015 liés à a) la variation du PIB, b) la variation de la densité de population, c) la variation de l'IDD et d) la variation de l'IDH. La ligne horizontale continue correspond à une absence de changement de l'ISE et les couleurs des points indiquent la valeur 2005 du PIB, de la densité de population, de l'IDS ou de l'IDH.

Matériel supplémentaire 4

Seuil de PIB

Pays	2011 PIB par habitant	PIB supérieur à 5 900 Int\$ (optimum temporel en fonction de l'ISE)	PIB supérieur à 6 830 Int\$ (optimum spatial en fonction de l'ISE)	PIB supérieur à 14 275 Int\$ (PIB mondial moyen par habitant en 2011)
Afghanistan	1792	Non	Non	Non
Afrique du Sud	11838	Oui	Oui	Non
Albanie	9484	Oui	Oui	Non
Algérie	13204	Oui	Oui	Non
Allemagne	43189	Oui	Oui	Oui
Angola	8016	Oui	Oui	Non
Arabie Saoudite	48470	Oui	Oui	Oui
Argentine	20003	Oui	Oui	Oui
Arménie	8465	Oui	Oui	Non
Australie	46132	Oui	Oui	Oui

Autriche	41446	Oui	Oui	Oui
Azerbaïdjan	16176	Oui	Oui	Oui
Bahraïn	36372	Oui	Oui	Oui
Bangladesh	2772	Non	Non	Non
Barbade	11870	Oui	Oui	Non
Biélorussie	17918	Oui	Oui	Oui
Belgique	38130	Oui	Oui	Oui
Bénin	1836	Non	Non	Non
Bolivie	5331	Non	Non	Non
Bosnie-Herzégovine	8961	Oui	Oui	Non
Botswana	13376	Oui	Oui	Non
Brésil	14831	Oui	Oui	Oui
Bulgarie	15112	Oui	Oui	Oui
Burkina Faso	1344	Non	Non	Non
Burundi	719	Non	Non	Non
Cambodge	2496	Non	Non	Non
Cameroun	2494	Non	Non	Non
Canada	42197	Oui	Oui	Oui
Cap Vert	6295	Oui	Non	Non
Chili	19705	Oui	Oui	Oui
Chine	10221	Oui	Oui	Non
Colombie	11788	Oui	Oui	Non
Comores	1479	Non	Non	Non
Congo	5875	Non	Non	Non
Corée du Nord	1718	Non	Non	Non
Corée du Sud	32225	Oui	Oui	Oui
Costa Rica	12366	Oui	Oui	Non
Côte d'Ivoire	2444	Non	Non	Non
Croatie	19813	Oui	Oui	Oui
Cuba	6928	Oui	Oui	Non
Chypre	27272	Oui	Oui	Oui
Danemark	43575	Oui	Oui	Oui
Djibouti	2590	Non	Non	Non
Dominique	8944	Oui	Oui	Non
Equateur	9985	Oui	Oui	Non
Egypte	10737	Oui	Oui	Non
Emirats Arabes Unis	65307	Oui	Oui	Oui
Espagne	31600	Oui	Oui	Oui
Estonie	21997	Oui	Oui	Oui
Etats-Unis	49675	Oui	Oui	Oui
Ethiopie	1199	Non	Non	Non
Finlande	38432	Oui	Oui	Oui
France	36691	Oui	Oui	Oui
Gabon	16403	Oui	Oui	Oui
Gambie	1669	Non	Non	Non
Georgie	8946	Oui	Oui	Non
Ghana	3283	Non	Non	Non
Grèce	24349	Oui	Oui	Oui
Guatemala	6650	Oui	Non	Non
Guinée	1347	Non	Non	Non
Guinée Bissau	1413	Non	Non	Non
Guinée Equatoriale	43841	Oui	Oui	Oui
Haïti	1648	Non	Non	Non
Honduras	4421	Non	Non	Non
Hong Kong	44532	Oui	Oui	Oui
Hongrie	20886	Oui	Oui	Oui

Islande	36740	Oui	Oui	Oui
Inde	4768	Non	Non	Non
Indonésie	8849	Oui	Oui	Non
Irak	11484	Oui	Oui	Non
Iran	18024	Oui	Oui	Oui
Irlande	48980	Oui	Oui	Oui
Israël	29370	Oui	Oui	Oui
Italie	35151	Oui	Oui	Oui
Jamaïque	7141	Oui	Oui	Non
Japon	34979	Oui	Oui	Oui
Jordanie	11615	Oui	Oui	Non
Kazakhstan	21302	Oui	Oui	Oui
Kenya	2712	Non	Non	Non
Koweït	77126	Oui	Oui	Oui
Kyrgyzstan	4142	Non	Non	Non
Laos	4401	Non	Non	Non
Lettonie	18428	Oui	Oui	Oui
Lesotho	2346	Non	Non	Non
Liban	16230	Oui	Oui	Oui
Liberia	820	Non	Non	Non
Libye	12893	Oui	Oui	Non
Lituanie	20243	Oui	Oui	Oui
Luxembourg	54031	Oui	Oui	Oui
Macédoine du Nord	11321	Oui	Oui	Non
Madagascar	1347	Non	Non	Non
Malawi	1102	Non	Non	Non
Malaysie	19390	Oui	Oui	Oui
Mali	1500	Non	Non	Non
Malte	23871	Oui	Oui	Oui
Maroc	7226	Oui	Oui	Non
Mauritanie	3104	Non	Non	Non
Maurice	16483	Oui	Oui	Oui
Mexique	15210	Oui	Oui	Oui
Moldavie	4892	Non	Non	Non
Mongolie	9484	Oui	Oui	Non
Monténégro	15747	Oui	Oui	Oui
Mozambique	925	Non	Non	Non
Myanmar	3884	Non	Non	Non
Namibie	8203	Oui	Oui	Non
Népal	2189	Non	Non	Non
Nicaragua	4189	Non	Non	Non
Niger	799	Non	Non	Non
Nigeria	5136	Non	Non	Non
Norvège	80623	Oui	Oui	Oui
Nouvelle Zélande	32057	Oui	Oui	Oui
Oman	44454	Oui	Oui	Oui
Ouganda	1890	Non	Non	Non
Ouzbekistan	7396	Oui	Oui	Non
Pakistan	4464	Non	Non	Non
Palestine	4863	Non	Non	Non
Panama	16762	Oui	Oui	Oui
Paraguay	7377	Oui	Oui	Non
Pays-Bas	44591	Oui	Oui	Oui
Pérou	10044	Oui	Oui	Non
Philippines	5851	Non	Non	Non
Pologne	21837	Oui	Oui	Oui

Portugal	25133	Oui	Oui	Oui
Puerto Rico	33981	Oui	Oui	Oui
Qatar	155533	Oui	Oui	Oui
République Centre Africaine	909	Non	Non	Non
République Democratique du Congo	681	Non	Non	Non
République Dominicaine	11679	Oui	Oui	Non
République Tchèque	26725	Oui	Oui	Oui
Roumanie	17174	Oui	Oui	Oui
Royaume-Uni	34971	Oui	Oui	Oui
Russie	23130	Oui	Oui	Oui
Rwanda	1449	Non	Non	Non
Sainte Lucie	10255	Oui	Oui	Non
Salvador	7607	Oui	Oui	Non
Sao Tome et Principe	3179	Non	Non	Non
Sénégal	2123	Non	Non	Non
Serbie	12463	Oui	Oui	Non
Seychelles	21545	Oui	Oui	Oui
Sierra Leone	1479	Non	Non	Non
Singapour	61672	Oui	Oui	Oui
Slovaquie	22483	Oui	Oui	Oui
Slovénie	26004	Oui	Oui	Oui
Soudan	3669	Non	Non	Non
Sri Lanka	8918	Oui	Oui	Non
Suède	42079	Oui	Oui	Oui
Suisse	58686	Oui	Oui	Oui
Swaziland	7389	Oui	Oui	Non
Syrie	5979	Oui	Non	Non
Taïwan	38565	Oui	Oui	Oui
Tadjikistan	3111	Non	Non	Non
Tanzanie	2227	Non	Non	Non
Tchad	1661	Non	Non	Non
Thaïlande	13318	Oui	Oui	Non
Togo	1227	Non	Non	Non
Trinité-et-Tobago	29745	Oui	Oui	Oui
Tunisie	10437	Oui	Oui	Non
Turquie	17919	Oui	Oui	Oui
Turkmenistan	16518	Oui	Oui	Oui
Ukraine	10333	Oui	Oui	Non
Uruguay	17211	Oui	Oui	Oui
Vénézuéla	17746	Oui	Oui	Oui
Vietnam	4786	Non	Non	Non
Yemen	4088	Non	Non	Non
Zambie	3205	Non	Non	Non
Zimbabwe	1515	Non	Non	Non

TABLEAU S1 – Pays dépassant les seuils de PIB optimaux de l'ISE et le PIB mondial de 2011.

Matériel supplémentaire 5

Indicateurs et PIB

Indicateurs et densité de population

Indicateurs et IDD

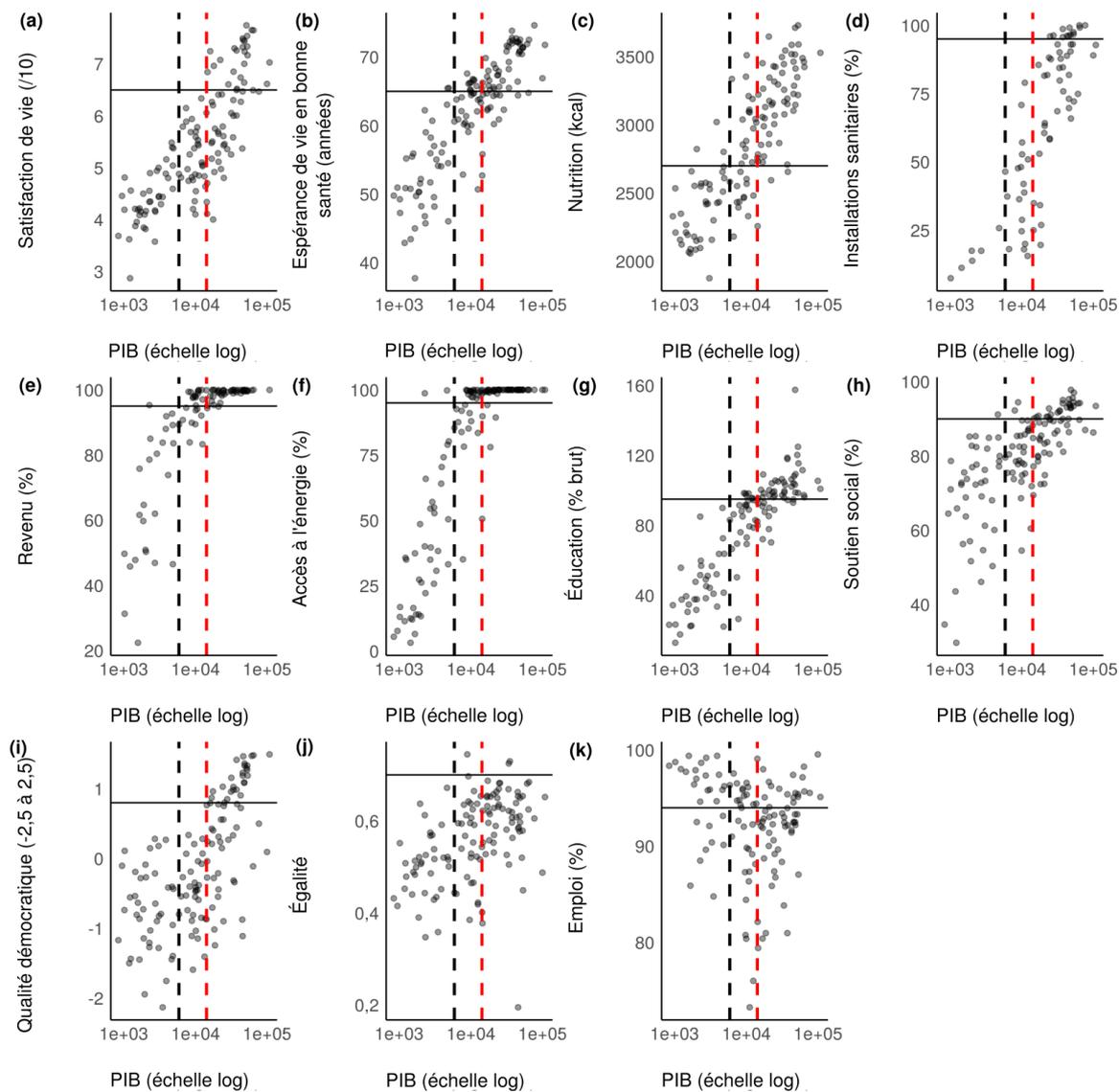


FIGURE S7 – Relations entre les indicateurs sociaux et le PIB en 2010-2011. La ligne pointillée noire représente le PIB optimal selon l'ISE (5 900 Int\$) et la ligne pointillée rouge le PIB mondial par habitant en 2011 (14 275 Int\$). À l'exception des installations sanitaires, pour chaque indicateur, au moins un pays a atteint le seuil de l'indicateur tout en ayant un PIB inférieur au PIB optimal.

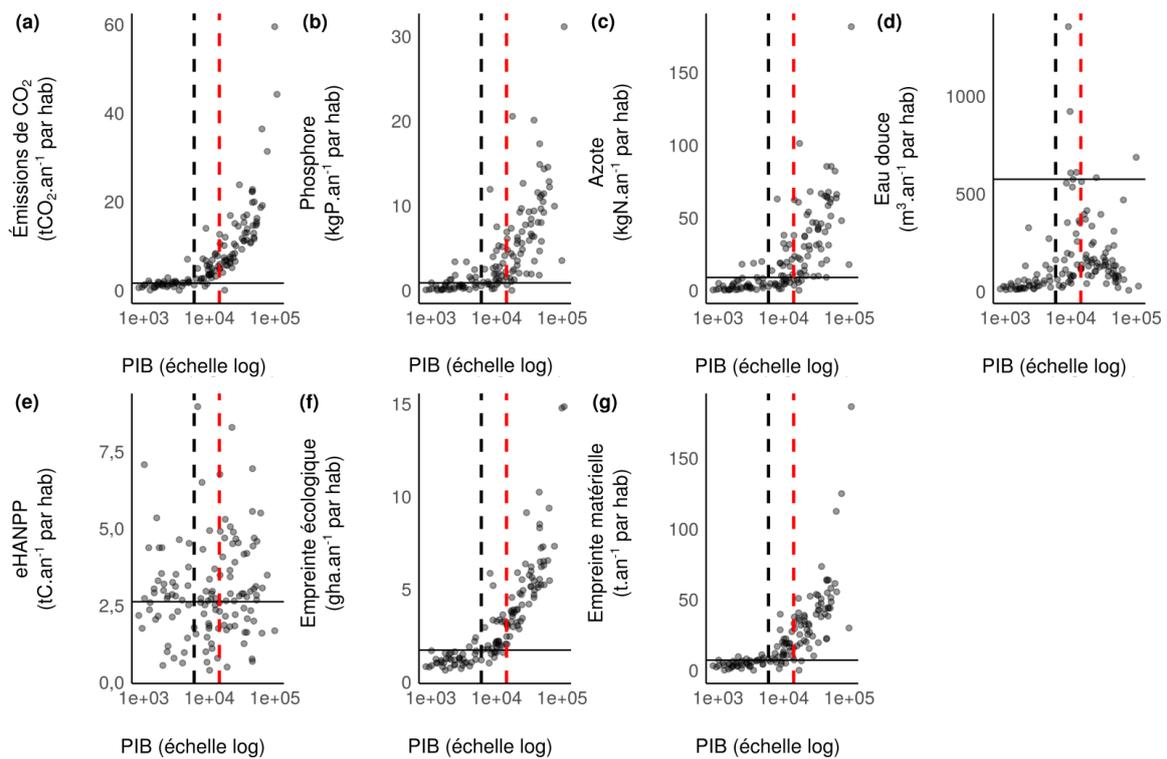


FIGURE S8 – Relations entre les indicateurs biophysiques et le PIB en 2010-2011. La ligne pointillée noire représente le PIB optimal selon l'ISE (5 900 Int\$) et la ligne pointillée rouge le PIB mondial par habitant en 2011 (14 275 Int\$). Les limites des émissions de CO₂, de l'empreinte écologique et de l'empreinte matérielle sont inévitablement dépassées lorsque les pays ont un PIB supérieur au PIB optimal.

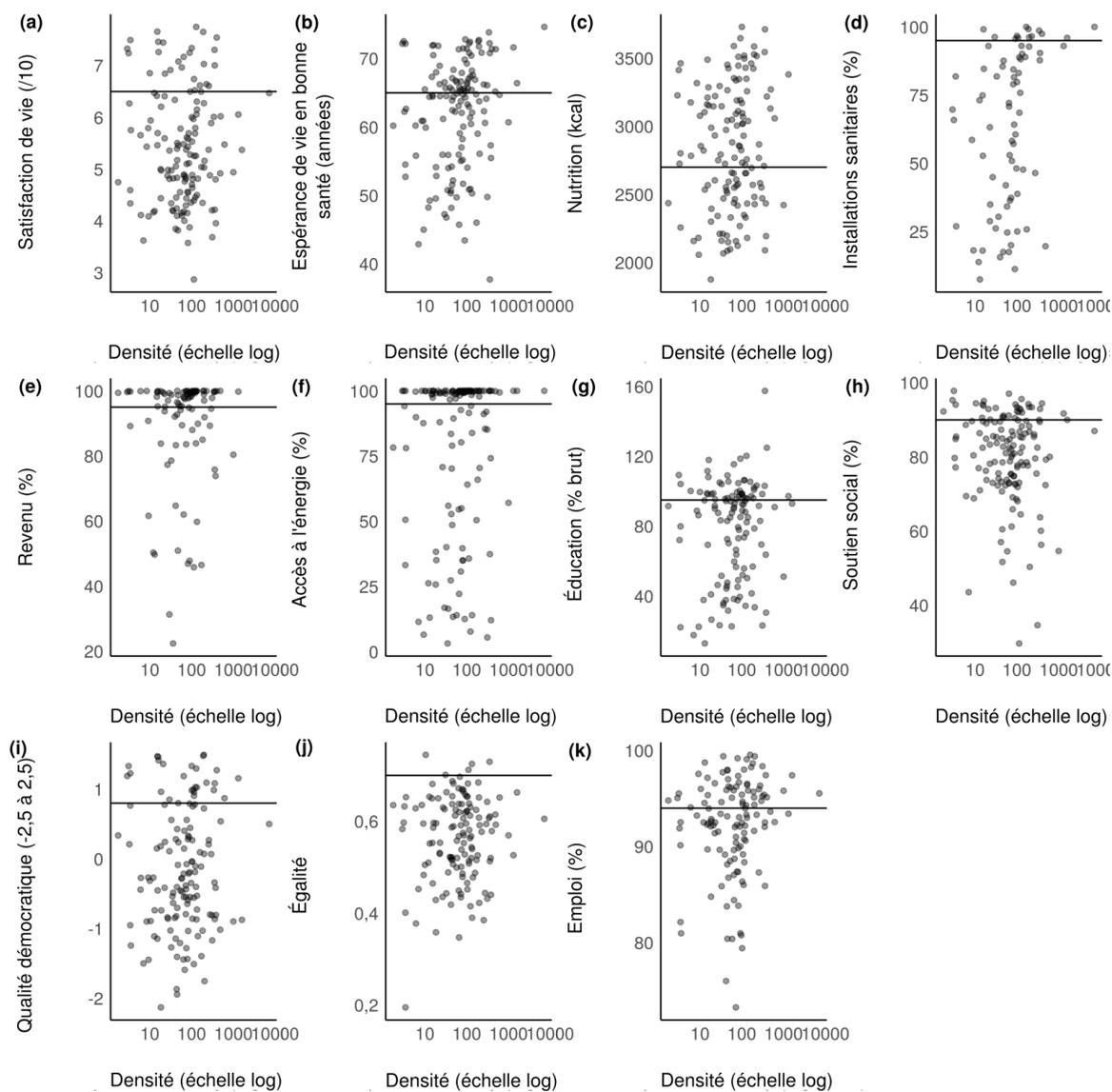


FIGURE S9 – Relations entre les indicateurs sociaux et la densité de population en 2010-2011. L'espérance de vie en bonne santé et les installations sanitaires sont positivement liés à la densité de population et pour chaque indicateur, les pays à forte et à faible densité peuvent atteindre le seuil.

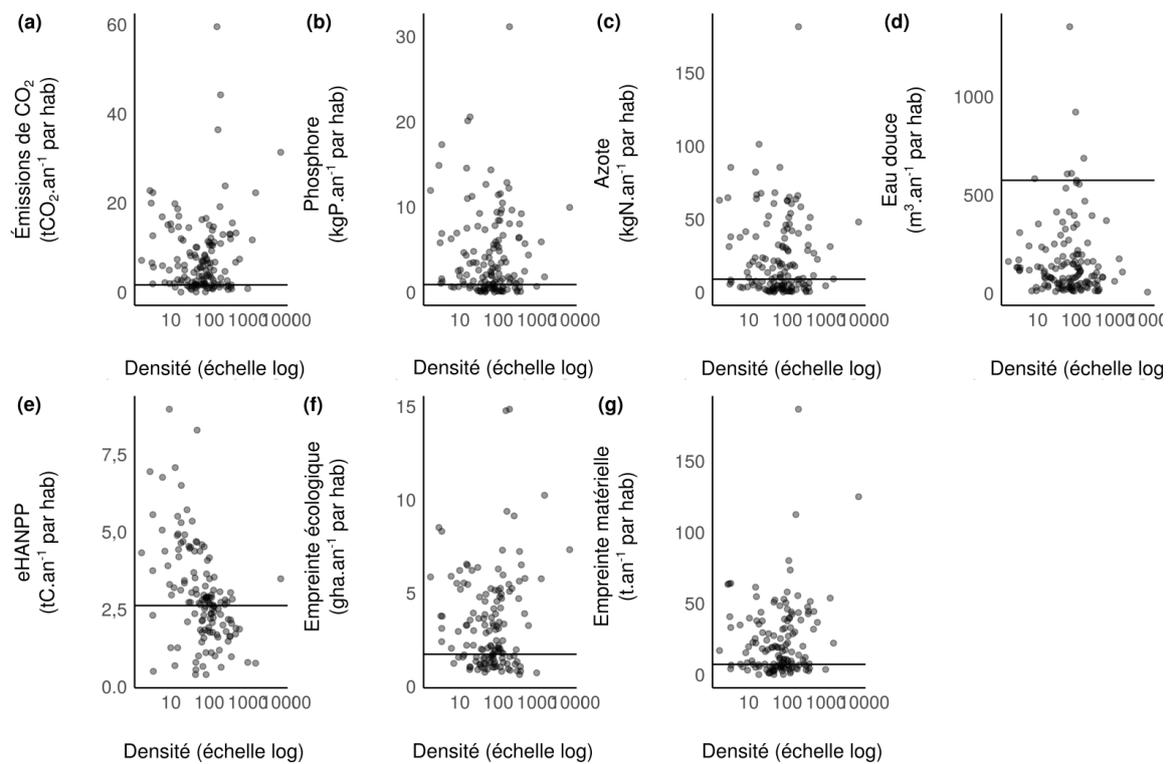


FIGURE S10 – Relations entre les indicateurs biophysiques et la densité de population en 2010-2011. Pour chaque indicateur, les pays à forte et à faible densité peuvent atteindre le seuil et l'eHANPP est même négativement lié à la densité de population.

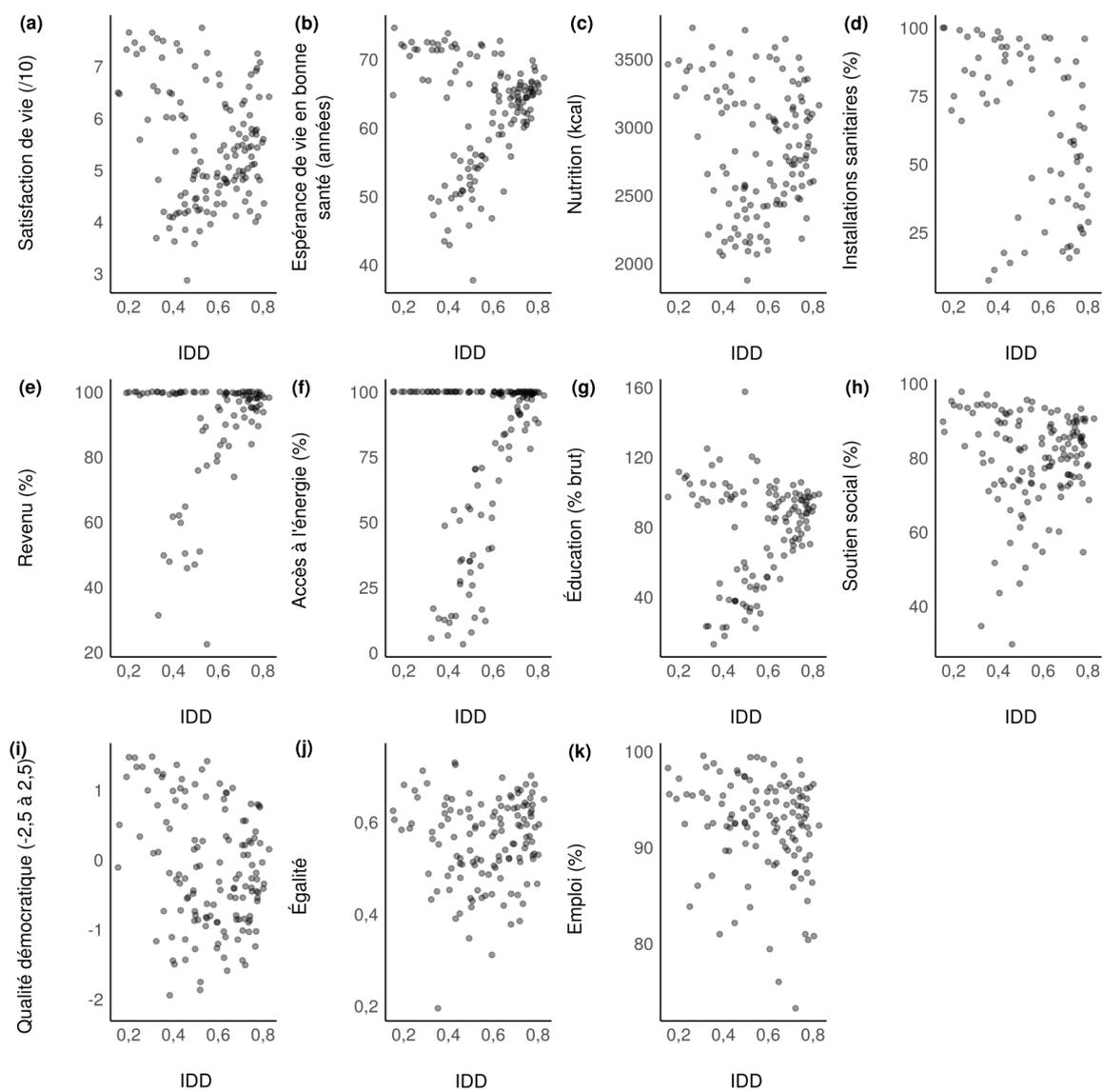


FIGURE S11 – Relations entre les indicateurs sociaux et l'IDD en 2010-2011.

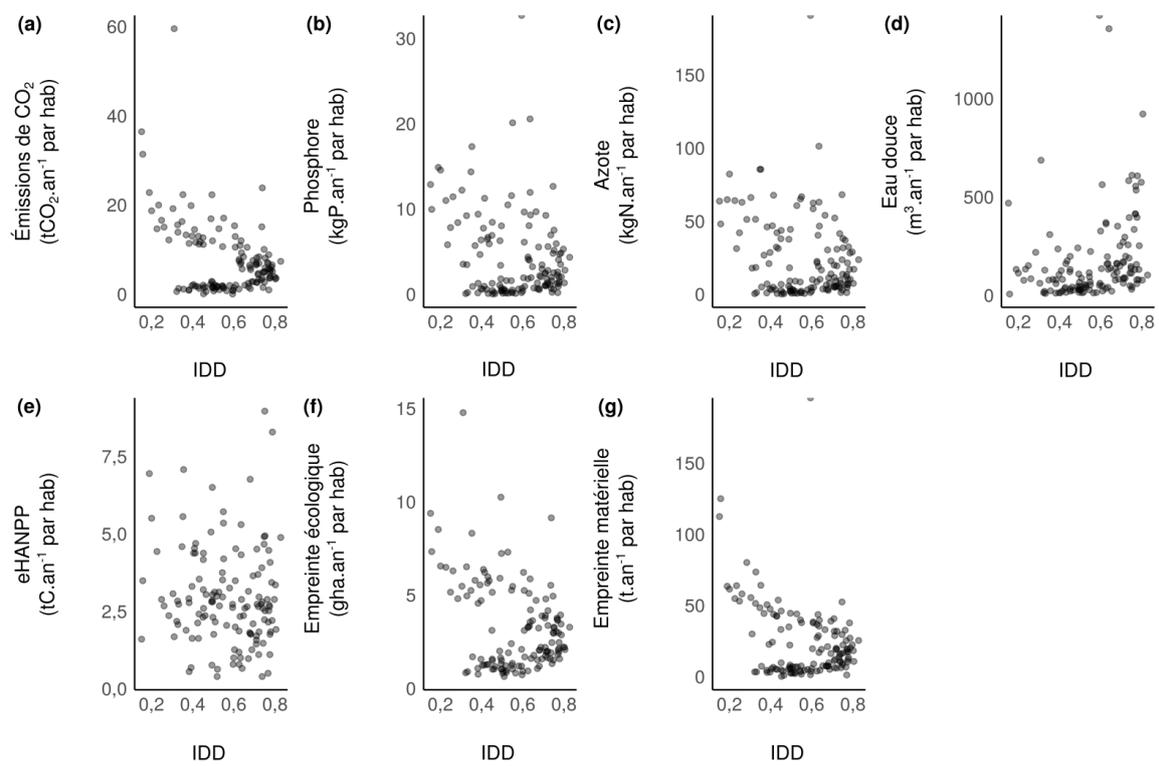


FIGURE S12 – Relations entre les indicateurs biophysiques et l'IDD en 2010-2011.

Annexe 6

Matériel supplémentaire 1

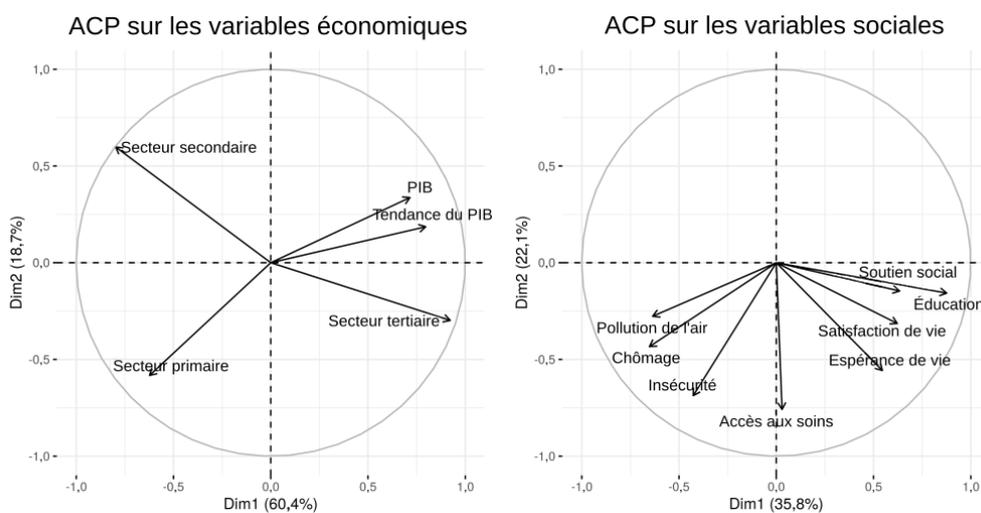


FIGURE S1 – Contribution des variables économiques et sociales aux deux premiers axes des ACP. Le premier axe de la première ACP est considéré comme le score économique et le premier axe de la deuxième ACP est considéré comme le score de bien-être social.

Matériel supplémentaire 2

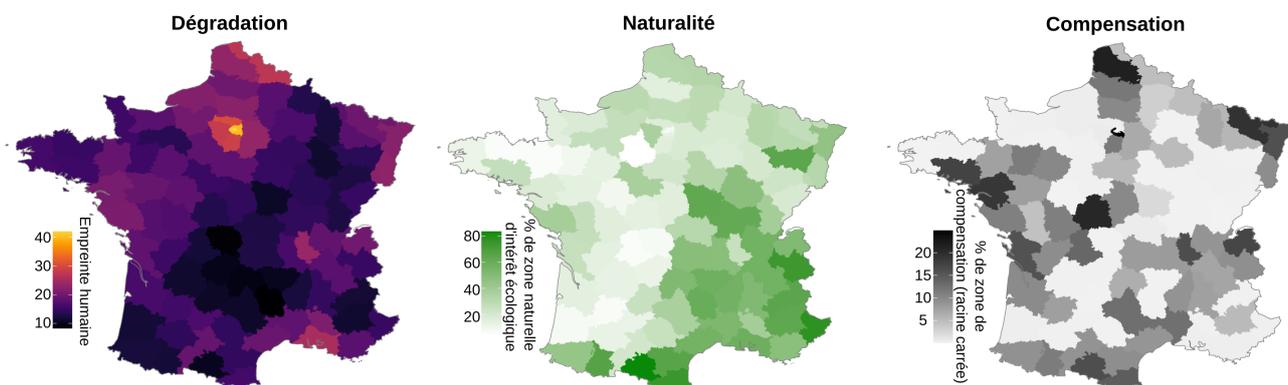


FIGURE S2 – Distribution des conditions environnementales (dégradation et naturalité) et des compensations de biodiversité.

Actions de résistance

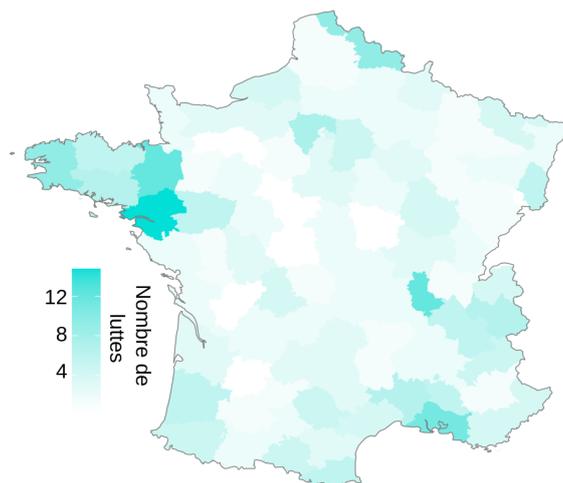


FIGURE S3 – Action de résistance non standardisée par habitant, mesurée en nombre de luttes par département.

Indicateur de biodiversité

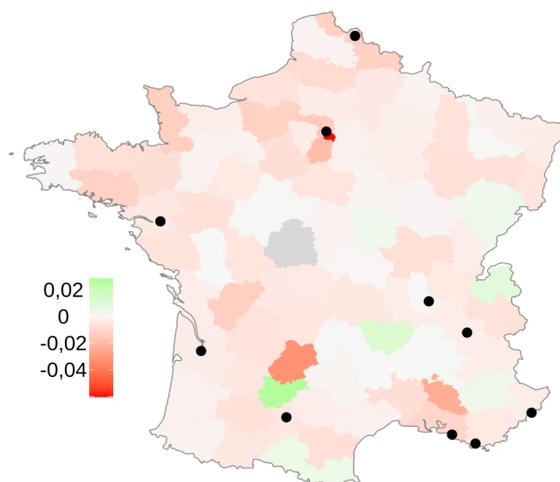


FIGURE S4 – Distribution des tendances de l'indice de biodiversité, y compris les tendances locales non significatives. Lorsque les données disponibles sont insuffisantes, les départements sont représentés en gris et les 10 zones urbaines les plus peuplées sont représentées par des points noirs.

Matériel supplémentaire 3

Nous avons constaté que le pourcentage de votes écologistes était positivement lié au score économique (pente = $3,8 \cdot 10^{-3}$, écart-type = $0,8 \cdot 10^{-3}$, tvalue = 4,5, pvalue < 0,05, r^2 ajusté = 0,18) et au bien-être social (pente = $5,3 \cdot 10^{-3}$, écart-type = $0,7 \cdot 10^{-3}$, tvalue = 7,0, pvalue < 0,05, r^2 ajusté = 0,34). A l'inverse, le nombre de luttes n'est positivement lié qu'au bien-être social (pente = $9,2 \cdot 10^{-7}$, écart-type = $3,5 \cdot 10^{-7}$, tvalue = 2,6, pvalue < 0,05, r^2 ajusté = 0,06) mais lié au score économique par une relation concave (premier ordre : coefficient = $-0,3 \cdot 10^{-7}$, écart-type = $3,5 \cdot 10^{-7}$, tvalue = -0,1, pvalue = 0,92; deuxième ordre : coefficient = $-2,5 \cdot 10^{-7}$, écart-type = $1,2 \cdot 10^{-7}$, tvalue = -2,1, pvalue < 0,05, r^2 = 0,02). Une telle relation concave est également observée en utilisant le nombre de luttes de base non standardisé par la population (voir Fig. S5).

Bien-être social en fonction du score économique (pente 1 = 5,4, écart-type = 2,1, tvalue = 2,5, pvalue < 0,05; pente 2 = -5,6, écart-type = 2,2, tvalue = -2,6, pvalue < 0,05, r^2 ajusté = 0,13). Luttes en fonction du score économique (pente 1 = $1,3 \cdot 10^{-6}$, écart-type = $0,8 \cdot 10^{-6}$, tvalue = 1,7, pvalue = 0,09; pente 2 = $-3,0 \cdot 10^{-6}$, écart-type = $1,1 \cdot 10^{-6}$, tvalue = -2,7, pvalue

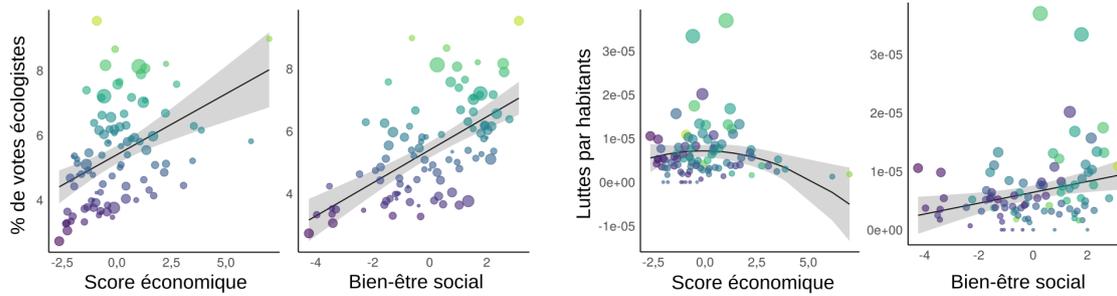


FIGURE S5 – Relations entre les votes écologistes ou les luttes et les scores sociaux et économiques. Les couleurs des points correspondent à la part des votes pour le parti écologiste et la taille des points représente le nombre d'oppositions locales actives face aux *grands projets inutiles*. Les relations significatives sont indiquées par des lignes noires avec des intervalles de confiance en gris.

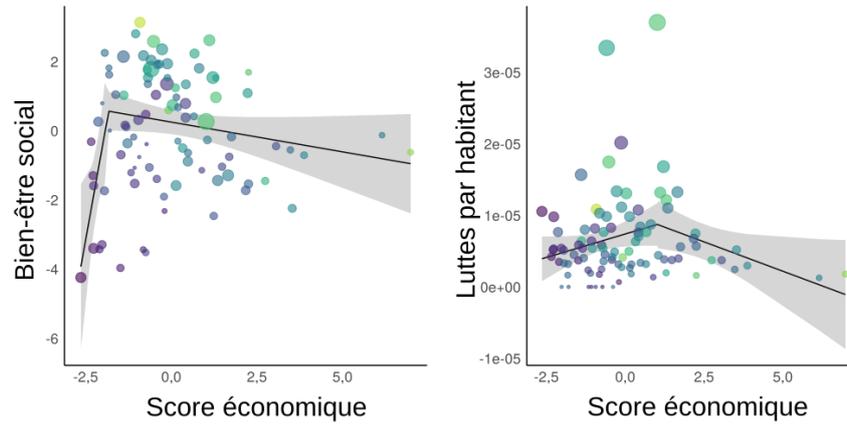


FIGURE S6 – Régressions segmentées pour les relations non linéaires trouvées entre le bien-être social et le score économique, et entre le nombre de luttes et le score économique. Les couleurs des points correspondent à la part des votes pour le parti écologiste et la taille des points représente le nombre d'oppositions locales actives face aux *grands projets inutiles*. Les relations significatives sont indiquées par des lignes noires avec les intervalles de confiance en gris.

$< 0,05$, r^2 ajusté = 0,04).

Le nombre de luttes est positivement lié au pourcentage de votes écologistes (pente = $1.2 \cdot 10^{-4}$, écart-type = $0.4 \cdot 10^{-4}$, t value = 2.9, p value < 0.01 , r^2 ajusté = 0.08).

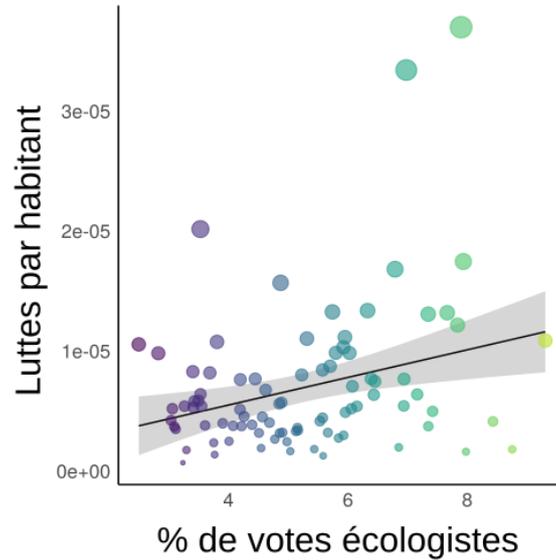


FIGURE S7 – Relations entre les luttes et le score du parti écologiste. Les couleurs des points correspondent à la part des votes pour le parti écologiste et la taille des points représente le nombre d'oppositions locales actives aux *grands projets inutiles*. La relation significative est indiquée par la ligne noire avec les intervalles de confiance en gris.

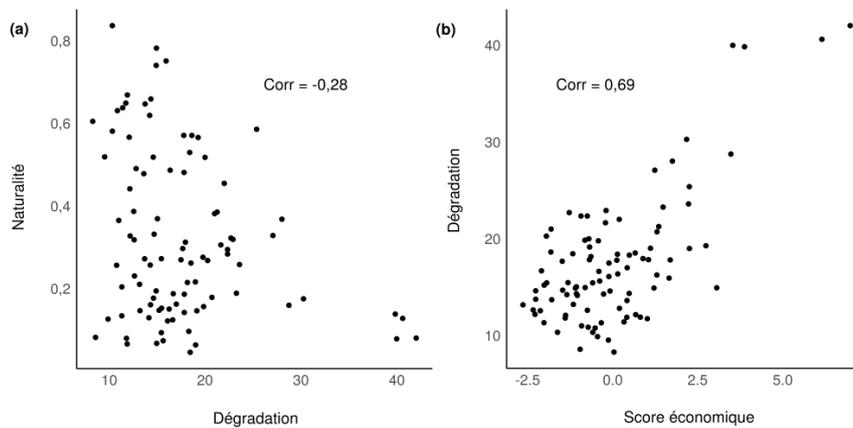


FIGURE S8 – a) Corrélation entre naturalité (% de zones naturelles d'intérêt écologique) et dégradation de l'environnement (Empreinte humaine). Il existe une corrélation négative bien que limitée (corrélation de Pearson = -0,28, $t = -2,81$, $df = 92$, $pvalue < 0,05$). b) Corrélation entre dégradation de l'environnement (Empreinte humaine) et développement économique. Il existe une corrélation forte et positive (corrélation de Pearson = 0,69, $t = 9,19$, $df = 92$, $pvalue < 0,05$).

Matériel supplémentaire 4

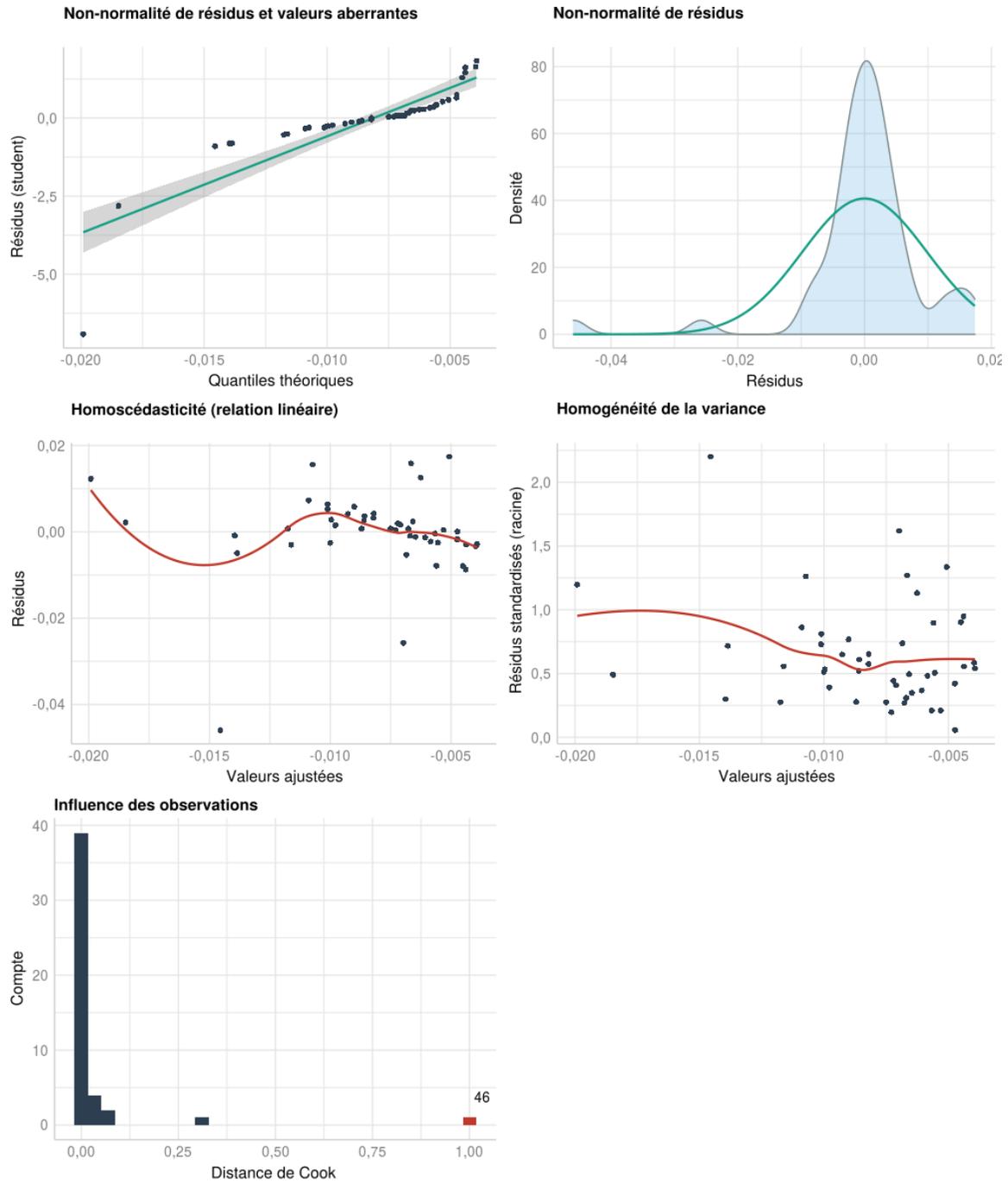


FIGURE S9 – Vérification des hypothèses du modèle pour l'indicateur de biodiversité en fonction du score économique.

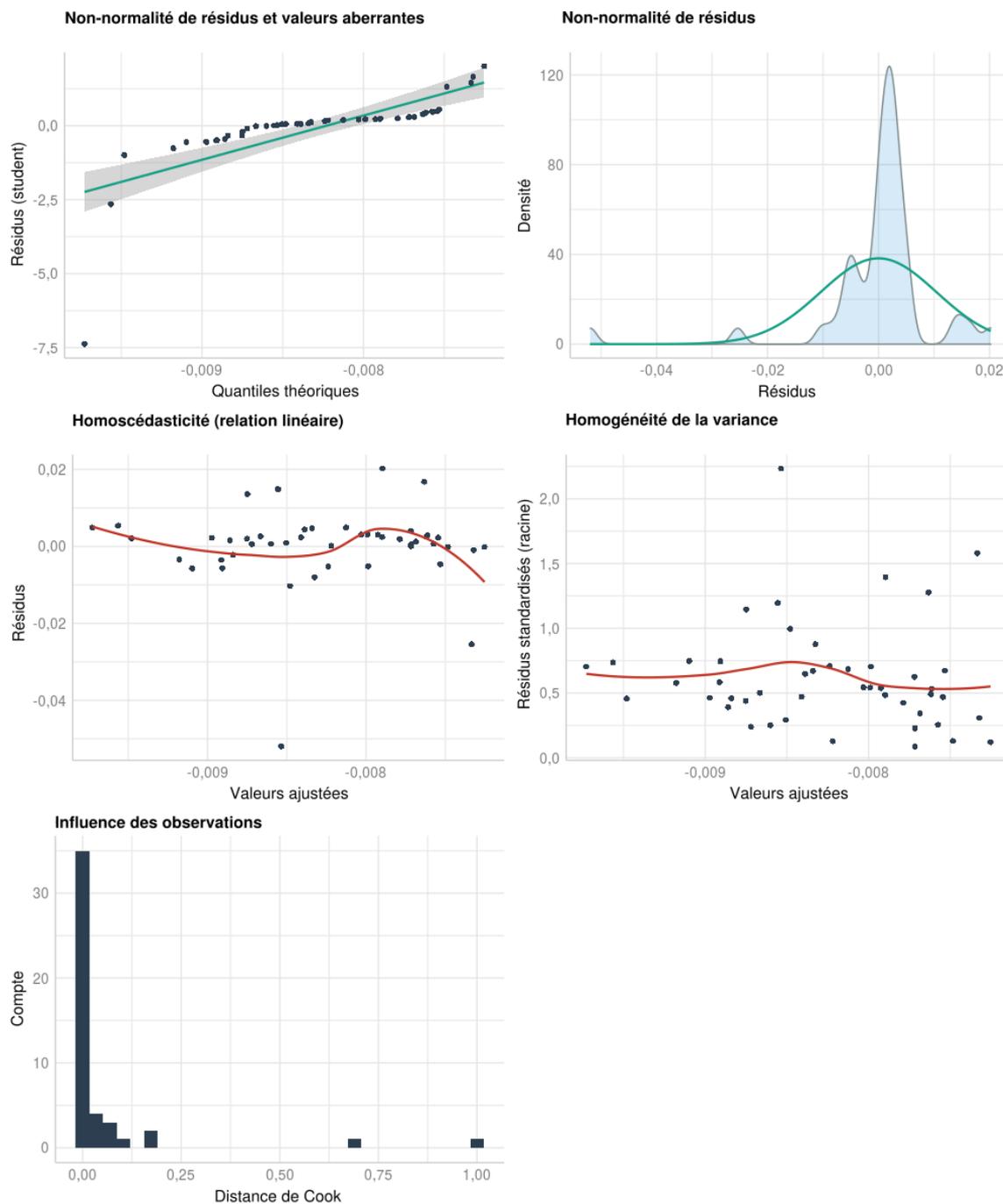


FIGURE S10 – Vérification des hypothèses du modèle pour l'indicateur de biodiversité en fonction du bien-être social.

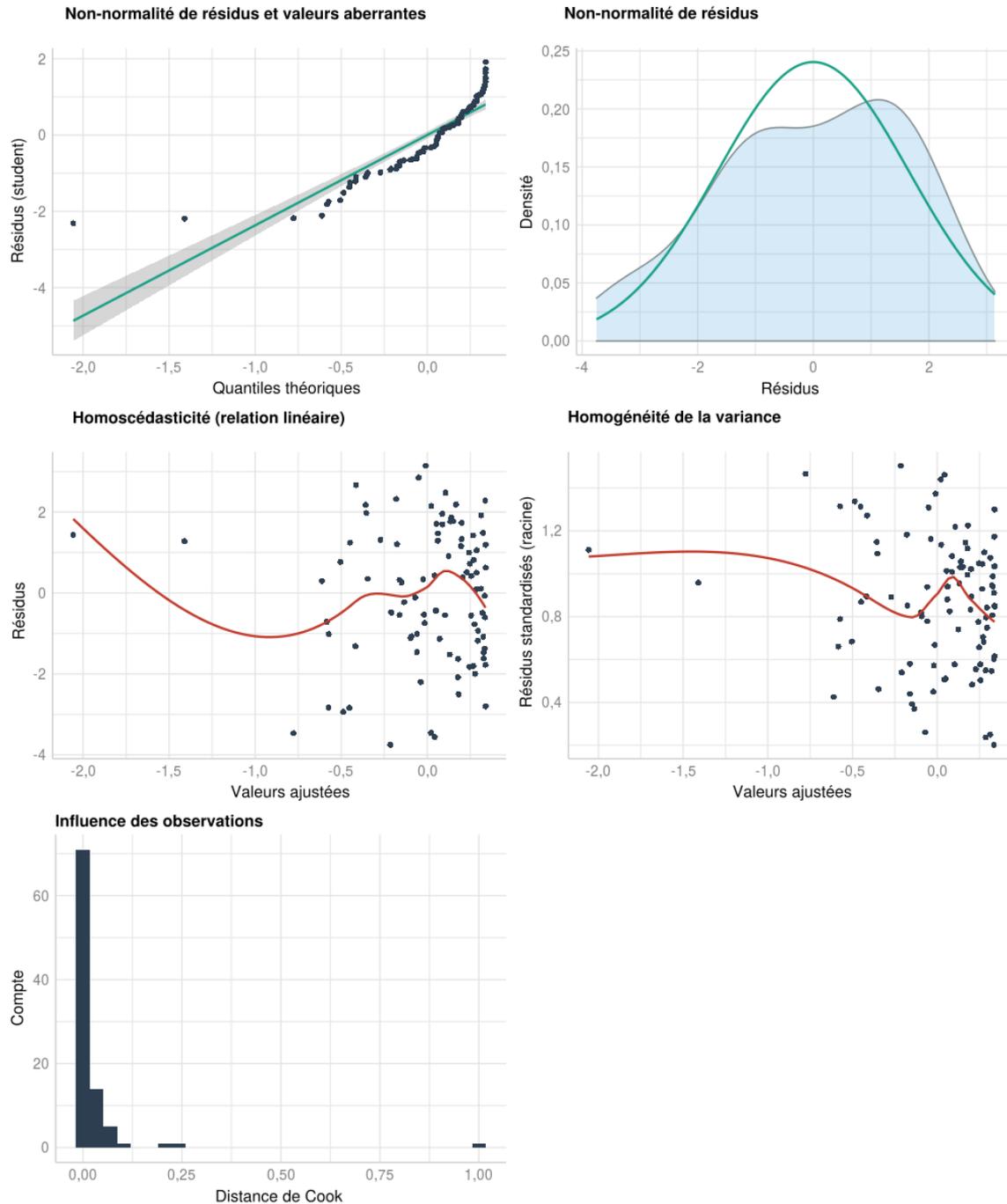


FIGURE S11 – Vérification des hypothèses du modèle pour le bien-être social en fonction du score économique.

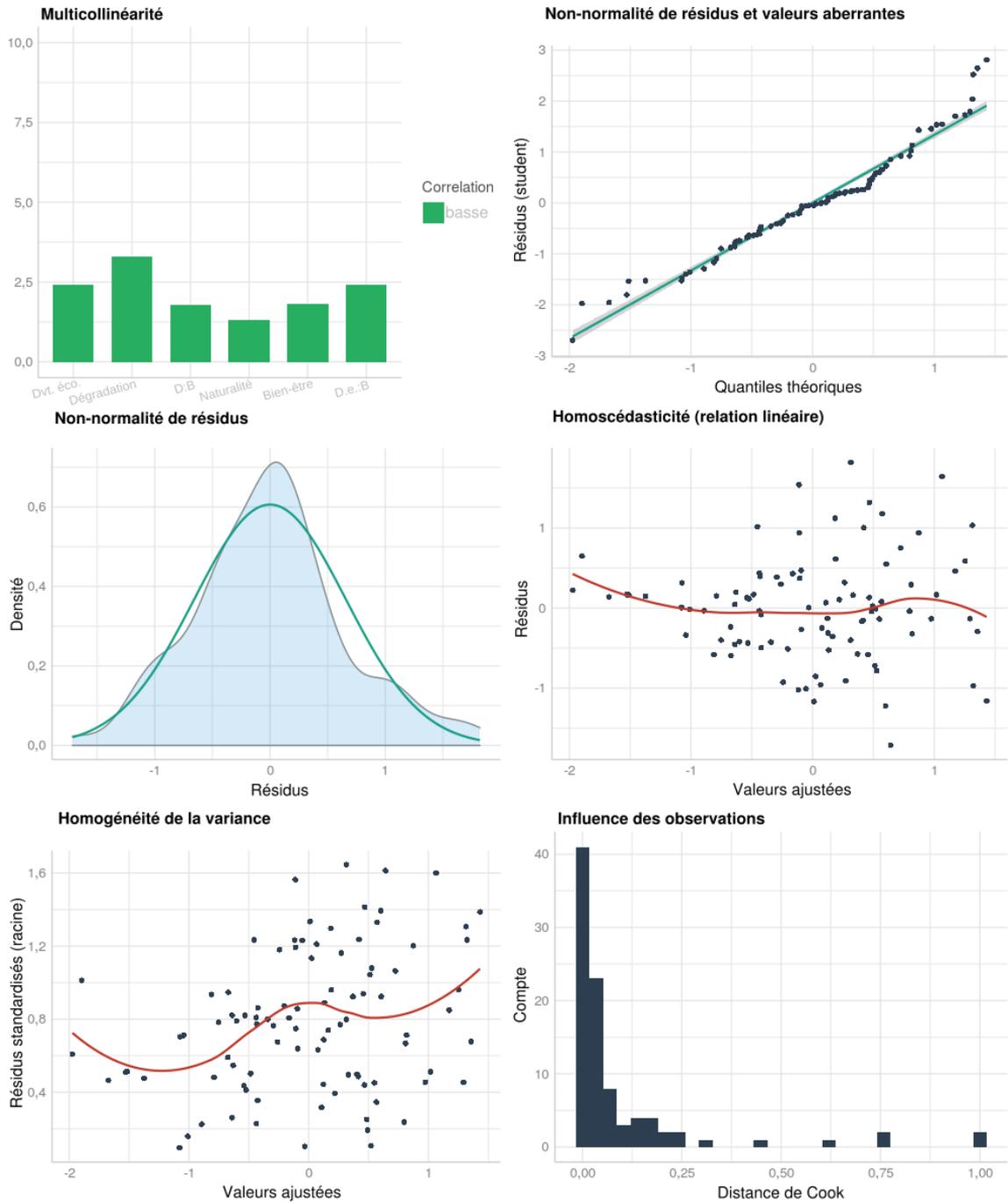


FIGURE S12 – Vérification des hypothèses du modèle pour la volonté de changement en fonction des conditions environnementales et du bien-être social.

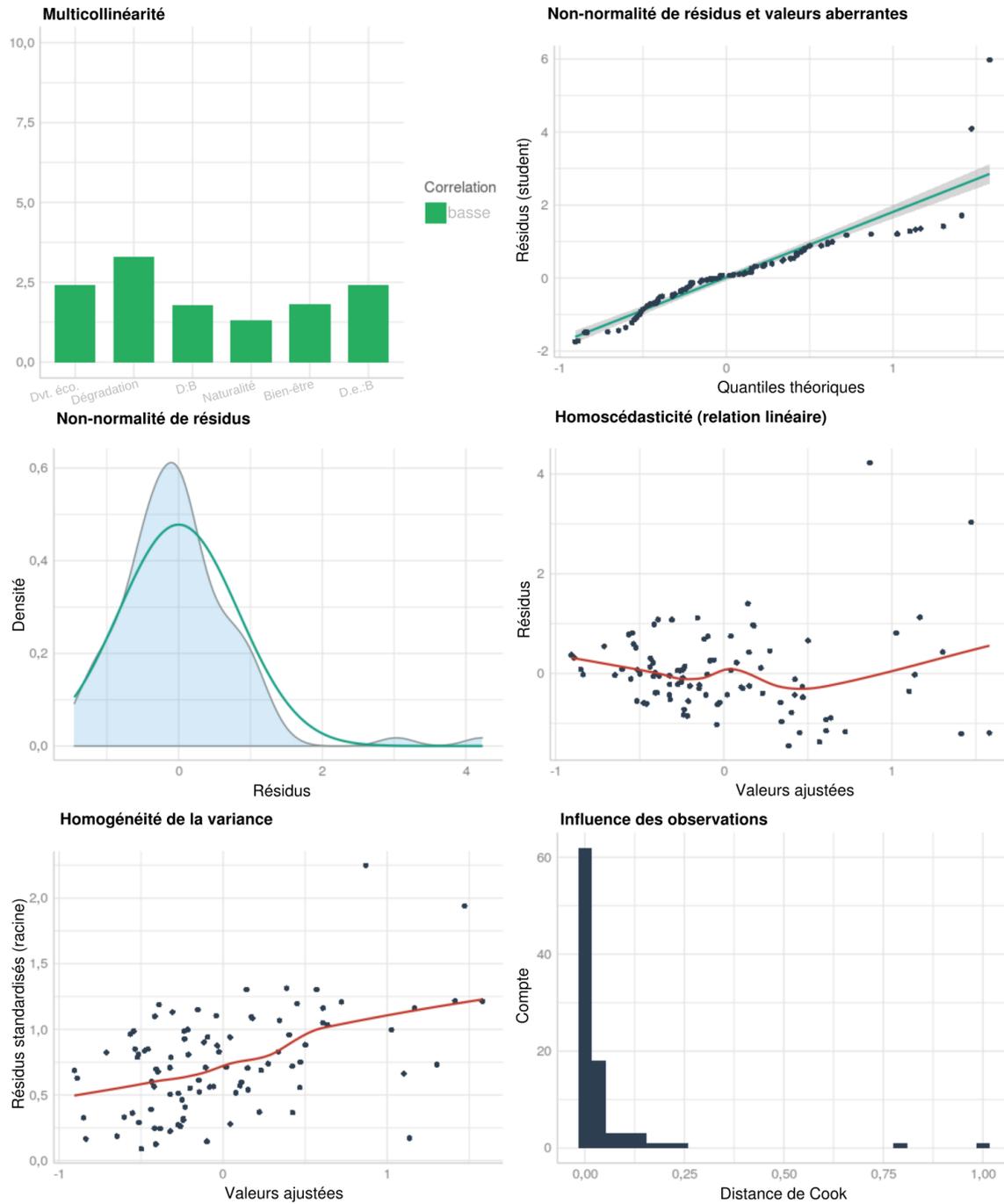


FIGURE S13 – Vérification des hypothèses du modèle pour les actions de résistance en fonction des conditions environnementales et du bien-être social.

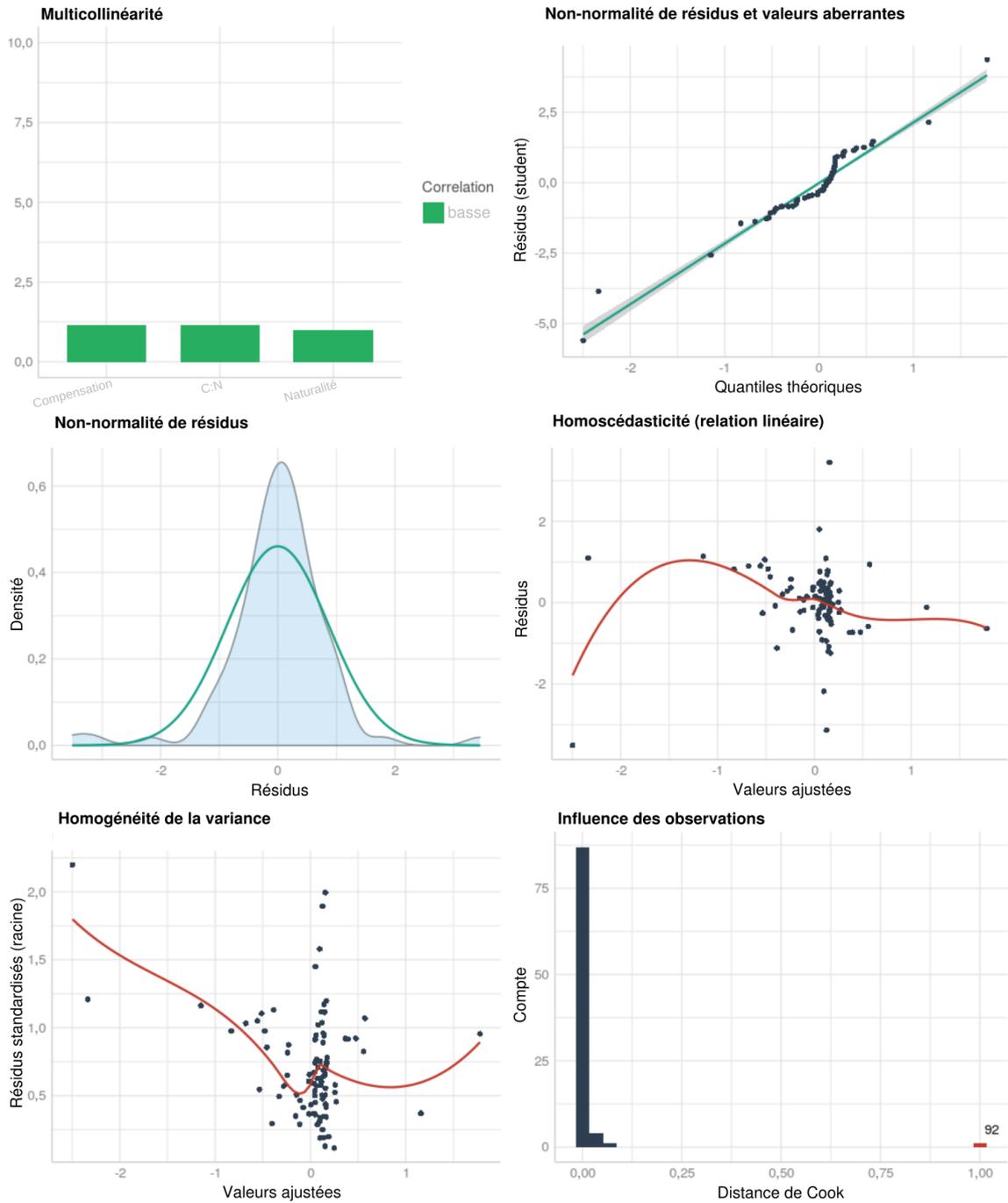


FIGURE S14 – Vérification des hypothèses du modèle pour l'indicateur de biodiversité en fonction de l'état de l'environnement et des compensations en matière de biodiversité.

Références

- ABRAMS, P. 1975, «Limiting similarity and the form of the competition coefficient», *Theoretical Population Biology*, vol. 8, n° 3, p. 356–375. [LXVI](#)
- ADARSH, S. et M. JANGA REDDY. 2015, «Trend analysis of rainfall in four meteorological subdivisions of southern India using nonparametric methods and discrete wavelet transforms», *International Journal of Climatology*, vol. 35, n° 6, p. 1107–1124. [XXIII](#)
- BARRAT, A. et M. WEIGT. 2000, «On the properties of small-world network models», *The European Physical Journal B-Condensed Matter and Complex Systems*, vol. 13, n° 3, p. 547–560. [LI](#)
- CLARK, A. T., H. YE, F. ISBELL, E. R. DEYLE, J. COWLES, G. D. TILMAN et G. SUGIHARA. 2015, «Spatial convergent cross mapping to detect causal relationships from short time series», *Ecology*, vol. 96, n° 5, p. 1174–1181. [XXXIX](#), [XLI](#), [XLII](#), [XLIII](#), [LXI](#), [LXIV](#)
- DELIGNETTE-MULLER, M. L. et C. DUTANG. 2015, «Fitdistrplus : An R package for fitting distributions», *Journal of Statistical Software*, vol. 64, n° 4, p. 1–34. [XXII](#)
- DEYLE, E. R., R. M. MAY, S. B. MUNCH et G. SUGIHARA. 2016, «Tracking and forecasting ecosystem interactions in real time», *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, vol. 283, n° 1822, p. 20152258. [LXII](#)
- FORBES, C., M. EVANS, N. HASTINGS et B. PEACOCK. 2011, *Statistical Distributions*, John Wiley & Sons. [XXII](#)
- FUTUYMA, D. J. 1995, «The uses of evolutionary biology», *Science-AAAS-Weekly Paper Edition*, vol. 267, n° 5194, p. 41–42. [LXVII](#)
- GETIS, A. 2010, «Spatial autocorrelation», dans *Handbook of Applied Spatial Analysis*, Springer, p. 255–278. [XVI](#)
- GIL, M. A., Z. EMBERTS, H. JONES et C. M. ST. MARY. 2017, «Social information on fear and food drives animal grouping and fitness», *The American Naturalist*, vol. 189, n° 3, p. 227–241. [LXVI](#)
- GOWER, J. C. 1971, «A general coefficient of similarity and some of its properties», *Biometrics*, p. 857–871. [LX](#)
- GREENE, W. 2008, «Functional forms for the negative binomial model for count data», *Economics Letters*, vol. 99, n° 3, p. 585–590. [XXII](#)
- INGER, R., R. GREGORY, J. P. DUFFY, I. STOTT, P. VOŘÍŠEK et K. J. GASTON. 2015, «Common European birds are declining rapidly while less abundant species' numbers are rising», *Ecology letters*, vol. 18, n° 1, p. 28–36. [XXXIII](#), [XXXIV](#)
- JIGUET, F., V. DEVICTOR, R. JULLIARD et D. COUVET. 2012, «French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences», *Acta Oecologica*, vol. 44, p. 58–66. [XV](#)
- JULLIARD, R., J. CLAVEL, V. DEVICTOR, F. JIGUET et D. COUVET. 2006, «Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities», *Ecology letters*, vol. 9, n° 11, p. 1237–1244. [LXVII](#)
- JULLIARD, R. et F. JIGUET. 2002, «Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France», *Alauda (Dijon)*, vol. 70, n° 1, p. 137–147. [XV](#)
- KOENKER, R., S. PORTNOY, P. T. NG, A. ZEILEIS, P. GROSJEAN et B. D. RIPLEY. 2018, «Package 'quantreg'», *Cran R-project.org*. [LXVIII](#)
- LANDI, P., H. O. MINOARIVELLO, \. BRÄNNSTRÖM, C. HUI et U. DIECKMANN. 2018, «Complexity and stability of adaptive ecological networks : A survey of the theory in community ecology», dans *Systems Analysis Approach for Complex Global Challenges*, Springer, p. 209–248. [LI](#)
- LE VIOL, I., F. JIGUET, L. BROTONS, S. HERRANDO, \. LINDSTRÖM, J. W. PEARCE-HIGGINS, J. REIF, C. VAN TURNHOUT et V. DEVICTOR. 2012, «More and more generalists : Two decades of changes in the European avifauna», *Biology letters*, vol. 8, n° 5, p. 780–782. [XXXV](#)
- MACARTHUR, R. et R. LEVINS. 1967, «The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species», *The American Naturalist*, vol. 101, n° 921, p. 377–385. [LXVI](#)
- MARIANI, M. S., Z.-M. REN, J. BASCOMPTE et C. J. TESSONE. 2019, «Nestedness in complex networks : Observation, emergence, and implications», *Physics Reports*, vol. 813, doi :10.1016/j.physrep.2019.04.001, p. 1–90, ISSN 0370-1573. [LI](#)
- MARTIN, P. R. et F. BONIER. 2018, «Species interactions limit the occurrence of urban-adapted birds in cities», *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 115, n° 49, p. E11 495–E11 504. [LXVI](#)
- MAY, R. M. 1974, *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, vol. 6, Princeton university press. [LI](#)
- MÉRIGOT, B., J.-P. DURBEC et J.-C. GAERTNER. 2010, «On goodness-of-fit measure for dendrogram-based analyses», *Ecology*, vol. 91, n° 6, p. 1850–1859. [LX](#)
- MILO, R., S. SHEN-ORR, S. ITZKOVITZ, N. KASHTAN, D. CHKLOVSKII et U. ALON. 2002, «Network Motifs : Simple Building Blocks of Complex Networks», *Science*, vol. 298, n° 5594, doi :10.1126/science.298.5594.824, p. 824–827, ISSN 0036-8075, 1095-9203. [LI](#)
- MÖNKKÖNEN, M., V. DEVICTOR, J. T. FORSMAN, A. LEHIKONEN et M. ELO. 2017, «Linking species interactions with phylogenetic and functional distance in European bird assemblages at broad spatial scales», *Global ecology and biogeography*, vol. 26, n° 8, p. 952–962. [LXVII](#), [LXVIII](#)
- MOUCHET, M. A., S. VILLÉGER, N. W. MASON et D. MOUILLOT. 2010, «Functional diversity measures : An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules», *Functional Ecology*, vol. 24, n° 4, p. 867–876. [LX](#)
- PATTILLO, J., N. YOUSSEF et S. BUTENKO. 2013, «On clique relaxation models in network analysis», *European Journal of Operational Research*, vol. 226, n° 1, p. 9–18. [LI](#)
- PINHEIRO, J. C. et D. M. BATES. 2000, «Linear mixed-effects models : Basic concepts and examples», *Mixed-effects models in S and S-Plus*, p. 3–56. [XVI](#)

- RIGAL, S., V. DEVICTOR et V. DAKOS. 2020, «A method for classifying and comparing non-linear trajectories of ecological variables», *Ecological Indicators*, vol. 112, p. 106–113. [XXXIV](#)
- SCHMIDT, K. A., S. R. DALL et J. A. VAN GILS. 2010, «The ecology of information : An overview on the ecological significance of making informed decisions», *Oikos*, vol. 119, n° 2, p. 304–316. [LXVI](#)
- SEPPÄNEN, J.-T., J. T. FORSMAN, M. MÖNKKÖNEN et R. L. THOMSON. 2007, «Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics», *Ecology*, vol. 88, n° 7, p. 1622–1633. [LXVI](#)
- SHEN-ORR, S. S., R. MILO, S. MANGAN et U. ALON. 2002, «Network motifs in the transcriptional regulation network of *Escherichia coli*», *Nature genetics*, vol. 31, n° 1, p. 64–68. [LI](#)
- SOKAL, R. R. et F. J. ROHLF. 1962, «The comparison of dendrograms by objective methods», *Taxon*, p. 33–40. [LX](#)
- SONALI, P. et D. N. KUMAR. 2013, «Review of trend detection methods and their application to detect temperature changes in India», *Journal of Hydrology*, vol. 476, p. 212–227. [XXIII](#)
- STORCHOVÁ, L. et D. HOŘÁK. 2018, «Life-history characteristics of European birds», *Global Ecology and Biogeography*, vol. 27, n° 4, p. 400–406. [XXXIV](#), [LX](#)
- STOUFFER, D. B., M. SALES-PARDO, M. I. SIRER et J. BASCOMPTE. 2012, «Evolutionary Conservation of Species' Roles in Food Webs», *Science*, vol. 335, n° 6075, doi :10.1126/science.1216556, p. 1489–1492, ISSN 0036-8075, 1095-9203. [LXVI](#), [LXVII](#)
- SUGIHARA, G. 1994, «Nonlinear forecasting for the classification of natural time series», *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A : Physical and Engineering Sciences*, vol. 348, n° 1688, p. 477–495. [LXII](#)
- SUGIHARA, G., R. MAY, H. YE, C.-H. HSIEH, E. DEYLE, M. FOGARTY et S. MUNCH. 2012, «Detecting causality in complex ecosystems», *science*, vol. 338, n° 6106, p. 496–500. [LXI](#)
- USHIO, M., C.-H. HSIEH, R. MASUDA, E. R. DEYLE, H. YE, C.-W. CHANG, G. SUGIHARA et M. KONDOH. 2018, «Fluctuating interaction network and time-varying stability of a natural fish community», *Nature*, vol. 554, n° 7692, p. 360–363. [LXII](#), [LXIII](#)
- VER HOEF, J. M. et P. L. BOVENG. 2007, «Quasi-Poisson vs. negative binomial regression : How should we model overdispersed count data?», *Ecology*, vol. 88, n° 11, p. 2766–2772. [XXII](#)
- WATTS, D. J. et S. H. STROGATZ. 1998, «Collective dynamics of 'small-world' networks», *nature*, vol. 393, n° 6684, p. 440–442. [LI](#)
- WOOD, S. N. 2003, «Thin plate regression splines», *Journal of the Royal Statistical Society : Series B (Statistical Methodology)*, vol. 65, n° 1, p. 95–114. [XXI](#)
- WOOD, S. N. 2017, *Generalized Additive Models : An Introduction with R*, Chapman and Hall/CRC. [XVI](#)
- WOOD, T. J. et D. GOULSON. 2017, «The environmental risks of neonicotinoid pesticides : A review of the evidence post 2013», *Environmental Science and Pollution Research*, vol. 24, n° 21, doi:10.1007/s11356-017-9240-x, p. 17 285–17 325, ISSN 1614-7499. [XXI](#)
- YUE, S. et C. WANG. 2004, «The Mann-Kendall test modified by effective sample size to detect trend in serially correlated hydrological series», *Water resources management*, vol. 18, n° 3, p. 201–218. [XXIII](#)

A method for classifying and comparing non-linear trajectories of ecological variables

Stanislas Rigal^{1*}, Vincent Devictor¹, Vasilis Dakos¹

¹ISEM, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France.

*Corresponding author, email : stanislas.rigal@umontpellier.fr

Abstract

Temporal dynamics in ecological variables are usually assessed using linear trends or smoothing methods. Those trends qualitatively summarise the increase or decrease in the variable of interest over a given time period. Yet, linear trends do not capture changes in the direction or in the rate of change of indices such as population trajectories, that may typically occur when conditions improve or worsen following conservation actions or environmental disturbances. In a similar way, non-linear methods while aiming to fully characterise population trajectories, fail to end up with a standard classification. Here, we propose and test a simple method to classify the trajectory of a given ecological variable according to its trend and acceleration. Our method is based on fitting a second order polynomial that is used to describe a trajectory according to its direction, velocity, and curvature (accelerated or decelerated). We apply this method to the temporal dynamics of bird populations monitored by the French Breeding Bird Survey as a case study. Using data for more than 100 species monitored from 1989 to 2017 in more than 2000 sites, we show that one quarter of the studied species have dynamics that can be better described by our polynomial approach than typically-used linear analysis. We also show how it can be used to analyse indicators constructed with multi-species indices. Our method can be applied to any type of ecological variable either to classify trajectories of ecological variables in time or trajectories of ecological variables across pressure gradients. Overall, our results suggest a more systematic investigation of non-linear trajectories when analysing the dynamics of ecological variables.

Keywords : bird, conservation, ecological variables, non-linearity, polynomials, population dynamics, trend analysis.

Introduction

As biodiversity is undergoing a major decline (Ripple et al., 2017), international initiatives have set several ambitious targets to combat this trend, by protecting species and habitats or maintaining and restoring ecosystems (CBD, 2010; EC, 2011). These objectives require the development of relevant data and statistical tools to estimate any progress towards those targets.

Different types of variables has been proposed for measuring the “changing state of nature”. For instance, a suite of “biodiversity variables” have been proposed to detect critical biodiversity changes (Schmeller et al. 2018). Whatever the ecological level considered (species, habitat, ecosystem) and the specific definition used (variable, indices, indicator), detecting changes in the dynamics of biodiversity responses is key to temporal ecology and conservation policy (Wolkovich et al., 2014). Among possible approaches, the analysis of temporal trends in populations of habitat specialist species (e.g. farmland birds, Gregory et al., 2005), or in aggregated indicators of population dynamics (e.g. Living Planet Index, Loh et al., 2005) has become common practice for monitoring human impact on biodiversity (Vačkář et al. 2012).

Ideally, an improved biodiversity status should be revealed by a switch from a decrease to an increase (or at least to a stabilisation) in the temporal trend of those indices (Donald et al., 2007; Koleček et al., 2014; Sanderson et al., 2016; Koschová et al., 2018). More generally, the aim of calculating temporal trends is to describe the state of a given variable with regard to its past with a straightforward descriptor that can be easily interpreted and used in further analysis (e.g. to compare dynamics between

species or to relate the trend in the variable to specific pressures).

However, the term “trend” creates confusion about what is measured when a statistical model is fitted to a trajectory (i.e. a time series) of a given variable of interest. The trend is usually measured after fitting a linear model that estimates the average rate of change of the variable over a given period (Link and Sauer, 1997a) and it is used to describe the trajectory. When estimating a trend, however, one only synthesises the overall change in terms of direction (the sign of the trend), and steepness (the magnitude of the trend). Yet, a trajectory is more than its trend as it is defined by the pattern of fluctuation itself. When studying a trajectory, the purpose should rather be to find the most accurate description of changes over time in terms of direction, velocity, curvature, or even the timing of such changes. Surprisingly, trends and trajectories are not always separated in the study of ecological variables (Humbert et al., 2009; Inger et al., 2014).

Relying on linear trend methods or on a percentage of change between the first and last values remains largely dominant in classifying and comparing temporal changes in population dynamics for most of the well-studied groups, such as birds (Julliard et al., 2004; Donald et al., 2007; Reif, 2013; Inger et al., 2014; Heldbjerg et al., 2018; Rosenberg et al., 2019), fish (Christensen et al., 2014; Vasilakopoulos et al., 2014), and insects (Hallmann et al., 2017; Lister and Garcia, 2018; Sánchez-Bayo and Wyckhuys, 2019). But focusing either on trends or trajectories can lead to different interpretations as numerous population dynamics are non-linear (Clark and Luis, 2019). Before any qualitative change of a given variable can be detected, the trajectory of the variable can adopt different shapes with specific meanings that cannot be captured by simply measuring the trend. For instance, for a population trajectory reflecting the conservation status of a threatened species, the deceleration of the decrease already reveals a better situation (Fig. S1A). On the contrary, an accelerated decrease mirrors a stronger degradation (Fig. S1B). Thus, the variation in the rate of change along the trajectory is highly informative from a conservation perspective and yet cannot be entirely captured by a linear trend approach. Worse, linear trends can mask reversal dynamics, a concave or convex hump shaped curve that is typically qualified as “stable” by a linear model (Fig. S1C). Therefore, studying complete trajectories beyond simple trends is crucial to track the improvement or failure in conservation policies as well as to identify changing points that may follow the implementation of a conservation policy.

A plethora of other than linear methods to describe population trajectories is already available (Thomas, 1996; Link and Sauer, 1997b; Ruppert et al., 2009; Dornelas et al., 2013; Tittensor et al., 2014). Most of these methods rest on generalised linear models with polynomial regression splines (Cunningham and Olsen, 2009) or generalised additive models (GAM) (Fewster et al., 2000; Buckland et al., 2005). Although these methods are fundamental to fit and describe complex non-linear dynamics, the details of such complex shapes can be irrelevant for assessing the status of a population trajectory and difficult to use for comparison between different species. The reason is that in these non-linear models, the type of function used and the degree of freedom allocated to the corresponding statistical models are often not a priori constrained by the user (otherwise it would correspond to a parametric case (Brun et al. 2019)) but rather adjusted to the data. This leads to difficult interpretations as the risk of overfitting increases compromising the comparison between datasets. For instance in a GAM, smooth functions are built on a trade-off between the smoothness of the function and the fidelity to the data which implies a selection (ei-

ther by generalised cross validation or marginal likelihood) of the smoothing parameters (Wood, 2017). Alternatively, simple non-parametric methods also exist (e.g. correlation rank (Yue and Wang, 2004; Sonali and Kumar, 2013; Adarsh and Janga Reddy, 2015)), but they remain highly conservative in detecting no more than a dominant trend. Other methods identify break-points along a trajectory, for instance by fitting segmented relations usually through piecewise regression models (Muggeo, 2003; Muggeo, 2008; Fong et al., 2017), or by applying sequential or iterative regime shift analysis methods (Rodionov and Overland, 2005; Gröger et al., 2011). Although these techniques help to locate abrupt changes along a trajectory, they do not synthesise the trajectory beyond identifying particular changing points.

Overall, the current approaches to study and compare non-linear trajectories in ecological variables do not offer a simple method for classifying trajectories based on their general shape. Such a method should be flexible enough to handle most ecological data, it should use simple statistical estimates to classify trajectories, and these estimates should be easy-to-use for comparing different trajectories. We suggest that a method that meets these criteria could include : a) estimating the direction of change of a trajectory, b) estimating the rate of change of a trajectory, c) identifying whether the rate of change is accelerating or decelerating within a trajectory, and d) detecting points where the direction of change of a trajectory switches sign. Such a method would not reject linear trend analysis nor replaces GAM-like approaches, but would rather aim at providing a simple and generic classification of non-linear trajectories.

In this paper, we develop such a generic method to classify trajectories of any ecological variable (population indices, multi-species indicators or any kind of temporal series) according to their direction (decline, increase, stable) as well as to their overall shape (accelerated, decelerated, convex or concave). We describe this method step-by-step and we test it in simulated trajectories that resemble typical time series of monitored populations. We further show how and why this method could be used in two empirical examples. We use population dynamics of the 108 most common species monitored by the French Breeding Bird Survey (FBBS) from 1989 to 2017 (Jiguet et al., 2007) to illustrate how our method can be used to describe the conservation status of these populations. We finally apply this method on multi-species indicators (MSI) for farmland and woodland birds. We anticipate that this method will be sensitive to well identified pitfalls of classical monitoring programs (Buckland and Johnston, 2017) that might have a particular incidence on the uncertainty of the variable of interest resulting in a wider sampling error. A method accounting for this sampling error has been recently proposed for multi-species indicators (Soldaat et al., 2017). We therefore adapted this method to take into account sampling error in our method when it is available. We also tested the sensitivity of our method to critical methodological choices or change in data quality. We highlight the advantages and disadvantages of our approach by comparing our results to those estimated by most common linear methods.

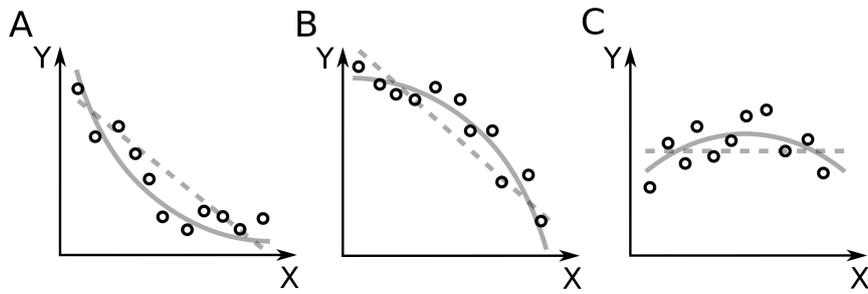


FIGURE S1 – Illustrations of second order polynomial (solid line) and linear (dotted line) fits of Y (a hypothesised ecological variable (black circles)) by X (in units of time). A) Second order polynomial fit captures a decelerated decline whereas the linear fit does not. B) Second order polynomial fit captures an accelerated decline whereas the linear fit does not. C) Second order polynomial fit captures a concave phase whereas the linear fit is flat.

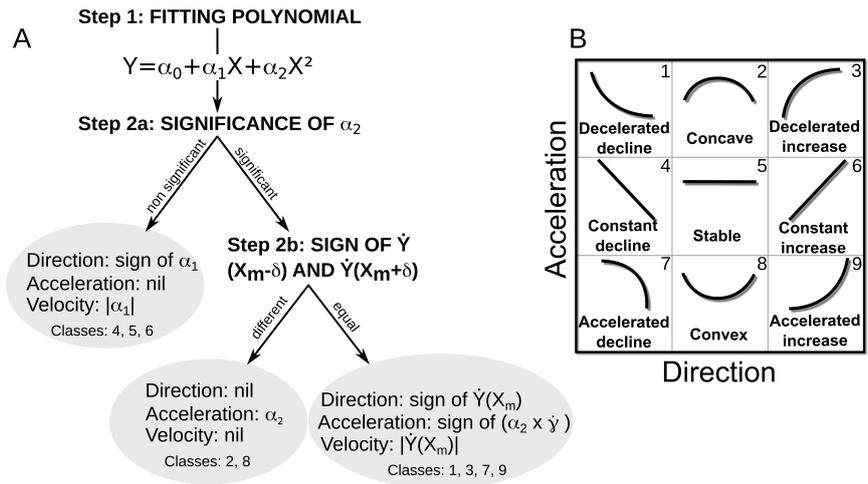


FIGURE S2 – Classification steps (A) and classes (B). Once the second order polynomial $Y = \alpha_0 + \alpha_1 X + \alpha_2 X^2$ is fitted (step 1), the significance of α_2 is evaluated (step 2a) to distinguish between linear (B. 4, 5 and 6) and non-linear (1, 2, 3, 7, 8 and 9) trajectories. For linear cases, assessing direction and velocity is straightforward using the coefficient of the slope α_1 . For non-linear dynamics (step 2b), concave and convex cases (B. 2 and 8) can be discriminated by a change in the sign of the tangent around X_m . Remaining classes (1, 3, 7 and 9) require the calculation of the curvature derivative at X_m as a proxy of the acceleration as well as the computation of the tangent value at X_m for velocity estimation. B) Class numbering refers to the following types : accelerated decline (1), concave (2), accelerated increase (3), constant decline (4), stable (5), constant increase (6), decelerated decline (7), convex (8), and decelerated increase (9).

Material and methods

A general classification of trajectories for ecological variables

We use the properties of a second order polynomial function to describe and classify the overall shape of any trajectory.

Let Y be a quantitative discrete or continuous variable (e.g. population abundance or any ecological variable) and X a quantitative continuous variable representing time (year, month or days). The characterisation of a second order polynomial function can be achieved in two steps (Fig. S2A) :

Step 1. We first fit a second order polynomial between Y and X through a least-square regression :

$$Y = \alpha_0 + \alpha_1 X + \alpha_2 X^2 \quad (1)$$

Such a regression model performed using orthogonal polynomials removes the correlation between the first (X) and the second order (X^2) variables (Narula, 1979). The significance of each coefficient (α_1 for first order and α_2 for second order) is therefore used to test whether the second order significantly improves the regression compared to the first order. More precisely, a second

order polynomial (Eq. 1) can discriminate between a stationary process (if α_1 and α_2 are not significant), a monotonous process (if only α_1 is significant), and an accelerated process (if α_2 is significant).

We fit this function within the interval bounded by X_0 and X_T , respectively the first and last values of X , to generate a curve that can be either convex (\cup) or concave (\cap) (Fig. S3). For a convex curve, this interval on which the function is fitted necessarily delineates one of the following cases : a decelerated decline (Fig. S3A.1), a convex phase (Fig. S3A.2) or an accelerated increase (Fig. S3A.3). For a concave case three analogous cases can be described : a decelerated increase (Fig. S3B.1), a concave phase (Fig. S3B.2), or an accelerated decline (Fig. S3B.3).

Step 2. We then characterise the fitted polynomial function with simple metrics, i.e. we transform the information contained within the function and the interval into a readable description using the direction, the acceleration, the velocity and the changing points of the trajectory (Fig. S2 and S3). The direction of the trajectory is defined as being either a decline, nil or an increase. The acceleration corresponds to an accelerated, constant, or decelerated phase when the direction is either a decline or an increase, or refers to a convex, stable or concave phase when there

is no direction (Fig. S2). Moreover, the velocity represents the rate of change of a given trajectory and the changing points designate where the rate of change of the trajectory adopts a different profile (Fig. S3).

For linear cases (α_2 non significant), Y becomes a linear function of X (i.e. $Y = \alpha_0 + \alpha_1 X$). The four indices are completely determined by the sign and the magnitude of the slope (α_1). The direction is an increase, nil, or a decline for positive, null, or negative slopes respectively. The acceleration is null, the velocity is the magnitude of the slope and there is no specific point of noticeable change that can be identified.

For non-linear cases (α_2 significant), a standardised classification should be able to discriminate between decelerated or accelerated cases and convex, stable or concave dynamics (Fig. S3). This is done as follows :

Direction. To qualify the behaviour of the function over a given period, we use the direction of the function around the centre X_m of the interval $[X_0, X_T]$ (corresponding to the whole time series length). The direction of Y is then determined by the sign of the slope of the tangent T_{X_m} given by the linearisation around X_m :

$$T_{X_m} = \dot{Y}(X_m)(X - X_m) + Y(X_m) \quad (2)$$

where $\dot{Y}(X_m)$ is the first derivative of Y :

$$\dot{Y}(X_m) = \alpha_1 + \alpha_2 X_m \quad (3)$$

\dot{Y} is computed around X_m both at $X_m - \delta$ and $X_m + \delta$ (Fig. S3), where δ is equal to 25% of the interval $[X_0, X_T]$. As the direction can change only once along a second order polynomial, if this modification does not happen on $[X_m - \delta, X_m + \delta]$, it implies that the change occurs either on $] -\infty, X_m - \delta[$ or on $]X_m + \delta, +\infty[$. If it occurs on $] -\infty, X_m - \delta[$, the direction is constant on $[X_m - \delta, X_T]$ and by symmetry, if the change happens on $]X_m + \delta, +\infty[$, the direction is constant on $[X_0, X_m + \delta]$. In both cases, the direction stays the same on at least 75% of the interval $[X_0, X_T]$ and we assume this direction accurately reflects the main direction of Y on $[X_0, X_T]$. In these cases, if $\dot{Y}(X_m - \delta) > 0$ and $\dot{Y}(X_m + \delta) > 0$, the direction is an increase and if $\dot{Y}(X_m - \delta) < 0$ and $\dot{Y}(X_m + \delta) < 0$, the direction is a decline. If the sign of \dot{Y} changes on the interval $[X_m - \delta, X_m + \delta]$, it means that \dot{Y} becomes zero around X_m and hence the direction is considered as nil and there is no alternative possibility.

Acceleration. The acceleration of the polynomial fit on the interval is given either by the sign of the second order coefficient α_2 or by the sign of $\dot{\gamma}$, the derivative of the curvature function γ (Eq. 4) (O'neill, 2006). This choice depends on whether the direction is nil (sign of $\dot{Y}(X_m - \delta) \neq \text{sign of } \dot{Y}(X_m + \delta)$) or not.

$$\dot{\gamma}(X_m) = \frac{-12\alpha_2^2(2\alpha_2 X_m + \alpha_1)}{(1 + (2\alpha_2 X_m + \alpha_1)^2)^{\frac{5}{2}}} \quad (4)$$

When the direction is nil (Fig. S3 A.2, B.2), the acceleration refers to the convexity or concavity of the trajectory and only the sign of α_2 is needed to describe it (convex for $\alpha_2 > 0$, concave $\alpha_2 < 0$). When the direction is an increase or decline (Fig. S3 A.1, A.3, B.1 and B.3), the acceleration cannot be described solely by the sign of α_2 , because whether the function is in an accelerated or decelerated phase depends on the interval which is regarded. For instance, if $\alpha_2 > 0$, we could have a decelerated decline (Fig. S3A.1) or an accelerated increase (Fig. S3A.3) depending on the interval considered. We therefore introduce a criterion that directly refers to the curvature γ of the function irrespective of the

interval (Fig. S1). This criterion is given by computing $\dot{\gamma}$ the first derivative of the curvature function γ at X_m the centre of the interval $[X_0, X_T]$ (Eq. 4) (supplementary materials 1 for calculation details).

When the interval is on the left side of the minimum or maximum of the second order polynomial, whatever the sign of α_2 , the function is decelerating (Fig. S1). When the interval is on the right side of the minimum or maximum, the function shows an acceleration. The sign of $\dot{\gamma}$ is the opposite when the sign of α_2 changes. By multiplying the sign of $\dot{\gamma}$ by the sign of α_2 , we obtain a consistent type of acceleration for the variable considered (Y). When this sign is negative, it corresponds to an acceleration and when it is positive, it corresponds to a deceleration.

Velocity. The velocity is given by the magnitude of the tangent at X_m , i.e. the value of $\dot{Y}(X_m)$ (Eq. 3). The velocity can be compared between two curves only if they belong to the same type of trajectories. For instance, it would not make sense to compare the speed of a decelerated trajectory (Fig. S2B case 9) with the speed (slope) of a linear increase (Fig. S2B case 6).

Changing points. Non-linear or multiple linear regression methods can provide changing points or periods (Buckland et al., 2005 ; Fewster et al., 2000 ; Muggeo, 2003 ; Cunningham and Olsen, 2008 ; Smith et al., 2015). Here, for each second order polynomial curve three local points of interest can be identified in theory. Those points correspond to values of X where a shift in the rate of change is observed. No significance test is required as the significance of the second order polynomial implies the existence of these points (but see below for standard deviation). The first point (p_1) marks the minimum (for convex cases) or maximum (for concave cases) of the polynomial curve and corresponds to the value of X when \dot{Y} is zero (Eq. 5). The two other points (p_2 and p_3) delineate the values of X where the rate of change is mainly driven by a horizontal or vertical component (Eq. 6) (see supplementary material 2). In practice, among these three points (p_1 , p_2 and p_3), only the ones which fall within the interval $[X_0, X_T]$ are generally relevant (Fig. S3). These points only serve as potential changing points in the overall shape of trajectories and need to be interpreted as such by the user.

$$\begin{cases} \dot{Y}(p_1) = \alpha_1 + 2\alpha_2 p_1 \\ \dot{Y}(p_1) = 0 \end{cases} \Rightarrow p_1 = \frac{-\alpha_1}{2\alpha_2} \quad (5)$$

$$\begin{cases} \dot{Y}(p_2) = -1 \\ \text{or} \\ \dot{Y}(p_3) = 1 \end{cases} \Rightarrow \begin{cases} p_2 = \frac{-\alpha_1 + 1}{2\alpha_2} \\ \text{or} \\ p_3 = \frac{-\alpha_1 - 1}{2\alpha_2} \end{cases} \quad (6)$$

In many cases, the sampling error of the Y value is also accessible and needs to be considered to estimate Y uncertainty. We therefore use a Monte Carlo simulation method to account for this sampling error (SE) adapted from Soldaat et al. (2017). We first set the Y value for the reference year (baseline year that can be either the first, last or central year or a specific year chosen by the user) to 100 and any Y value below 1 is truncated to 1 and its SE set to 0. We then log-transformed the Y values and we applied the Delta-method (Agresti, 2002) to obtain the sampling error of Y on a log scale ($SE_{\log(Y)} = SE(Y)/Y$). 1000 Y vectors are then simulated by taking values from a normal distribution with a mean equal to the log-transformed Y values and the standard deviation equal to the SE_{\log} . Each Y vector is back-transformed to the original Y scale, the reference year value is set to 100 and other values are expressed as a percentage of the value of the reference year. We then classify each simulated Y after estimating its acceleration, velocity and potential changing points. As simulated trajectories may be classified in different classes, we

perform a binomial (if two different classes) or multinomial (if more than two different classes) test to assess the significance of the predominant class. If both a non-linear and a linear class are predominant but none of them significantly, Y is classified as belonging to the linear class. Only the simulations belonging to the selected class are kept and used to calculate the average velocity and the average changing points (if any) and their standard deviation.

In summary, using the classification method described above (Fig. S2A), one can classify any trajectory as belonging to only one of the nine classes : accelerated decline, constant decline, decelerated decline, concave, stable, convex, decelerated increase, constant increase and accelerated increase (Fig. S2B). The direction and the type of acceleration are enough to cover this classification which is obtained unambiguously because both the direction and the acceleration are retrieved from the statistical significance of the second order polynomial coefficients. Moreover, two additional properties can be easily obtained, namely the velocity of the change, and potential changing point(s) with a significant shift in the rate of change of Y. The classification being based on trajectories in a given interval $[X_0, X_T]$, it is by definition dependent on the time interval considered. The incorporation of the sampling error allows to test the significance of the classification and to give an estimate of uncertainty (as standard deviation) for velocity and potential changing points.

Sensitivity to time series length, missing data, noise and sampling error

We tested the sensitivity of the proposed method on simulated trajectories that mimic each of the nine classes (Fig. S2B). To produce time series we used the second order polynomial (Eq. 1) with parameter values α_1 and α_2 chosen to be close to the coefficients obtained from empirical time series and selecting only the part of the produced parabola that resembled the nine classes (for details see supplementary material 3). We performed a sensitivity analysis to four potential sources of biases (see supplementary material 4). First, we explored the effect of the time series length. Second, we explored the effect of gaps in the monitored data as typically the frequency of monitoring can differ from year to year. Third, we explored the effect of process noise (Dennis et al., 2006) as additional year-to-year variation on the trend. Noise corresponds to a deviation from the process and it influences the position of the Y value for a given X value. Finally, we explored the effect of sampling error due to incomplete sampling, weaknesses in detectability or misidentification of species. Sampling error corresponds to a dispersion metric of uncertainty of a Y value for a given X value.

Classifying trajectories of empirical ecological variables : an illustration using bird populations

We tested our method on an empirical dataset. We classified bird population time series from the French Breeding Bird Survey (FBBS) from 1989 to 2017. To be validated by the FBBS, volunteer ornithologists had to follow a standardised protocol on fixed sites (2693 since 1989) on which a fixed number of point counts were carried out by the same observer in the same order. Each point count of each site is monitored twice a year during the same period (5 or 15 minutes) 1 to 4 hours after sunrise, bet-

ween 1st of April and 15th of June to take into account early and late breeding birds. Of the 242 species recorded in the dataset, we selected the most abundant species (99% of the total abundance) to restrict our analysis only to the most common species, easy to observe and less exposed to sampling biases. After removing non-selected species and sites only monitored once, our dataset comprised 2144 sites and 108 species (supplementary materials 5). For each site and species, count data from all the points of each given site were summed (after taking the maximum of the two monitoring spring sessions for each point) as a proxy for the local abundance of the species in a given site and a given year.

Note that many ecological data are similar to what is collected by the FBBS, i.e. they use multi-species and multi-sites surveys to derive yearly variations in the abundance of each species or in more elaborated indicators combining multi-species indices (Loh et al., 2005 ; Pereira and Cooper, 2006 ; Butchart et al., 2010 ; Inger et al., 2014).

We thereafter applied our method to yearly population indices (see supplementary materials 6) of each of the 108 species from the FBBS during the period 1989-2017 corresponding to $[X_0, X_T]$, using 2001 as the reference year. For each species i , the yearly index (Y_i) was considered as the response variable (Y) and years as polynomial explanatory variable (X) (Eq. 1en).

Finally, we also tested our method on multi-species indicators (MSI) rather than individual species. MSI are typically used to capture the general trend of a specific group of species of interest (e.g. farmland birds). To compile these MSI, we selected farmland and woodland specialist species (MNHN, 2019).

All analyses were performed in R (version 3.4.4). Bird data were obtained from the French National Natural History Museum in 2018. A workflow of the proposed method is available as Rmd file and can be downloaded at <https://github.com/StanislasRigal/classtrajjectory>.

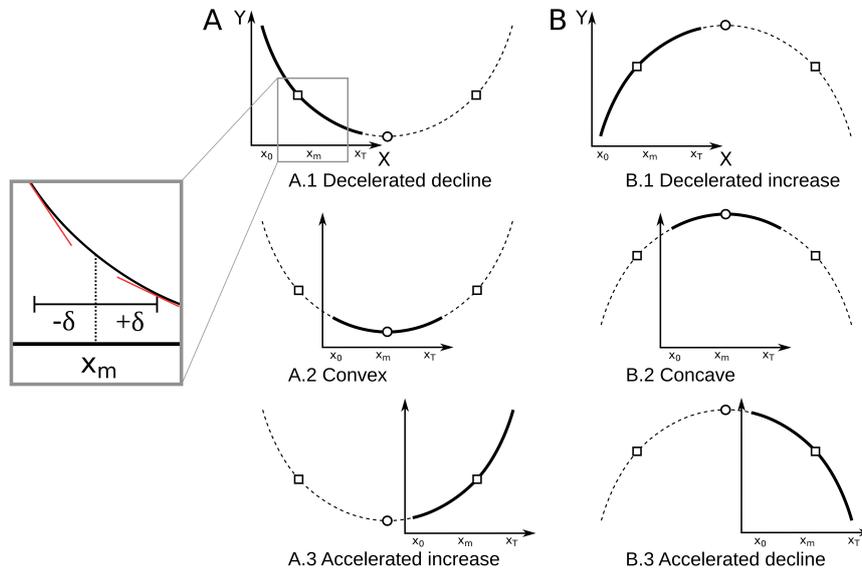


FIGURE S3 – Second order polynomial curves on the time interval $[X_0, X_T]$, X_m being the middle of the interval. For a given second order polynomial function $Y = \alpha_0 + \alpha_1 X + \alpha_2 X^2$, six cases may be described depending on the position of the curve relative to the interval $[X_0, X_T]$. For a convex function (A), three cases can be found : a decelerated decline (A.1), a convex phase (A.2), or an accelerated increase (A.3). For a concave function (B), three cases as well can be identified : a decelerated increase (B.1), a concave phase (B.2) or an accelerated decline (B.3). The direction of the trajectory is assessed based on the sign of the tangents at points $X_m - \delta$ and $X_m + \delta$ (inset window). Changing points are marked with a circle for p1 and a square for p2 and p3. p1 is the point where the tangent becomes zero and delineated increase and decline. p2 and p3 are points where the tangent coefficient is 1 or -1. They define where the tangent becomes more horizontally or vertically led.

Results

General case

Testing our method on the simulated trajectories, we were able to correctly classify between 44.6% and 98.3% depending on the biases considered (Table S1). In terms of sensitivity to time series length, we found that the classification was weakly sensitive to the length with a slightly better classification percentage for longer time series (Table S1). 96.8% of the simulations were correctly classified, when the time series length was 30, which is the time series length covered in the empirical example. This percentage is not significantly different from the percentage obtained for length equal to 70 (binomial test p-value = 0.156) but it was significantly higher than the percentage obtained for a length equal to 10 (binomial test p-value < 0.0001). The highest percentage was found for a length of 50 but it was not significantly higher than the percentage found for a length of 70 or 90 (binomial test p-value = 0.127 and 0.331). Overall this source of bias has less impact on the percentage of correct classifications than others. The average distance between expected and observed potential changing points was around 5 or 6% of the time series length. For missing data, we found that the more the data are complete (the more the ratio between monitored years and time series length is close to 1), the more the classifications were correct, with a maximum of 96.8% of correct classification for a complete time series (ratio = 1). For noise and sampling error, we found that these biases generated the most high percentage of misclassification.

Case-study

We applied our classification method on bird population trajectories recorded in France from 1989 to 2017. We found that among the 108 species trajectories, 80 were linear while for the

other 28 (i.e. 26% of the 108 trajectories) a second order polynomial was better than the linear fit. 26 species trajectories were classified as increase of which three were decelerated and 23 constant (Fig. S4 F, I). 29 species trajectories were classified as decline of which four were decelerated, 24 constant and one accelerated (Fig. S4 A, D, G). 53 species trajectories were neither classified as decline nor as increase, of which four were convex, 33 remained stable and 16 had concave dynamics (Fig. S4 B, E, H).

We also quantitatively compared trajectories based on their velocity. Note that the velocity was not recorded when the trajectory direction was nil (concave, stable or convex classes) as it would have been null. Also no velocity was calculated for the accelerated increase class as we found no species belonging to this class. We found that species from the same class can differ greatly in velocity. For instance, between two decelerated and declining species, *Pica pica* had a velocity three times greater than *Corvus frugilegus* (respectively -8.4 and -3.0) depicting a stronger decrease of *Pica pica* relative to *Corvus frugilegus*. Note that the comparison of species velocities for trajectories belonging to different classes is not meaningful. For instance, the velocity of *Emberiza citrinella*, an accelerated and declining species, is similar to the velocity of *Pica pica*, a decelerated and declining species (respectively -9.2 and -8.4). The trajectories of those two species being different, their velocities cannot be compared although they are quantitatively similar. This highlighted the need of considering the trajectory class before conducting velocity comparisons and more generally the need of caution when performing linear trend comparisons.

For some cases, we also detected potential changing points that depict either a change from an increase to a decline (or vice versa), or an acceleration or deceleration of the rate of change. For instance, *Emberiza citrinella* started to strongly decrease in 2007 (p2, sd = 1.9, Fig. S4A). During the same period, *Coloeus monedula* slowed down its decline in 1991 (p2, sd = 2.5), reached a

Time series length (Years) (ratio of missing data = 1, noise = 5%, sampling error = 5%)	10	30	50	70	90
Correct classifications (%)	90.3	96.8	98.3	97.5	97.8
Mean relative distance from observed to simulated changing points (% of time series length)	4.9	5.0	5.5	5.8	6.3
Missing data (Ratio between monitored years and time series length) (time series length = 30, noise = 5%, sampling error = 5%)	0.2	0.4	0.6	0.8	1
Correct classifications (%)	48.8	59.7	72.5	82.8	96.8
Mean relative distance from observed to simulated changing points (% of time series length)	3.8	3.7	3.6	3.8	5.0
Noise (% of Y range) (time series length = 30, ratio of missing data = 1, sampling error = 5%)	5	15	25	35	45
Correct classifications (%)	96.8	82.4	63.3	48.9	44.6
Mean relative distance from observed to simulated changing points (% of time series length)	5.0	9.5	12.1	16.1	17.9
Sampling error (% of Y range) (time series length = 30, ratio of missing data = 1, noise = 5%)	5	15	25	35	45
Correct classifications (%)	96.8	85.6	56.8	54.8	51.7
Mean relative distance from observed to simulated changing points (% of time series length)	5.0	8.6	7.7	8.6	10.2

TABLEAU S1 – Averaged percentages of correct classifications for each value of each source of bias. The time series length is expressed in years. The ratio corresponds to the number of monitored time steps to number of time steps. The process noise and the sampling error are expressed in percentage of the Y range (Ymax-Ymin).

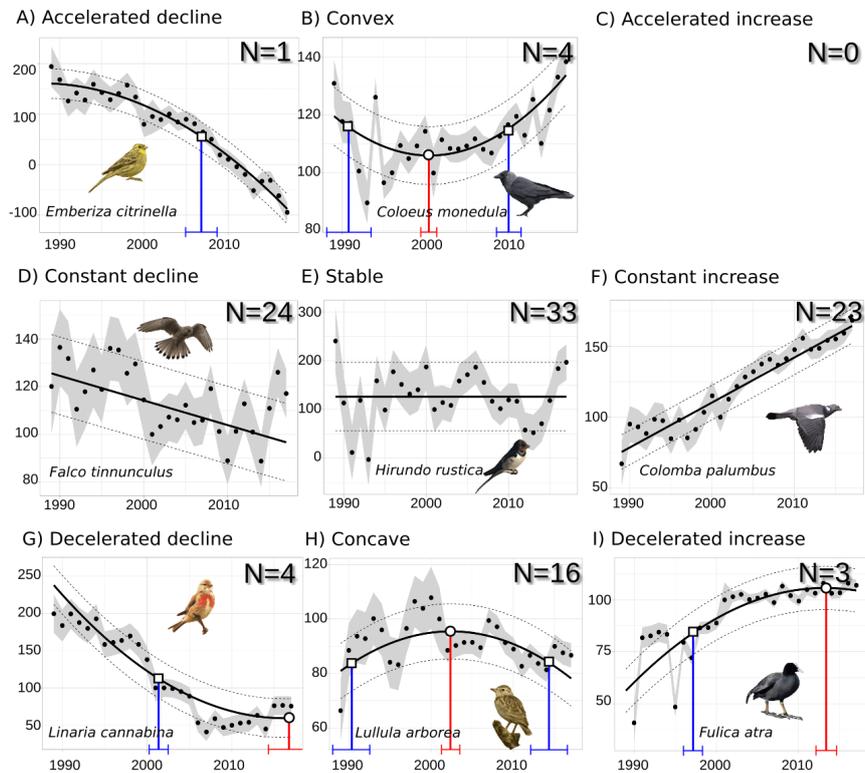


FIGURE S4 – Classification of the 108 bird species trajectories (standardised abundances) from 1989 to 2017 into the nine possible linear (D, E, F) and non-linear (A, B, C, G, H, I) classes. A) 1 accelerated declines, B) 4 convex trajectories, C) 0 accelerated increase, D) 24 constant declines, E) 33 stable trajectories, F) 23 constant increases, G) 4 decelerated declines, H) 16 concave trajectories, I) 3 decelerated increases. Scaled yearly indices of abundance (black dots) with sampling error (grey intervals) are shown for one species of each class. Second order polynomials are shown by a bold line and standard deviations by dashed lines. Changing points of interest are marked on these fits with their standard deviation (bounded segments) (circle and red for p1 and square and blue for p2 and p3).

minimum in 2000 (p1, sd = 0.9) and mainly increased after 2010 (p3, sd = 1.3) (Fig. S4B). These points can provide additional information on each species dynamics of potential conservation interest such as population responses to pressure or conservation changes.

Using our method on MSI, we found a significant accelerated decline in farmland specialists (Fig. S5A) ($\alpha_2 = -0.08$, $\alpha_1 = 300$, sd = 7.06, p-value < 0.0001). In contrast, we found a stable trend in woodland specialists (slope = 0.09, sd = 5.9, p-value = 0.28) (Fig. S5B).

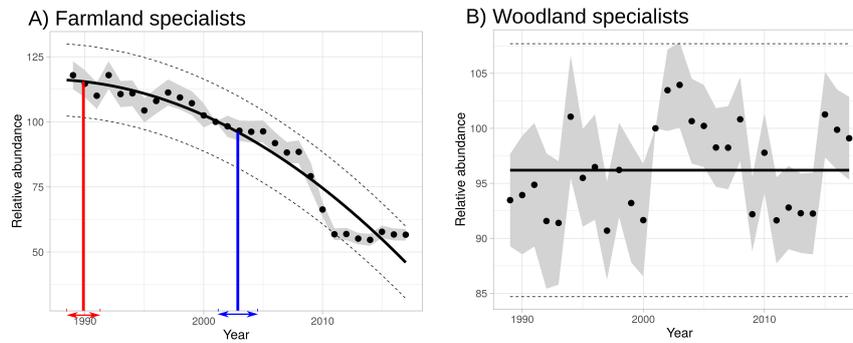


FIGURE S5 – Multi-species indicators (yearly values (black dots) with standard deviation (grey intervals)) of farmland (A) and forest (B) specialist species between 1989 and 2017. A) The second order polynomial is shown by a bold line and standard deviation by dashed lines. Changing point of interest is marked on this fit with its standard deviation (bounded segment) (square and blue for p3). B) A stable fit is represented (bold line and standard deviation by dashed lines) as no linear trend nor second order polynomials were detected.

Discussion

In this paper, we showed how trajectories of ecological variables can be classified into nine classes using a method that is simply based on fitting a 2nd order polynomial model (Fig. S2). Our method basically dissects the dominant shape of a trajectory into 2 properties : the direction and the acceleration. In addition, this method can indicate the velocity and potential changing points along the trajectory where a shift in the rate of change happens. As such, our approach helps to provide comparable and easy-to-use information that goes beyond the current classification and comparison method based on linear trend analysis or percentage of change (Vorisek et al., 2010 ; Inger et al., 2014).

When applied to empirical population trajectories, we showed how this method gives additional information on species dynamics compared to common linear approaches. Studying linear trends of our empirical example would have masked significant non-linear dynamics for more than 25% of the studied species between 1989 and 2017. Thus, using a common linear approach no distinction could have been found between species with stable trajectories and those with convex or concave dynamics, compared to fitting a second order polynomial function. Moreover, decreasing or increasing trends would only have been differentiated quantitatively using velocity whatever their individual shapes. Finally, potential changing points would have been inaccessible using a unique linear regression although they can be provided using other methods (Fewster et al., 2000 ; Muggeo, 2003 ; Cunningham and Olsen, 2009 ; Smith et al., 2015). These remarks also stand for the multi-species indicators analysed in this study. The dynamic of the forest species MSI was classified as stable and other non-linear methods may be then applied to more precisely fit the narrow range variations. The dynamic of the farmland species MSI was categorised as an accelerated decline. Therefore, beyond the now well-described decline in farmland birds (Donald et al., 2001 ; Gregory et al., 2019 ; Newton, 2004 ; Reif and Vermouzek, 2019), their decrease was even faster between 1989 and 2017 in France. Of course, an analysis restricted to a different interval, like for instance focused on the last years (showing a stabilisation), would have led to a different classification. Thus, it should be clear that the classification given by this method synthesises the shape of the trajectory over the whole available time series. In that sense, different dynamics during a particular part of the trajectory may be explored by applying the method to a specific period.

The presented method can also be used to search for signs

of improvement following, for instance, large-scale conservation policies. As pressures on ecosystems are not intrinsically supposed to be linear it may be relevant to combine this method to synthetically describe population trajectories along with non-linear dynamics of pressures that are experienced by species in different areas (e.g. to test whether the trajectories of ecological variables and of candidate pressures are similar (in shape) and synchronous (via the changing points)). Previous studies have selected a given year (often close to a new conservation legislation enforcement) to compute before/after linear trends or linear approximations (Donald et al., 2007 ; Mace et al., 2010 ; Koleček et al., 2014 ; Sanderson et al., 2016). Our method does not require the selection of a particular year. Rather, it can independently highlight specific points where trajectories change in direction, which can be used for evaluating a potential temporal lag between legislation and biodiversity responses (Male and Bean, 2005).

The classification method we propose is sensitive, to some extent, to the length of the time series, the data resolution, the magnitude of noise (distance to the process influencing the position of a value) and the importance of sampling error (dispersion metric corresponding to the uncertainty of a value). The length of the time series does not influence a lot the quality of the classification above a minimal length. In suboptimal conditions (no missing data, weak noise and low sampling error), even for 10 year long time series, correct classification rate was high (90% see Table S1) and the changing points were set with a high accuracy. Gaps in the data may have a stronger influence on the classification due to a higher uncertainty for the polynomial fit. However for multi-species indicators the issue of missing years can be tackled using for instance chain indexing (Crawford et al., 1991 ; Soldaat et al., 2017). The noise on the process one wants to study remains difficult to estimate in empirical data, but its impact on correct classification ratio is confined to very noisy data (below two third of correct classification when the noise is higher than 25% of the index range). Finally, sampling error can be incorporated in our method to produce a more reliable classification by allowing to test the significance of the class quantified as standard deviation for the polynomial coefficients and the changing points. High sampling error results in a more conservative classification as the significance of second order weakens. However, the accuracy of the classification remains high (above 85%) for most of the sampling error levels observed in our empirical example. When the data resolution or the length of the time series results in too few data available to fit a second order poly-

nomial, a non-parametric alternative approach can be adopted to provide a similar classification using the correlation rank given by the Mann-Kendall test (supplementary materials 7). Such a non-parametric method is always less powerful (less sensitive to small changes) than the parametric one, but it can outperform the linear approach for low data resolutions (Table S1).

Although we focused on classifying population trajectories, we showed that our method can be applied to multi-species indicators. Trajectories of basically any type of ecological variable can also be classified using our method because fitting a second order polynomial does not require long and high-resolution data and it does not need any a priori parameter specifications, contrary to highly-parametric models as GAMs (Fewster et al., 2000). These characteristics justify the flexibility of the method that allows it to be used with different types of ecological data,

while keeping enough simplicity to obtain a meaningful classification of trajectories. Obviously, in cases where a full description of a trajectory is necessary or trajectories are highly non-linear, other existing methods will be more appropriate. In that sense, our proposed method does not replace linear and highly-descriptive approaches, but rather offers a complementary alternative by providing a classification for non-linear cases well adapted for tracking a wide variability of ecological variables including multi-species indicators (Gregory et al., 2005; Collen et al., 2009; Gregory and Van Strien, 2010; Brereton et al., 2011; Rosenberg et al., 2019) to inform and evaluate conservation actions.

References

See chapter 1.

Appendix

Supplementary material 1

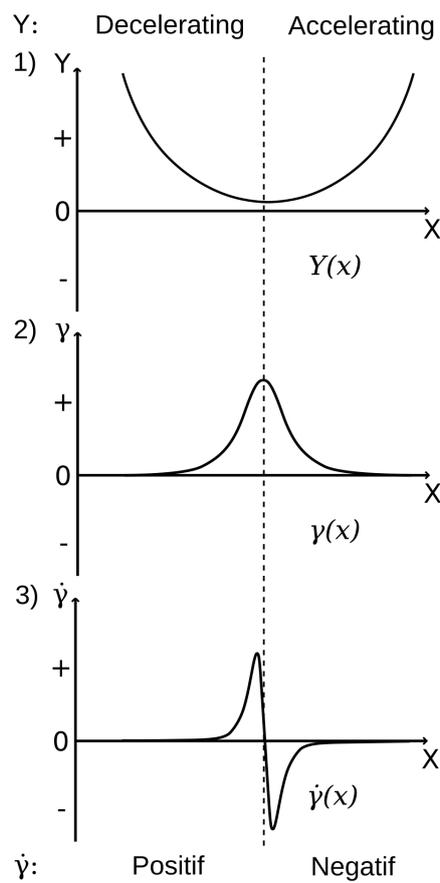


FIGURE S1 – Conceptual framework to obtain qualitative information about acceleration from a second order polynomial using the curvature criteria. Using the equation of the second order polynomial Y (1), the curvature γ of such a function can be computed (2). The first derivative of the curvature $\dot{\gamma}$ (3) provides a qualitative information with its sign on where the shape of Y can be described as decelerating (left) or accelerating (right).

Time series length (Years) (ratio of missing data = 1, noise = 5%, sampling error = 5%)	10	30	50	70	90
Correct classifications (%)	53	47	41	35	35
Missing data (Ratio between monitored years and time series length) (time series length = 30, noise = 5%, sampling error = 5%)	0.2	0.4	0.6	0.8	1
Correct classifications (%)	35	36	42	37	47
Noise (% of Y range) (time series length = 30, ratio of missing data = 1, sampling error = 5%)	5	15	25	35	45
Correct classifications (%)	47	32	33	36	24
Sampling error (% of Y range) (time series length = 30, ratio of missing data = 1, noise = 5%)	5	15	25	35	45
Correct classifications (%)	47	37	34	26	31

TABLEAU S1 – Averaged percentage of correct classifications for each values of each source of bias using the non parametric method. The time series length is expressed in years. The ratio corresponds to the number of monitored time steps to number of time steps. The process noise and the sampling error are expressed in percentage of the Y range ($Y_{max} - Y_{min}$). Note that as a reference, a linear classification would correctly classify one third of the simulated curve (3 linear classes out of 9).

Calculation details for the first derivative of γ

$$\begin{aligned}
 Y &= \frac{\ddot{Y}}{(1 + \dot{Y}^2)^{\frac{3}{2}}} \\
 \dot{Y} &= \frac{\ddot{Y}(1 + \dot{Y}^2)^{\frac{3}{2}} - 3\dot{Y}^2\ddot{Y}(1 + \dot{Y}^2)^{\frac{1}{2}}}{(1 + \dot{Y}^2)^3} \\
 \dot{Y} &= \frac{(1 + \dot{Y}^2)^{\frac{1}{2}}(\ddot{Y}(1 + \dot{Y}^2) - 3\dot{Y}^2\ddot{Y})}{(1 + \dot{Y}^2)^3} \text{ and } \ddot{Y} = 0 \\
 \dot{Y} &= \frac{(1 + (2\alpha_2 x + \alpha_1)^2)^{\frac{1}{2}}(-12\alpha_2^2(2\alpha_2 x + \alpha_1))}{(1 + (2\alpha_2 x + \alpha_1)^2)^3} \\
 \dot{Y} &= \frac{-12\alpha_2^2(2\alpha_2 x + \alpha_1)}{(1 + (2\alpha_2 x + \alpha_1)^2)^{\frac{5}{2}}}
 \end{aligned} \tag{1}$$

Supplementary material 2

At p_2 and p_3 , the horizontal and vertical component of the rate of change are equal (meaning $\Delta Y = \Delta X$) in an orthonormal euclidean affine space. In such a space, they are characterised by a tangent at these points with a slope equal to either 1 or -1. However, the scale between Y and X values might be very different (typically Y is generally compared to a reference year for which $Y = 100$ and X represents actual years e.g., from 2001 to 2017 in the empirical example). X and Y values have to be rescaled to form an orthonormal basis (the resolution in the the two axes needs to be the same) for the euclidean space which can be performed by multiplying Y vector by the ratio between X and Y range.

Supplementary material 3

We computed a Y vector obtained from a function of the shape $\alpha_2 X'^2 + \alpha_1 X' + \alpha_0$ with $\alpha_2 = 0.08$, $\alpha_1 \in [-4.10 \cdot 10^{-2}, 4.10 \cdot 10^{-2}]$ * [the length of the time series] and $\alpha_0 = 0$. The coefficient ranges were chosen to reflect the coefficients obtained in our empirical example. The variability of α_1 was strong enough to provide different kind of curve with a general consistent shape for each class but low enough to ensure that our a priori classification remained coherent. Such functions on average admitted null derivatives in the neighbourhood of 0 (α_1 interval was centred at 0). The X' vector then determined which part of the curve was taken. If $X' = X$, the shape of the function was the part of the curve for positive values of X' (accelerated increase or decline). If $X' = (X - \frac{h}{2})$ with h being the time series length, the shape of the function corresponds to the curve around 0 (so around the null derivative) and the class was either concave or convex. If $X' = (X - h)$, the shape of the function was the part of the curve for negative values of X' (decelerated increase or decrease). Finally the concavity or convexity of the curve was chosen by taking either Y or $-Y$.

Supplementary material 4

The classification sensitivity was recorded using the percentage of correct classifications (out of the 1000). The changing point sensitivity was assessed by calculating the distance between observed and simulated changing points. We used the mean of the distances between the observed and the simulated changing points falling in the interval $[X_0, X_T]$. This distance is then scaled by the length of the interval and expressed as a percentage of the time series length to compare it between different time series lengths. The smaller the mean distance is, the closer the observed changing points are from the simulated ones.

We produced 1000 simulated trajectories for each of the five values of each of the four sources of bias (time series length, missing data, noise and sampling error). For noise, a value (ϵ_i), drawn from a normal distribution, was added to each value (y_i) of the original simulated trajectory. For sampling error, a dispersion value (ζ_i), drawn from a normal distribution, was attributed to each value ($y_i + \epsilon_i$) of the simulated trajectory and was used for Monte Carlo simulations. We first tested the effect of the time series length (10, 30, 50, 70, 90) while keeping all data (no missing data i.e. a ratio between monitored years and time series length equal to 1) and setting the noise and the sampling error to 5% of the Y range ($Y_{max} - Y_{min}$). We then tested the effect of missing data (using a ratio equal to 0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 1) while keeping the time series length to 30 (the typical time series length in our empirical records) and setting the noise and the sampling error to 5% of the Y range. We tested the effect of the noise range (sd of the normal distribution from 5 to 50% of Y range) while keeping the time series length to 30, ratio to 1 and sampling error to 5% of the Y range. Lastly, we tested the impact of sampling error (mean of the normal distribution from 5 to 50% of Y range) while keeping the time series length to 30, ratio to 1 and noise to 5% of the Y range. Note that in our empirical example, the sampling error values corresponded to less than half of the index range ($(\frac{Y_{max}-Y_{min}}{2})$) for more than 98% of the species and for 50% of the species the sampling error corresponded to less than 15% of the index range. For each simulation, 1000 Monte Carlo simulated time series were computed by taking values from a normal distribution with a mean equal to the log-transformed Y value and the standard deviation equal to the SE_{log} . This end up to 20 000 (4 sources of bias, 5 values for each, 1000 simulations for each) simulations (and 20 000 000 Monte Carlo simulated time series in total).

For each case, we estimated sensitivity to each factor by reporting the fraction of correctly classified trajectories. The significance of the difference in classification quality obtained for different values of source of bias were computed with a binomial test.

Supplementary material 5

Trajectory classification for the 108 most common bird species in France from 1989 to 2017

Acrocephalus palustris (stable), *Acrocephalus scirpaceus* (constant decline), *Aegithalos caudatus* (stable), *Alauda arvensis* (constant decline), *Alectoris rufa* (stable), *Anas platyrhynchos* (stable), *Anthus pratensis* (constant decline), *Anthus trivialis* (constant decline), *Apus apus* (constant increase), *Ardea cinerea* (concave), *Buteo buteo* (stable), *Carduelis carduelis* (constant decline), *Chloris chloris* (constant decline), *Certhia brachydactyla* (constant increase), *Certhia familiaris* (stable), *Cettia cetti* (concave), *Cisticola juncidis* (stable), *Coccothraustes coccothraustes* (constant increase), *Coloeus monedula* (convex), *Columba livia* (constant increase), *Columba oenas* (constant increase), *Columba palumbus* (constant increase), *Corvus corone* (constant decline), *Corvus frugilegus* (decelerated decline), *Coturnix coturnix* (concave), *Cuculus canorus* (constant decline), *Cyanistes caeruleus* (constant increase), *Cygnus olor* (constant increase), *Delichon urbicum* (convex), *Dendrocopos major* (stable), *Dendrocoptes medius* (stable), *Dryobates minor* (constant decline), *Dryocopus martius* (stable), *Emberiza calandra* (constant decline), *Emberiza cia* (stable), *Emberiza cirrus* (constant increase), *Emberiza citrinella* (accelerated decline), *Emberiza schoeniclus* (concave), *Erithacus rubecula* (concave), *Falco tinnunculus* (constant decline), *Fringilla coelebs* (constant increase), *Fulica atra* (decelerated increase), *Gallinula chloropus* (constant increase), *Galerida cristata* (stable), *Garrulus glandarius* (constant increase), *Hippolais polyglotta* (constant increase), *Hirundo rustica* (stable), *Jynx torquilla* (constant decline), *Lanius collurio* (constant increase), *Larus argentatus* (stable), *Larus ridibundus* (constant increase), *Linaria cannabina* (decelerated decline), *Locustella naevia* (constant decline), *Lophophanes cristatus* (stable), *Loxia curvirostra* (stable), *Lullula arborea* (concave), *Luscinia megarhynchos* (stable), *Merops apiaster* (stable), *Milvus migrans* (constant increase), *Motacilla alba* (constant increase), *Motacilla cinerea* (stable), *Motacilla flava* (concave), *Muscicapa striata* (stable), *Oenanthe oenanthe* (stable), *Oriolus oriolus* (stable), *Parus major* (constant increase), *Passer domesticus* (concave), *Passer montanus* (constant decline), *Perdix perdix* (constant decline), *Periparus ater* (stable), *Phasianus colchicus* (constant increase), *Phoenicurus ochruros* (stable), *Phoenicurus phoenicurus* (constant increase), *Phylloscopus bonelli* (convex), *Phylloscopus collybita* (constant decline), *Phylloscopus sibilatrix* (convex), *Phylloscopus trochilus* (constant decline), *Pica pica* (decelerated decline), *Picus viridis* (stable), *Podiceps cristatus* (concave), *Poecile montanus* (constant decline), *Poecile palustris* (stable), *Prunella modularis* (concave), *Pyrrhula pyrrhula* (constant decline), *Regulus ignicapilla* (stable), *Regulus regulus* (stable), *Saxicola rubetra* (decelerated decline), *Saxicola torquatus* (concave), *Serinus serinus* (constant decline), *Sitta europaea* (stable), *Streptopelia decaocto* (decelerated increase), *Streptopelia turtur* (concave), *Sturnus vulgaris* (stable), *Sylvia atricapilla* (constant increase), *Sylvia borin* (concave), *Sylvia cantillans* (stable), *Sylvia communis* (constant decline), *Sylvia curruca* (concave), *Sylvia melanocephala* (constant decline), *Sylvia undata* (stable), *Tadorna tadorna* (decelerated increase), *Troglodytes troglodytes* (stable), *Turdus merula* (concave), *Turdus philomelos* (concave), *Turdus pilaris* (constant increase), *Turdus viscivorus* (constant decline), *Upupa epops* (constant decline), *Vanellus vanellus* (constant increase).

Supplementary material 6

Yearly change of each species abundance in France from 1989 to 2017

We built a generalised additive mixed model (GAMM) with the abundance of a species i as response variable and years and protocol (2 different protocols were used between 1989 and 2001 and between 2001 and 2017, respectively) as qualitative explanatory variables. Year effects were compared to 2001 taken as reference year. Spatial autocorrelation was explicitly modelled using a thin plate regression spline of spatial coordinates latitude and longitude (Wood, 2003, 2017). We set a temporal correlation structure of order 1. The species abundance was not normally distributed, then we used a negative binomial distribution (Forbes et al., 2011; Delignette-Muller and Dutang, 2015) which is the most accurate distribution to model data distribution (Ver Hoef and Boveng, 2007; Greene, 2008). To encompass local variability due to site, sites were added as random effect.

$$Abundance_i = \beta_0 + \beta_1 Year_j + \beta_2 Protocol_k + f(x_l, y_l) + Autocorrelation(Year_j | Site_l) + \beta_3 Site_l + \epsilon_{jkl}$$

$$Abundance_i \sim NB(x, p)$$

$$\epsilon_{jkl} \stackrel{iid}{\sim} N(0, \sigma_\epsilon^2)$$

with β_0 the intercept, β_1 the fixed effect of year, β_2 the fixed effect of protocol, f the smooth term, x_l and y_l the longitude and latitude, respectively, β_3 the random effect of site and ϵ_{jkl} the residual error of the k^{th} observation for given year, site and protocol. β_3 and ϵ are independent and identically distributed.

Supplementary material 7

We developed a non-parametric approach to generate a similar classification of trajectories without relying on any specific function. This non-parametric method can generate a similar classification based on both the direction and the acceleration of a given trajectory without relying on second order polynomial regression. It uses the correlation rank given by the Mann-Kendall test (Yue and Wang, 2004; Sonali and Kumar, 2013; Adarsh and Janga Reddy, 2015) to estimate the correlation between Y and X values. We applied this method to obtain the direction, given by the correlation rank between X and Y, and the acceleration given by a second correlation rank between X and the difference between a value of Y at a given time step and the value of Y at the previous time step (i.e. $Y(X) - Y(X - 1)$).

Revealing the human induced drivers of European common bird declines

Stanislas Rigal^{1*}, Vassilis Dakos^a, Ainārs Auniņš¹, Zoltán Benkő², Gilles Biver³, Lluís Brotons^{4,5,6,7}, Tomasz Chodkiewicz⁸, Przemek Chylarecki⁹, Jordi Dalmau¹⁰, Elisabetta de Carli¹¹, Juan Carlos del Moral¹², Virginia Escandell¹², Benoît Fontaine¹³, Ruud Foppen¹⁴, Richard Gregory^{15,16}, Sarah Harris¹⁷, Sergi Herrando⁷, Iordan Hristov¹⁸, Magne Husby¹⁹, Christina Ieronymidou²⁰, Frederic Jiguet²¹, John Atle Kålås²², John Kennedy²³, Katharina Klein²⁴, Primož Kmecl²⁵, Petras Kurlavicius²⁶, Aleksi Lehikoinen²⁷, Domingos Leitao²⁸, Åke Lindström²⁹, Jadwiga Moczarska⁸, Charlotte Moshøj³⁰, Renno Nellis³¹, David Noble¹⁷, Jean Yves Paquet³², Mathieu Péliissié^a, Clara Pladevall¹⁰, Danae Portolou³³, Jiří Reif^{34,35}, Jozef Ridzoň³⁶, Hans Schmid³⁷, Zoltán D. Szabo², Tibor Szep³⁸, Guido Tellini Florenzano³⁹, Joaquim Teodósio²⁸, Norbert Teufelbauer⁴⁰, Sven Trautmann⁴¹, Chris van Turnhout¹⁴, Zdeněk Vermouzek⁴², Thomas Vikstrøm³⁰, Petr Voříšek^{42,35}, Anne Weiserbs³², Vincent Devictor^a

^aISEM, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France. ¹ Latvian Fund for Nature ² Romanian Ornithological Society (BirdLife RO) ³ Ministry of Sustainable Development and Infrastructures ⁴ InForest Jru (CTFC-CREAF), Solsona 25280, Spain ⁵ CSIC, 08193 Cerdanyola del Vallés, Spain ⁶ CREAF, 08193 Cerdanyola del Vallés, Spain ⁷ Catalan Ornithological Institute (ICO), Parc del Fòrum, 08019 Barcelona, Spain ⁸ Polish Society for the Protection of Birds (OTOP) ⁹ Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences ¹⁰ Institut d'Estudis Andorrans (IEA), Centre d'Estudis de la Neu i la Muntanya d'Andorra (CENMA), Unitat de Medi Biotic del CENMA ¹¹ FaunaViva ¹² Sociedad Espanola de Ornitologia (SEO/BirdLife) ¹³ UMR 7204 (AFB/MNH Paris) ¹⁴ So-von Dutch Center for Field Ornithology ¹⁵ RSPB Centre for Conservation Science, The Lodge, Sandy, Bedfordshire SG19 2DL, UK ¹⁶ Centre for Biodiversity & Environment Research, Department of Genetics, Evolution and Environment, University College London, Gower Street, London, WC1E 6BT, UK ¹⁷ British Trust for Ornithology ¹⁸ Bulgarian Society for the Protection of Birds (BSPB) ¹⁹ Nord University BirdLife Norway ²⁰ BirdLife Cyprus ²¹ CRBPO (MNH Paris) ²² Norwegian Institute for Nature Research (NINA) ²³ BirdWatch Ireland ²⁴ Centrale ornithologique Luxembourg (BirdLife Luxembourg) ²⁵ DOPPS BirdLife Slovenia ²⁶ Lietuvos Ornitologu Draugija (LOD) ²⁷ Zoological Museum, Finnish Museum of Natural History ²⁸ Sociedade Portuguesa para o Estudo das Aves (SPEA) ²⁹ Lund University, Department of Ecology ³⁰ Dansk Ornitologise Forening (DOF - BirdLife DK) ³¹ Estonian Ornithological Society (EOS) ³² Aves-Natagora ³³ Hellenic Ornithological Society ³⁴ Institute of Environmental Studies, Faculty of Science, Charles University, Prague, Czech Republic ³⁵ Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, Faculty of Science, Palacký University Olomouc, 17 Listopadu 50, 771 43 Olomouc, Czech Republic ³⁶ SOS, BirdLife Slovakia ³⁷ Schweizerische Vogelwarte Sempach - Swiss Ornithological Institute ³⁸ College of Nyiregyhaza ³⁹ Dream Italia ⁴⁰ BirdLife Austria ⁴¹ Dachverband Deutscher Avifaunisten (DDA) ⁴² Czech Society for Ornithology (BirdLife Czech Republic)

*Corresponding author, email : stanislas.rigal@ens-lyon.fr

Abstract

Direct evidence of large-scale biodiversity responses to global change remain difficult to establish. Not only do multiple pressures interact at different spatial scales, but also responses can be species-specific, delayed and non-linear. Here, we relate population dynamics of 170 widespread bird species monitored in 28 European countries (representing more than 20,000 sites), over a period of 37 years, to the following drivers : agricultural intensification, change in forest cover, urbanisation, and climate change in the same countries during the same period. We combine trend and time-series analyses to test the influence of the candidate drivers on population dynamics and species specific traits. Agricultural intensification, in particular pesticides and fertiliser use, is the main negative driver for most species, especially invertebrate feeders. Responses to changes in forest cover, urbanisation and temperature are species specific. Specifically, forest cover is associated with a positive effect, while the effect of urbanisation and temperature change are very diverse. Overall, our results confirm the pervasive and combined negative effects of land-use and climate change on European common breeding birds and underline the urgent need for transformative changes in the way of inhabiting the world in European countries, if bird populations shall have a chance of recovering.

Keywords : Avifauna, anthropogenic pressures, breeding birds, CCM, conservation.

Introduction

Human pressures on biodiversity are intensifying (Ripple et al., 2017) while, at the same time, biodiversity decline is accelerating. Global reductions have been reported in a wide variety of groups, including common species (Ceballos et al., 2017), and ranging from marine and terrestrial vertebrates to insects (Hutchings and Reynolds, 2004; Loh et al., 2005; Habel et al., 2019).

Key anthropogenic drivers of global biodiversity decline are landscape modification, through agricultural intensification, change in forest cover, urban sprawl and the built environment (Ellis et al., 2010), together with climate change (Bellard et al., 2012). This has been verified for multiple groups at the European level (Storkey et al., 2012; Reif, 2013) with significant heterogeneity in responses among countries, notably with respect to the type and intensity of land use changes (Reif and Hanzelka, 2020; Venter et al., 2016). For instance, agricultural intensification and urbanisation are more severe in western, compared to eastern European countries (Tryjanowski et al., 2011) while the progression of natural forests or forest plantations, and agricultural abandonment is country dependent (Mather, 2001; Hansen et al., 2013). Furthermore, temperature change is faster at high latitudes (Virkkala et al., 2008).

Those multiple drivers or pressures are known to act simultaneously on species' environmental conditions (Betts et al., 2019; Brook et al., 2008); they are already severe in some areas, and may vary (e.g. increase or decrease) over time. Yet, not only is the relative influence of multiple baseline pressures incompletely described in many regions, the concurrent effect of change over time is not well documented (but see Araújo et al., 2008). Moreover, it is reasonable to expect that species are affected differently by environmental perturbations and tend to respond as a function of their specific traits (Mason et al., 2019; Schleuning et al., 2016). For instance, a given temperature increase might marginally impact a species with a wide thermal niche, whereas

a species with a narrower niche could be greatly affected (Jiguet et al., 2010; Slatyer et al., 2013). Hence, any comprehensive approach to describing biodiversity decline must not only determine the major anthropogenic drivers at play but also what combination of species traits is most vulnerable (Storkey et al., 2012).

Birds are the largest group of terrestrial vertebrates in species number. They have been monitored for decades in many countries, and their traits (e.g. thermal preference, diet, habitat specialisation) are well documented (Callaghan et al., 2021; Gregory et al., 2003; Jenkins et al., 2013). Major population trends have already been reported both in specific countries (Fox, 2004; Kamp et al., 2021; Seoane and Carrascal, 2008), and at continental scale in Europe (Inger et al., 2015) and North America (Rosenberg et al., 2019). Beyond such global approaches, trend analyses related to species traits have highlighted which species have been the most impacted. Both multispecies indicators (Gregory et al., 2005, 2019) and community indices (Devictor et al., 2008) suggest that some categories of species are more affected than others. It should also be noted that the widespread decline of species in farmland or grassland habitat is well-known (Donald et al., 2001; Murphy, 2003; Heldbjerg et al., 2018), as it is with woodland species, although the decline is less pronounced in the latter case (Gregory et al., 2007; Schulze et al., 2019). Finally, other traits such as thermal preference, habitat specialisation, synanthropy (the tendency to positively select human dominated habitats (Johnston, 2001)) as well as migratory strategies have been claimed to explain, to some extent, large-scale and long term species dynamics (Clavel et al., 2011; Howard et al., 2020; Jiguet et al., 2010; Marzluff, 2008).

Differences in the response of species grouped as a function of a shared criterion (e.g. the main type of habitat) have been studied in relation to environmental perturbations driven by anthropogenic pressures, in particular land-use and climate change, at local to continental scales (Busch et al., 2020; Clement et al., 2019; Jørgensen et al., 2016; Pearce-Higgins et al., 2015; Taheri et al., 2020). However, investigations of the effect of specific pressures on population dynamics tend to be restricted to the local scale (Gaüzère et al., 2020) or to the overall effect of a limited set of drivers (Howard et al., 2015). In this context, there is a significant lack of empirical evidence, at large scale, of a link between global change and spatial and temporal biodiversity responses, and how specific species traits are affected.

A combined analysis of trends in species abundance and pressures can help to discriminate the relative effect of each pressure on all species together (Fig. S1a). At the same time, causal links between drivers and species responses can be assessed in several ways, notably using evidence accumulation or the removal of confounding factors (Li et al., 2020). Another option is to use times-series analysis (Fig. S1b). Recent methods such as Convergent Cross Mapping (CCM) and S-map (Tsonis et al., 2018; Clark et al., 2015; Ushio et al., 2018) have made it possible to detect and quantify "causal" relationships between times-series for species and anthropogenic drivers and pressures. As such a causality has been defined in the context of dynamical systems (Sugihara et al., 2012) and do not emerged from experimental design (Josefsson et al., 2020), we will refer to it as quasi-causality to avoid misinterpretations of the concept. CCM and S-map are based on state space reconstruction from time-series and can be used : i) to determine links between abiotic factors time-series and species time-series (Evans et al., 2016; Wang et al., 2018) and ii) to quantify the strength of such influences (Wang et al., 2020). This approach therefore provides a means of assessing the influences of specific drivers that is complemen-

tary to trend analysis, as influences are estimated for each species and can then be related to species traits.

In the present study, we use national indices recorded in the context of the Pan-European Common Bird Monitoring Scheme (PECBMS) to : 1) relate global spatiotemporal dynamics of anthropogenic drivers to the large-scale spatiotemporal dynamics of bird populations over 37 years, and 2) investigate whether and which combinations of life-history traits were more prone to be positively or negatively affected. We first characterise how anthropogenic drivers are distributed in space and time at the European level and how the avifauna changes over time. Then, we investigate the effects of the latter drivers on species dynamics through trend and time-series analyses, and explore which traits are most vulnerable.

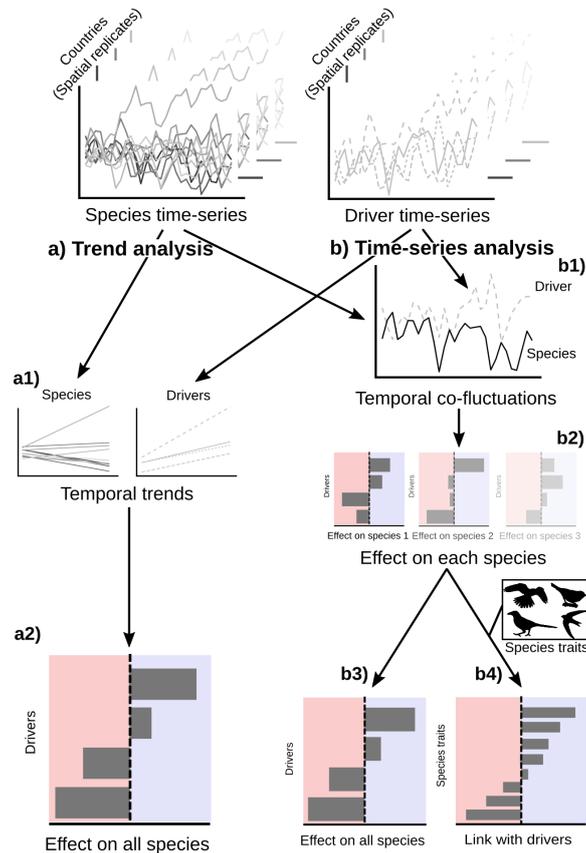


FIGURE S1 – Workflow of our trend and time-series analyses. Using species and driver time-series from 28 different countries, we conducted (a) trend and (b) time-series analyses. The trend analysis was conducted (a1) between species trends and driver baselines and trends (a2) evaluating the relative effect of each driver on all species. The time-series analysis was based (b1) on temporal co-fluctuations between each pressure time-series and each species time-series leading to (b2) an evaluation of the effect of each driver on the dynamics of each species. These results were grouped (b3) to obtain the main effect of each driver on all species, and (b4) combined with species traits to link them to drivers. The red and blue shaded area illustrate negative and positive effects, respectively.

Material and methods

Driver baselines and trends

Agricultural intensification and forest cover data were obtained from the European Environment Agency (EEA, 2020). The agricultural surface covered by high-input farms (as a percentage of the Total Cultivated Area (TCA)) for each year between 2007 and 2016 was taken as a proxy for input use. Input values correspond to per-hectare spending on inputs (pesticides and fertilisers). This proxy is used by the European Environmental Agency to estimate the cover of high-input farms, defined as farms where the input value was above the 66th quantile of the distribution (560€/ha-1 in 2020, see details in EEA (2020)). Note that high-input farm cover is not correlated with farm size but is highly correlated with pesticide sales and fertiliser consumption (see supplementary material 1). We chose this measure as it can account for price differences among products and countries, and can discriminate between farm types (EEA, 2020). The percentage of forest cover was calculated as the number of hectares covered by forest and other wooded land (following definition of FAO (2015)), divided by the country's surface area, every five years between 1990 and 2015. We used Corine Land Cover Accounting Layers to assess urbanisation values for each country in 2000, 2006, 2012 and 2018. These layers are corrected to allow consistent spatial analysis over time (see EEA (2019)). Sur-

faces covered by continuous urban fabric, discontinuous urban fabric, industrial or commercial units, and road and rail networks were aggregated and compared to the country's overall area to obtain the percentage of urbanisation. Temperature data were extracted from the E-OBS v20.0e database (Cornes et al., 2018) which contains daily mean temperature between 1950 and 2018 over a regular grid of Europe at a scale of 0.1 degree (ca. 111x70 km² at European latitudes). For each grid cell, daily temperatures were averaged between August from the year preceding the monitoring to June of the monitoring year as both breeding and non-breeding season temperatures could have an effect on birds (Pearce-Higgins et al., 2014). Averaging across cells within a country yielded an annual mean temperature for each country, for each year from 1980 to 2016. At country scale, trends in high input farm cover, forest cover, urbanisation and temperature corresponded to the relative change calculated as the slope of a linear regression between annual driver values (the response variable), and years (the explanatory variable) scaled by the first driver value.

Bird data

Species time-series and population abundance

Annual Species Abundance Indices (SAI) for birds came from national breeding bird surveys coordinated by the PECBMS and

are detailed in Brlík et al. (2021). Skilled volunteers in each country use comparable standardised protocols (point counts, line transects and territory mapping) and make annual counts at given sites. Overall, the data that is collated in this paper represents the monitoring of more than 20 000 sites, which is one of the largest databases of its kind ever analysed (see also (Lehikoinen et al., 2021 ; Stephens et al., 2016)). TRends and Indices for Monitoring (TRIM) software was used to produce national population indices from site counts, taking into account error estimates and missing observations (Bogaart et al., 2018 ; Pannekoek, 2001). The dataset initially contained national indices for 170 bird species in 28 countries : 26 from the European Union (including UK, but excluding Croatia and Malta), Norway and Switzerland (see supplementary material 2 for a list of species and the number of species by county).

In addition to the SAI, which correspond to a relative value of annual population size, national estimates of the number of breeding pairs were manually extracted from Birdlife Data Zone which collate data from the EU Bird Directive Reporting, to evaluate annual absolute abundance (national population estimate), following Inger et al. (2015) (see details in supplementary material 3).

Supranational analyses (i.e. trend analyses at the European scale) of change in abundance were based on species monitoring data that were available from 1980. We focused on the period 1980-2016 to maximise spatial and temporal coverage, with limited uncertainty. The longest time-series covered the period 1966-2016, but most schemes began only in the 1990s and before 1980, data were only available for six countries in northern Europe. These criteria resulted in a dataset of 1983 time-series, for 115 bird species (among the 170), in the 28 countries over 37 years. Supranational indices (i.e. species indices at the European level) were obtained using the rtrim R package (Bogaart et al., 2018 ; R Core Team, 2018). Abundance indices for the whole species pool, or specific (e.g. main habitat) sub-groups were obtained from supranational indices using a Multi Species Index (MSI) reconstruction (Soldaat et al., 2017), adapted for abundance data (see supplementary material 3 for original MSI and biomass MSI).

National analyses were based on the best trade-off between spatial and temporal cover data. We therefore selected time-series beginning in 1996 (± 1 year) and ended in 2016. This resulted in a dataset of 1041 time-series, for 141 species (83% of the 170 species), in 14 countries, covering 60% of the area of the 28 countries (see the influence of the choice of period on data distribution in supplementary material 4).

Both supranational and national dynamics were assessed using the method given in Rigal et al. (2020) incorporating data uncertainty and testing for non-linear trends.

Bird habitat and life-history traits

We followed the latest PECBMS classification (<https://pecbms.info/>) in addition to the analysis of the overall effect of drivers on species trends, we estimated the influence of each driver time-series on each species time-series (Fig. S1b) using Cross Convergent Mapping (CCM) and S-map (Deyle et al., 2016 ; Tsonis et al., 2018). CCM is complementary to the trend analysis since it is designed to identify "causality" (as defined in dynamical systems (Sugihara et al., 2012)) among time-series. It therefore uses all available temporal information and tests the effect of each driver on each species. More specifically, CCM detects if the dynamics of driver X can be predicted from the time-series of species Y by exploring whether the attractor manifold of X (defi-

sation was assessed using the Species Specialisation Index (SSI) calculated for the European avifauna (Le Viol et al., 2012). For each species, the Species Temperature Index (STI) represents the thermal centroid of its European distribution range, and values reported in Devictor et al. (2012) were used. STI values have proven useful in predicting the sensitivity of hot vs. cold dwellers to climate change (Jiguet et al., 2006). For detailed associations between species and habitat, see supplementary material 2. Data regarding migratory strategies (long-distance migrant : beyond Western Palaearctic in non-breeding season ; others : sedentary, facultative or short-distance migrant) and breeding-season diet for the best represented classes (granivorous : over 10% of seeds ; invertebrate-based : over 10% of arthropods and other invertebrates (e.g. molluscs and annelids)) were extracted from a comprehensive dataset of traits for all European breeding birds (Storchová and Hořák, 2018).

Statistical analyses

Trend analysis

At the European scale, the overall effects of anthropogenic pressures and drivers were identified using a partial least square (PLS) regression (Fig. S1a). The latter is a multivariate analytical model that can handle numerous explanatory variables and multicollinearity (Carrascal et al., 2009 ; Bertrand et al., 2016). The PLS method is a combination of multiple regression and principal component analysis, in which several (potentially related) explanatory variables are used to build latent factors (i.e. linear combinations of variables that maximise the explained variance of a response variable). The effects of the explanatory variables on the response variable are estimated as the relationship between the former and latent factors. Cross-validation is used to select the number of components, and this leads to a distribution of components from which an empirical measure of significance for each effect can be obtained (Bertrand et al., 2014).

In this study, the response variable was the national species trend for 1996-2016, and the explanatory variables encompassed the main anthropogenic pressures, both in terms of baseline conditions and temporal changes : high-input farm cover and its temporal trend, forest cover and its temporal trend, urbanisation and its temporal trend, and finally temperature and its temporal trend. The PLS analysis was performed using the plsRglm R package (Bertrand and Maumy-Bertrand, 2018), which can handle incomplete data. It also provides significance levels for explanatory variables through bootstrapping, and allows to compute bias-corrected and accelerated confidence intervals (BCa) (Efron and Tibshirani, 1994) that corrects for skewness and bias of the bootstrap distribution.

Time-series analysis

In addition to the analysis of the overall effect of drivers on species trends, we estimated the influence of each driver time-series on each species time-series (Fig. S1b) using Cross Convergent Mapping (CCM) and S-map (Deyle et al., 2016 ; Tsonis et al., 2018). CCM is complementary to the trend analysis since it is designed to identify "causality" (as defined in dynamical systems (Sugihara et al., 2012)) among time-series. It therefore uses all available temporal information and tests the effect of each driver on each species. More specifically, CCM detects if the dynamics of driver X can be predicted from the time-series of species Y by exploring whether the attractor manifold of X (defi-

ned as the set of states reconstructed from the original and lagged time-series of X) can be estimated from the attractor of Y. In that case, driver X has a signature in the dynamic of species Y i.e. driver X is affecting species Y. CCM is thus basically a three steps process : the estimation of the appropriate embedding dimension E to reconstruct attractor manifolds of X and Y; a test for non-linearity in time-series to remove stochastic processes; and an application of the CCM algorithm.

CCM results in a cross-map skill coefficient ρ which indicates if time-series are causally related. Multi-spatial CCM is an extension to CCM that can handle short time-series (the classical CCM requires series of over 30 time steps). It uses spatial replicates (Clark et al., 2015) and a bootstrap routine to estimate ρ , and has been used at continental scale (Wang et al., 2018). Once CCM has distinguished pairs of time-series that are causally related, the S-map method can quantify this relationship (Deyle et al., 2016). S-map corresponds to a locally weighted multivariate linear regression between species and driver time-series. The temporal average value of the relationship estimated using S-map can then be used to summarise the interaction between the two time-series (Ushio et al., 2018; Wang et al., 2020).

In this study, for each of the 170 species, and each of the 28 countries, we combined species time-series (national indices) and driver time-series (high-input farm cover, forest cover, urbanisation, temperature) over the same period. We then reconstructed pseudo-time-series by aligning time-series from the different countries for a given species. These pseudo-time-series were analysed using multispatial CCM with countries as spatial replicates. We used 1000 bootstrap iterations for high-input farm cover, forest cover and urbanisation and 300 for temperature. The latter was due to the longer time-series available for temperature making time-series analyses longer to compute. For each species-driver pair, we were able to estimate whether the driver time-series quasi-causally influence the species time-series. If it did, we used the S-map coefficient as the value (including the sign) of this influence (see supplementary material 5 for robustness tests of the method to species and country influence and false negative/positive rates).

Trait analysis

Finally, we investigated which traits were linked to each driver using a PLS regression. Here, the interaction value (i.e. the effect of driver dynamic on species time-series) was the response variable and traits were explanatory - discrete : species habitat (farmland, woodland, urban), migratory strategies (long-distance migrants, others (short-distance migrants, facultative migrants and residents)), diet (granivorous, invertebrate-based), and continuous : SSI and STI - variables.

Results

Spatial heterogeneity and temporal change in anthropogenic drivers

Intensity of pressures was not homogeneously distributed across European countries (Fig. S2). high-input farm cover and urbanisation were maximal in the Benelux countries (Belgium, Luxembourg and the Netherlands) and, to a lesser extent, Germany, UK and France (Fig. S2a and c). Forest cover was highest in Fennoscandia and Slovenia and increased in most countries and (Fig. S2b). Temperature and temperature increases showed

opposite latitudinal gradients : highest temperatures were in the Mediterranean countries but strongest increases were observed in the Baltic countries and Fennoscandia (Fig. S2d and supplementary material 6). Therefore, most anthropogenic pressures or drivers increased over time, although forest cover also increased.

Common breeding bird species abundance (N = 115 species) declined significantly between 1980 and 2016 from 2 880 (± 250) million to 2 150 (± 83) million individuals, corresponding to a loss of 730 (± 83) million individuals (-25.4% ± 2.8) (see supplementary material 3). This decline was sharper in the 1980s, and has decelerated more recently, in particular during the past decade.

The general decline in abundance observed for all species was not equally distributed among different groups. In particular, farmland species (N = 19 species) were more affected (-56.8% ± 4.9) than other birds (Fig. S3b), with the number of individuals falling from 894 million (± 203) to 396 million (± 45) between 1980 and 2016. The drop appears to have decelerated in the past two decades, but it has not stopped. Woodland birds (N = 25 species, Fig. S3c) and urban dwellers (N = 22 species, Fig. S3d) have also declined from 287 million (± 26) to 231 million (± 25) (-17.7% ± 9.0) and from 1 147 million (± 82) to 829 million (± 42) (-27.8% ± 3.6), respectively. The latter, however, have shown the premises of a convex trajectory whereas the former have shown a mainly linear decline. Habitat generalist species have also experience a convex trajectory with an accelerated increase over the past 20 years, from 721 million (± 40) of individuals in 1997 to 882 million (± 45) in 2016 (+15.8% ± 3.5) (see supplementary material 3), which partly explains the overall stabilisation of the decline observed for the whole species pool. Finally, abundance decline was a function of thermal preference (Fig. S3e). Cold dwellers (30% of the species with the lowest STI) decreased from 448 million (± 12) to 269 million (± 7) (-39.7% ± 3.1) while hot dwellers (30% of the species with the highest STI) showed an overall convex dynamic and, while they decreased from 823 million (± 105) to 683 million (± 35) (-17.1% ± 8.1) between 1980 and 2016, they showed a constant increase (+7.0% ± 4.6) over the past two decade (Fig. S3e).

Links between bird population changes, bird traits and anthropogenic drivers

Trend analyses identified that the main pressure negatively related to species trends was high-input farm cover and its increase over time (Fig. S4a). Bird population trends were more negative in countries where the area of urban fabric was high. Bird population trends were positively related to increasing forest cover. The overall effect of temperature and temperature trend on species trends was neither negative nor positive.

The CCM/S-map approach identified that 79 species were affected by at least one pressure. high-input farm cover impacted 58 species time-series (35 negatively and 23 positively, mean S-map coefficient = -0.19, Fig. S4b), the forest dynamic impacted 12 species (six negatively and six positively, mean S-map = 0.12, Fig. S4b), urbanisation affected 15 species (10 negatively and five positively, mean S-map coefficient = -0.12, Fig. S4b) and temperature affected 31 species (12 negatively and 19 positively, mean S-map coefficient = 0.22, Fig. S4b).

Some species were impacted by several pressures (see supplementary material 5). Ten species were affected both by high-input farm cover and temperature, three by high-input farm cover and urbanisation, one by forest cover and temperature, one by forest cover and temperature and three by high-input farm

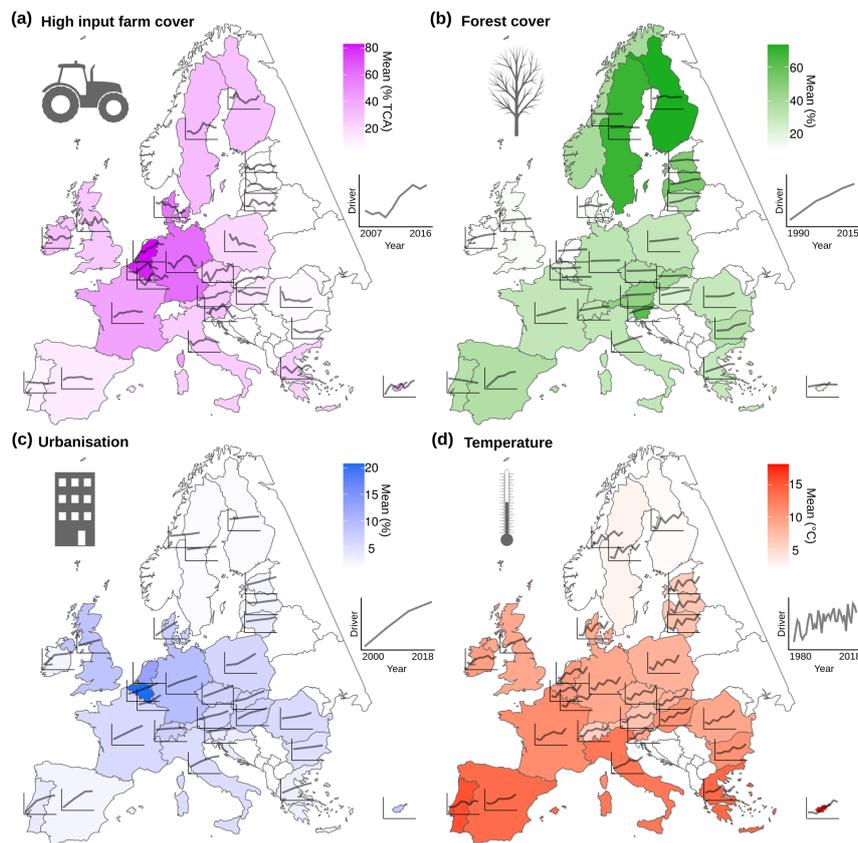


FIGURE S2 – Anthropogenic drivers for countries participating in the PECBMS. For each country, the colour represents the mean and the grey line corresponds to the time-series. a) Percentage of Total Cultivated Area covered by high-input farms as a proxy of pesticide use, time-series 2007-2016. b) Forest cover, time-series 1990-2015. c) Urbanisation, time-series 2000-2018. d) Temperature, time-series 1980-2018. For clarity, temperature time-series show mean temperatures for ten-year periods centred in 1980, 1985, 1990, 1995, 2000, 2005, 2010 and 2015.

cover and forest cover. Four were affected by high-input farm cover, urbanisation and temperature, one species by high-input farm cover, forest cover and urbanisation and one by high-input farm cover, forest cover, urbanisation and temperature.

A deeper analysis of the specific traits impacted by driver dynamics (Fig. S5) found that the mostly negative influence of high-input farm cover have been higher not only on farmland species, but also on species with a diet partly based on invertebrates during the breeding season (Fig. S5a). High-input farm cover influence was relatively more positive on habitat specialists. Forest cover had a positive influence on woodland species and long-distance migrants as well as on species with invertebrate-based diet, whereas granivorous, farmland and urban species were negatively impacted (Fig. S5b). Species were also affected by forest dynamic according to their thermal preference, hot dwellers being more negatively impacted than cold dwellers. Urbanisation had a relatively more negative influence on species that at least partly breed in urban areas and a relatively more positive influence on species from farmland and forest (Fig. S5c). Urbanisation also affected species according to their thermal niche with a relatively more negative impact on hot dwellers than on cold dwellers. Finally, the influence of temperature was mainly positively related to thermal preference and urban dwellers (Fig. S5d). Cold habitat species were negatively affected, while hot dwellers, specialists and urban species were more positively impacted. Temperature had a negative influence on long-distance migrants and farmland species.

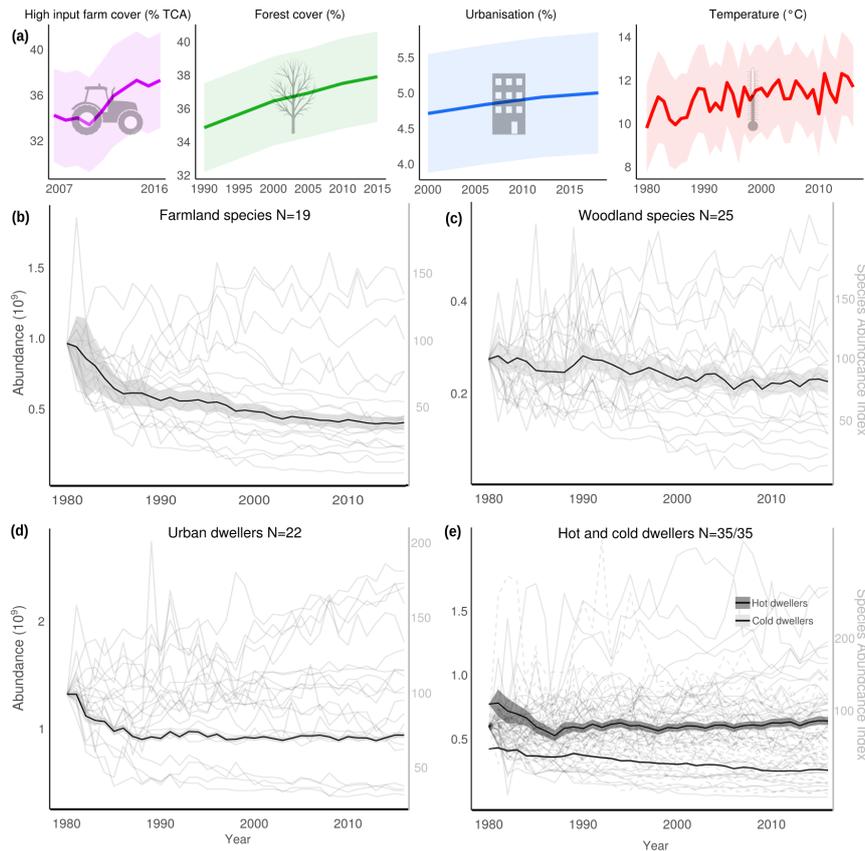


FIGURE S3 – Temporal change in bird abundance in Europe 1980-2016. a) Temporal dynamics of the four main drivers : high-input farm cover 2007-2016, forest cover 1990-2015, urbanisation 1990-2018, temperature 1980-2016 (the shaded area corresponds to the standard deviation). b) Abundance of farmland species (19 species), showing a sharp, but decelerating decline. c) Abundance of woodland species (25 species) showing a linear decline. d) Abundance of urban dwellers (22 species) showing a decelerating decline. e) Abundance of cold (light grey, 35 species) showing a decelerating decline and abundance of hot (dark grey, 35 species) dwellers showing a convex dynamic. All species time-series (species abundance index) are shown with a reference year equal to 100 in 1980 (dashed lines show cold dwellers and solid lines show hot dwellers).

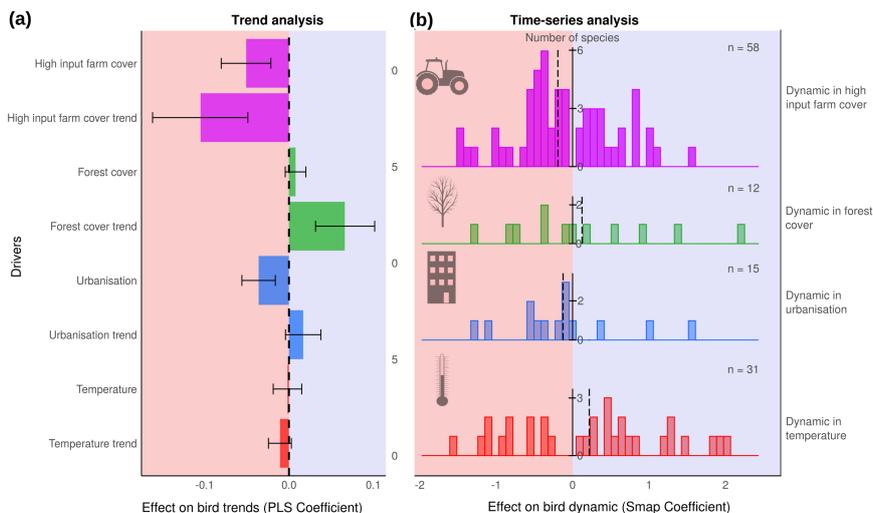


FIGURE S4 – Relationship between anthropogenic drivers and bird dynamics. a) Effects of high-input farm cover, forest cover, urbanisation, temperature and their trends on species trends. Confidence intervals are displayed. b) Distribution of the strength of the influence (scaled S-map coefficients) of pressures on species dynamics. Dashed lines show mean values of S-map coefficients. For both analyses, positive effects are shown in the blue area and negative effects in the red area.

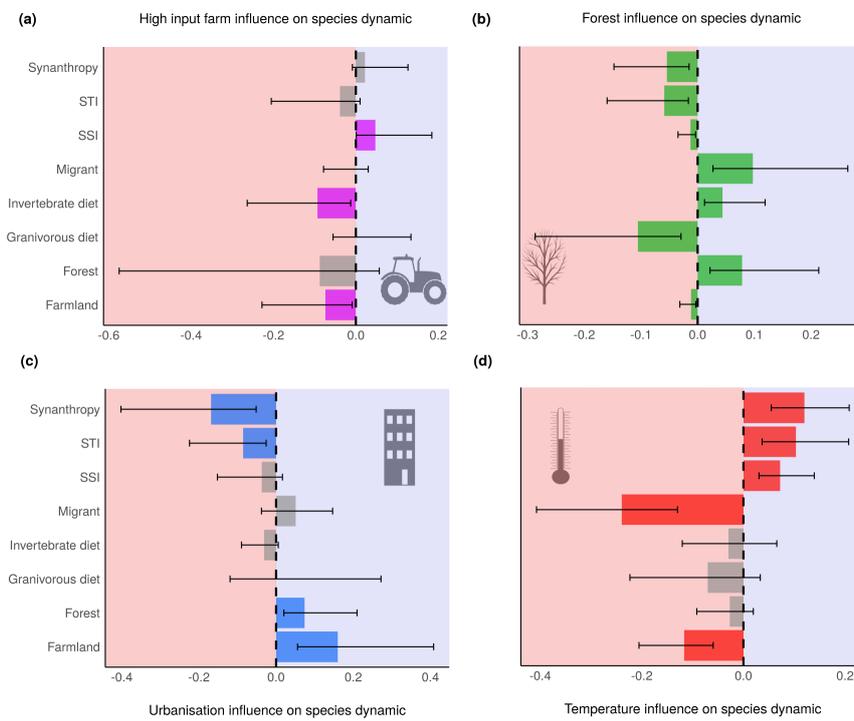


FIGURE S5 – Driver influences on species dynamics and traits : a) high-input farm cover, b) forest cover, c) urbanisation, d) temperature. Non-significant effects are shown in grey, negative effects are shown in the pale red area and positive effects are shown in the pale blue area. BCa confidence intervals are displayed (note that asymmetry in BCa CIs is expected (Efron and Tibshirani, 1994)).

Discussion

To the best of our knowledge, this paper reports for the first time changes in bird absolute abundance of farmland, woodland, urban and cold vs. hot dwellers together and at the continental European scale. Changes in abundance are explicitly related to drivers and pressures in land-use and climate change, among which agricultural intensification plays a major role.

At the country level, we observed that all of the considered drivers or pressures have increased in recent decades, confirming that the human footprint in Europe, already severe, is still intensifying, even if more local areas can experience a reduction in the human footprint (Venter et al., 2016). In parallel, the general decline in bird abundance, which has fallen by 25% since 1980, is in line with previous European studies (Inger et al., 2015) and is comparable to the 29% decline reported since 1970 for North American avifauna (Rosenberg et al., 2019). It should be noted that, beyond the overall negative pattern that has been measured since 1980, the decrease in the European common avifauna has decelerated in the past decade, with noticeable population increases for some species (e.g. the Eurasian blackcap *Sylvia atricapilla*, see supplementary material 6). This global deceleration in decline encompasses a diversity of species population dynamics and reflects differences in how species traits modulate species responses (see trait syndrome in supplementary material 7). Nevertheless, even a decelerated rate of decline does not mean that the decrease has stopped (see supplementary material 3).

Habitat preference is a key factor in interpreting the state of a species (Donald et al., 2001; Heldbjerg et al., 2018; Le Viol et al., 2012). Farmland bird abundance fell much faster than other categories of birds. On average, populations have halved for many farmland species, and by even more in some countries. For example, Eurasian skylark populations (*Alauda arvensis*) have fallen by two thirds in Sweden since 1975 and halved in Italy since 2000 (see supplementary material 6). Although woodland bird abundance has been less affected, our study found that their populations have fallen by nearly 20%, even though forest cover has increased. This is a more significant decrease than previously reported for this group, although earlier work has used multispecies indicators in which species are weighted equally (Gregory et al., 2019, 2007). Some species were even more affected, notably the tree pipit (*Anthus trivialis*) in Estonia and the UK and the willow tit (*Poecile montanus*) in Sweden and the Netherlands. Interestingly, despite the increase in urbanisation, which could have had a positive effect on urban dwellers, the latter populations have decreased overall, suggesting the overriding impact of other pressures or a deterioration of the quality of urban habitats for urban species. At the same time, urban and hot dwellers have been relatively favoured compared to other groups. Indeed, they declined less than farmland and cold dwellers, respectively, as several urban and hot dwellers have experienced substantial increases, and overall, urban and hot dweller populations were even stable or increasing over the past decade. Conversely to the overall pattern, habitat generalist species, able to use a wide range of habitats, have experienced a continuous

and accelerated increase over the past two decades (see supplementary material 3) which largely explains the deceleration in the general decline in abundance. The expansion of generalists is consistent with the biotic homogenisation of bird communities observed in past decades in Europe (Le Viol et al., 2012).

Agricultural intensification is the main factor explaining the overall decline. Both the trend analysis and the S-map-coefficient distribution highlighted the overall negative effect of high-input farm cover on species dynamics, notably due to the increased use of pesticides and fertilisers. Agricultural intensification combined the effect of the latter with the destruction of habitat, following farmland regrouping and landscape simplification (Chiron et al., 2014; Jerrentrup et al., 2017; Stanton et al., 2018). Farm amalgamation has generated larger field and hedge removal, while specialised crops has led to simpler crop rotations (Rabbinge and Van Diepen, 2000; Steinmann and Dobers, 2013). The increase in farm size has been related to a deterioration in the ecological qualities of farmlands, in particular for birds (Stoate et al., 2001, 2009; Denac and Kmecl, 2021). At the same time, high-input management practices such as pesticide and fertiliser use have had more impact on species abundance than the increase in the size of the production unit (see supplementary material 7). The vast majority of bird species influenced by at least one driver have been affected by the spread of high-input farms (i.e. pesticide and fertiliser use), with particularly substantial negative effects for bird with an invertebrate-based diet. Hence, these effects extend well beyond the limits of farmland habitats, since not only farmland specialists are affected but also a large number of species with diverse habitats and life-history traits.

While the sharp decline in farmland birds appears to be mainly related to agricultural intensification (Donald et al., 2006, 2001; Doxa et al., 2010; Gamero et al., 2017), and especially pesticide use in Europe and North America (Boatman et al., 2004; Hallmann et al., 2014), our study provides further evidence, using a quasi-causal approach, of the negative relationship between agricultural intensification and population decline (see also (Li et al., 2020)). It can be explained as not only do pesticides have deleterious impacts on insects and other invertebrates, herbicides and fertilisers destroy insect habitats and resources, leading to a trophic cascade effect on birds (Hallmann et al., 2014; Nakanishi et al., 2018; Yosef and Deyrup, 1998). Invertebrates represent an important part of the diet for many birds in at least some development stages (Storchová and Hořák, 2018). They are particularly crucial during the breeding period and a reduction in food availability (Hallmann et al., 2017, 2020; van Klink et al., 2020) is likely to impact reproductive success by modifying parental behaviour and nestling survival (Stanton et al., 2016; Seress et al., 2020). Specifically, neonicotinoids, the world's most widely used class of pesticide introduced in the 1990s and notably used to coat seeds, are also known to directly poison birds that consume them (Goulson, 2013; Gibbons et al., 2015). Despite the 2013 EU memorandum on neonicotinoid seed dressing, they persist in soils and are still used as foliar sprays (Scott and Bilsborrow, 2019; Wintermantel et al., 2020). Yet, the non-selectivity of these chemicals (Simon-Delso, 2015; Wood and Goulson, 2017) has been directly related to a decline in both the number and diversity of insectivorous and non-insectivorous birds in the United States (Li et al., 2020). The overall negative impact of pesticide on birds is of even greater concern, as a vast majority of agricultural land is already polluted or at immediate risk of pollution by pesticide (Tang et al., 2021).

Yet, some species, including habitat specialists, were posi-

tively influenced by agricultural intensification (Fig. S4). Several factors may explain this pattern, such as a release of competition and predation or a dependency to large croplands or grasslands (Jeliazkov et al., 2016). For instance, the white stork (*Ciconia ciconia*), the common buzzard (*Buteo buteo*) or the stock dove (*Columba oenas*) which need large open lands for foraging are positively affected. The white stork is also among the few farmland species with a positive trend (Fig. S3). In addition, the greater accuracy in high-input farm cover data compared to forest cover may capture additional effects of forest dynamics that are concomitant to, or consequences of agricultural intensification. For instance, the common chaffinch (*Fringilla coelebs*) or the Eurasian golden oriole (*Oriolus oriolus*) may have been positively affected by the reforestation that took place in most countries partly as a consequence of agricultural abandonment which increased together with agricultural intensification (Nainggolan et al., 2012). The effect on forest species is, however, not univocal (Fig. S5), as other forest species have been negatively affected by agricultural intensification, like the European sparrowhawk (*Accipiter nisus*) or the European turtle dove (*Streptopelia turtur*).

Unlike the increase in anthropogenic pressures, growth in forest cover has benefited most species. It could be considered as first approximation of pressure release, given the history of European forests (Kaplan et al., 2009). However, reforestation is a complex issue as it is the consequence of both agricultural abandonment and new planting (McGrath et al., 2015). Where an increase is due to the abandonment of agricultural land, new woodland habitats also correspond to a loss of open areas (Sirami et al., 2008). This reduces habitat availability for open-land species that are already deeply affected by other pressures, notably agricultural intensification. This observation may explain the negative influence of forest dynamic on granivorous species, compared to the positive effect on forest species. Moreover, decline in arthropod diversity and abundance has been less pronounced in forest than in agricultural areas (Seibold et al., 2019). This could explain the positive influence of forest cover on birds with an invertebrate-based diet, as an increase in forest cover could result in a stabilisation or even an increase in insect abundance (Knuff et al., 2020). In the second case, where reforestation is planned, in addition to the loss of open areas, the diversity of management techniques may induce a wide variety of species responses (Penone et al., 2019). For instance, an overall increase in forest cover can hide a decline of old-growth forests (Henttonen et al., 2019; Svensson et al., 2019) that are essential to many woodland resident species (Bütler et al., 2004; Virkkala et al., 2020). These contrasting impacts are particularly important as managed forests often replaced previously unmanaged ones, where biodiversity dynamics were very different (Paillet et al., 2010). Altogether, the complex consequences of these two aspects of reforestation, agricultural abandonment and plantation, might explain the differences in its influence on particular species and traits.

Like high-input farming, a negative effect could be identified for urbanisation in the trend analysis and the S-map-coefficient distribution. The overall impact of urbanisation is negative while the trend in urbanisation is not related to species trend, and, on average, the S-map-coefficient distribution is negative and bimodal. The absence of impact of urbanisation trend may be due to a counterbalanced effect between benefits for some species with substantial increases (e.g. the Black Redstart (*Phoenicurus ochruros*) or the Eurasian Collared Dove (*Streptopelia decaocto*)), and the downside for other species. But overall, the effect of urbanisation on species dynamics may still be more often

negative, as observed in the S-map-coefficient distribution. Urban areas appear to act as a habitat filter for some species, characterised by social behaviour, ground feeding and non-ground nesting (Evans et al., 2011; Guetté et al., 2017). Many factors, inter alia pollutions, human disturbance, a lack of food availability and a modified competition milieu, make this environment hostile to many species (Anderies et al., 2007; Seress et al., 2020), and these observations might explain the negative effect observed on granivorous and some insectivorous species.

Beyond the impact of urbanised land, urban sprawl, together with habitat destruction, has deepened deleterious impacts on non-urban species (Aronson et al., 2014; Concepción et al., 2016), while providing a new habitat for synanthropic ones (Marzluff, 2008). Therefore, the positive link between urbanisation and farmland species, and the negative link with urban species was unexpected. However, the positive effect of urbanisation on farmland species may be due to the incorporation of both urban and suburban areas in the urban cover estimation, while the effect of these two different types of urbanisation on species richness and abundance may be opposite (Batáry et al., 2018). By distinguishing urban fabric from other artificial areas, only the former seems to be related to farmland species (see supplementary material 7). A possible explanation is that urbanised areas can become a refuge for some farmland species facing agricultural intensification (Šimová et al., 2015). In addition, the negative relationship between species that at least partly breed in urban areas and urbanisation may be due to the diversity of species' responses and urbanisation types. For instance, the house sparrow (*Passer domesticus*) which is among the urban species negatively influenced by urbanisation, have experienced a recent substantial decline in its urban populations (De Laet and Summers-Smith, 2007) that have been related to the increasing lack of nesting sites and food availability both for nestlings and adults (Seress et al., 2012; Singh et al., 2013). Furthermore, the different types of urban fabric may differently impact food and nest availability, as well as predation (Jokimäki et al., 2016). The modernisation of some urban fabric areas could also lower habitat suitability for build-nesting species (Rosin et al., 2020) and roads, a part of urbanisation, are known to impact bird populations, with contrasting effects for minor and major roads (Cooke et al., 2020), which can dilute the effect of urbanisation on urban dwellers.

Temperature change had no clear positive or negative influence on species trends while the S-map-coefficient distribution showed a mostly positive, yet bimodal, effect. Temperature change, both during springtime and non-breeding season, is known to affect bird species more than precipitation change as part of climate change (Pearce-Higgins et al., 2015) with a positive effect found at Europe latitudes (Pearce-Higgins et al., 2014; Princé and Zuckerberg, 2015). In our study, it impacted species according to their thermal preference which is in line with the diverging fate of cold versus hot dwellers reported in previous

studies (Stephens et al., 2016). This may explain the absence of a clear overall effect in the trend analysis and the bimodal S-map-coefficient distribution. Moreover, range extension for southern range species and contraction for northern range species is expected to lead to differing responses among European avifauna (Keller et al., 2020; Tayleur et al., 2016; Virkkala and Lehikoinen, 2014). However, these processes are mitigated in particular by the ability of species to track a shift in temperature (Brommer and Møller, 2010). The climatic debt, i.e. the lag in the northward shift between species and climate, in European bird communities has to be considered (Devictor et al., 2012), notably its effects are amplified by the gap between this group and the response of other species with which they directly interact (Pearce-Higgins et al., 2014). This is particularly challenging for migratory species that are impacted by land-use and climate change with an intensity and a sign partly dependent on their migration distance (Howard et al., 2020). Long-distance migrants were more strongly and negatively affected by temperature than short-distance migrants and residents. Furthermore, the negative effect on farmland birds is in line with previous results (Eglington and Pearce-Higgins, 2012) as well as the positive link between temperature and specialisation that had been reported in southern France (Gaüzère et al., 2020) with the loss of cold-dwelling generalists and a gain in hot-dwelling specialists.

Our approach is subject to some limitations. While the spatial scale is substantial (continental), the resolution remains low, with bird populations and pressure values estimated at national scale. Low spatial resolution is partly overcome by using long-term and yearly temporal variation in both bird populations and pressure at national scale. However, in the absence of driver data with a finer temporal resolution, in particular for urbanisation and forest cover, the extent of their influence on species will remain difficult to detect. In addition, and again with reference to urbanisation and forest cover, their relationship with species traits must be carefully interpreted. Only a few species appear to be affected by these two pressures, and species have multiple traits that are affected in different ways by these pressures, making trait identification less clear. Nevertheless, our study was able to identify the relative impact of anthropogenic drivers and pressures using both complementary approaches and established the specific traits that these pressures acted upon. Considering the overwhelming negative impact of both agricultural intensification and the homogenisation introduced by temperature and land-use changes, our results confirm that the fate of common European bird populations depends on the rapid implementation of transformative change (IPBES, 2019) in European societies, and especially in agricultural reform.

References

See chapter 2.

Appendix

Supplementary material 1

Correlation between anthropogenic drivers and species traits

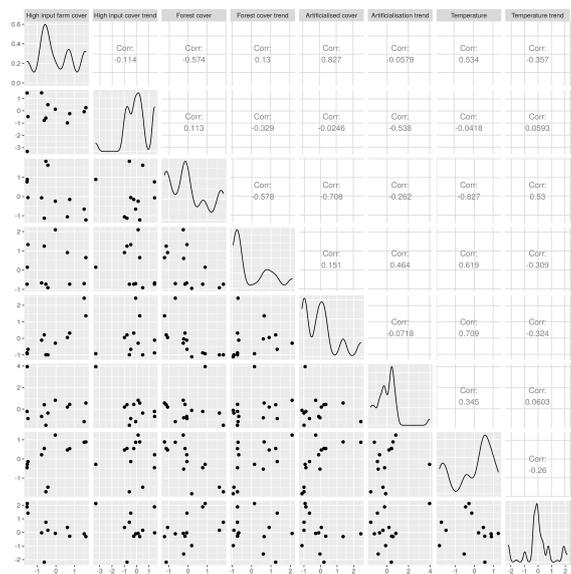


FIGURE S1 – Density plots and correlations between anthropogenic pressures (including baselines and trends) : high-input farm cover, forest cover, urbanisation and temperature change.

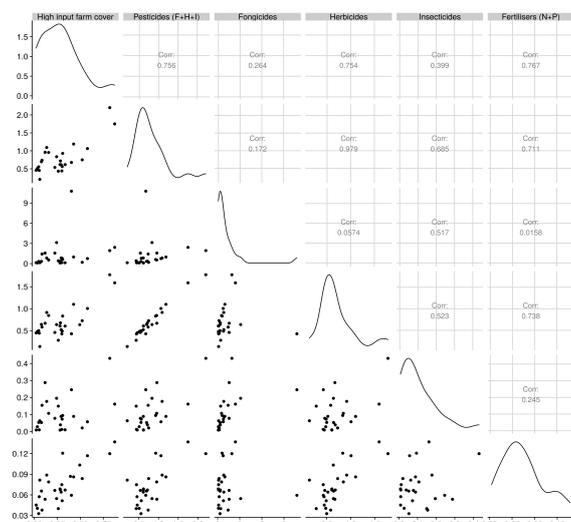


FIGURE S2 – Correlations between high-input farm cover, pesticide sales and fertiliser consumption for European countries. Pesticides correspond to the total amount of herbicides, insecticides, fungicides sold per hectare. Fertilisers correspond to the total amount of nitrogen and phosphorus per hectare.

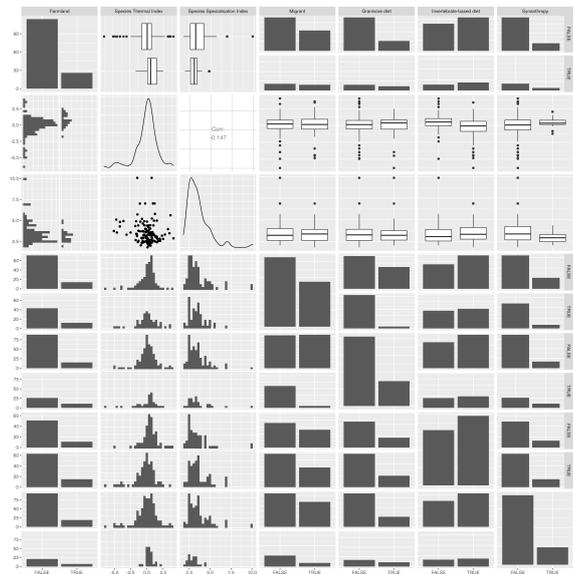


FIGURE S3 – Density plots and correlations between species trait.

Supplementary material 2

Species list

Species names	Selected for multispecies indices	Selected for species trends	PECBMS habitat	Habitat generalist	Urban dweller	Cold vs. hot dwellers
Acanthis flammea	Yes	Yes	Other			Cold
Accipiter nisus	Yes	Yes	Forest	Yes	Yes	
Acrocephalus arundinaceus	No	Yes	Other			
Acrocephalus palustris	Yes	Yes	Other			
Acrocephalus schoenobaenus	Yes	Yes	Other			
Acrocephalus scirpaceus	Yes	Yes	Other			Hot
Actitis hypoleucos	Yes	Yes	Other			Cold
Aegithalos caudatus	Yes	Yes	Other			Hot
Alauda arvensis	Yes	Yes	Farmland			
Alcedo atthis	Yes	Yes	Other			Hot
Alectoris rufa	No	No	Farmland			
Anas platyrhynchos	Yes	Yes	Other			
Anthus campestris	No	Yes	Farmland			
Anthus pratensis	Yes	Yes	Farmland			Cold
Anthus trivialis	Yes	Yes	Forest	Yes		Cold
Apus apus	Yes	Yes	Other		Yes	
Ardea cinerea	Yes	Yes	Other	Yes		Hot
Bombycilla garrulus	No	Yes	Forest			
Bonasa bonasia	Yes	Yes	Forest			Cold
Bubulcus ibis	No	No	Farmland			
Burhinus oedicnemus	No	No	Farmland			
Buteo buteo	Yes	Yes	Other			Hot
Calandrella brachydactyla	No	No	Farmland			
Calcarius lapponicus	Yes	Yes	Other			Cold
Carduelis carduelis	Yes	Yes	Other			Hot
Carduelis citrinella	No	No	Forest			
Carpodacus erythrinus	Yes	Yes	Other	Yes		Cold
Cecropis daurica	No	No	Other			
Certhia brachydactyla	No	Yes	Forest			
Certhia familiaris	Yes	Yes	Forest			Cold
Cettia cetti	No	Yes	Other			
Chloris chloris	Yes	Yes	Other			Hot
Ciconia ciconia	Yes	Yes	Farmland		Yes	Hot
Circus aeruginosus	Yes	Yes	Other	Yes		Hot

<i>Cisticola juncidis</i>	No	No	Other			
<i>Clamator glandarius</i>	No	No	Other			
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	Yes	Yes	Forest			Hot
<i>Columba oenas</i>	Yes	Yes	Forest	Yes		
<i>Columba palumbus</i>	Yes	Yes	Other	Yes	Yes	
<i>Corvus corax</i>	Yes	Yes	Other			
<i>Corvus corone</i>	Yes	Yes	Other		Yes	
<i>Corvus frugilegus</i>	Yes	Yes	Farmland		Yes	Hot
<i>Corvus monedula</i>	Yes	Yes	Other		Yes	Hot
<i>Cuculus canorus</i>	Yes	Yes	Other	Yes		
<i>Cyanistes caeruleus</i>	Yes	Yes	Other			Hot
<i>Cyanopica cyanus</i>	No	No	Forest			
<i>Cygnus olor</i>	Yes	Yes	Other			
<i>Delichon urbicum</i>	Yes	Yes	Other		Yes	
<i>Dendrocopos major</i>	Yes	Yes	Other		Yes	
<i>Dendrocopos syriacus</i>	No	No	Other		Yes	
<i>Dendrocytes medius</i>	No	Yes	Forest			
<i>Dryobates minor</i>	Yes	Yes	Forest			
<i>Dryocopus martius</i>	Yes	Yes	Forest			Cold
<i>Egretta garzetta</i>	No	No	Other			
<i>Emberiza calandra</i>	Yes	Yes	Farmland			Hot
<i>Emberiza cia</i>	No	No	Other			
<i>Emberiza cirrus</i>	No	Yes	Farmland			
<i>Emberiza citrinella</i>	Yes	Yes	Farmland			
<i>Emberiza hortulana</i>	Yes	Yes	Farmland	Yes		Hot
<i>Emberiza melanocephala</i>	No	No	Farmland			
<i>Emberiza rustica</i>	Yes	Yes	Forest			Cold
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Yes	Yes	Other			Cold
<i>Erithacus rubecula</i>	Yes	Yes	Other	Yes	Yes	
<i>Falco tinnunculus</i>	Yes	Yes	Farmland	Yes		
<i>Ficedula albicollis</i>	No	Yes	Forest		Yes	
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Yes	Yes	Forest		Yes	Cold
<i>Fringilla coelebs</i>	Yes	Yes	Other			
<i>Fringilla montifringilla</i>	Yes	Yes	Other			Cold
<i>Fulica atra</i>	Yes	Yes	Other			Hot
<i>Galerida cristata</i>	No	Yes	Farmland		Yes	
<i>Galerida theklae</i>	No	No	Farmland			
<i>Gallinago gallinago</i>	Yes	Yes	Other			Cold
<i>Gallinula chloropus</i>	Yes	Yes	Other			Hot
<i>Garrulus glandarius</i>	Yes	Yes	Forest			Hot
<i>Grus grus</i>	Yes	Yes	Other			Cold
<i>Haematopus ostralegus</i>	Yes	Yes	Other	Yes		Cold
<i>Hippolais icterina</i>	Yes	Yes	Other			
<i>Hippolais polyglotta</i>	No	Yes	Other			
<i>Hirundo rustica</i>	Yes	Yes	Farmland		Yes	
<i>Iduna pallida</i>	No	No	Other			
<i>Jynx torquilla</i>	Yes	Yes	Other			
<i>Lanius collurio</i>	Yes	Yes	Farmland			Hot
<i>Lanius minor</i>	No	No	Farmland			
<i>Lanius senator</i>	No	No	Farmland			
<i>Larus ridibundus</i>	Yes	Yes	Other	Yes		Cold
<i>Limosa limosa</i>	No	Yes	Farmland			
<i>Linaria cannabina</i>	Yes	Yes	Farmland			Hot
<i>Locustella fluviatilis</i>	No	Yes	Other			
<i>Locustella naevia</i>	Yes	Yes	Other			
<i>Lophophanes cristatus</i>	Yes	Yes	Forest			
<i>Lullula arborea</i>	Yes	Yes	Other	Yes		Hot
<i>Luscinia luscinia</i>	Yes	Yes	Other			
<i>Luscinia megarhynchos</i>	Yes	Yes	Other	Yes		Hot
<i>Luscinia svecica</i>	Yes	Yes	Other			Cold
<i>Lyrurus tetrix</i>	Yes	Yes	Other			Cold
<i>Melanocorypha calandra</i>	No	No	Farmland			
<i>Merops apiaster</i>	No	Yes	Other			

Motacilla alba	Yes	Yes	Other	Yes	Yes	
Motacilla cinerea	Yes	Yes	Other			Hot
Motacilla flava	Yes	Yes	Farmland			
Muscicapa striata	Yes	Yes	Other	Yes	Yes	
Nucifraga caryocatactes	Yes	Yes	Forest			Cold
Numenius arquata	Yes	Yes	Other			Cold
Numenius phaeopus	No	Yes	Other			
Oenanthe cyriaca	No	No	NA			
Oenanthe hispanica	No	No	Farmland			
Oenanthe oenanthe	Yes	Yes	Other	Yes		
Oriolus oriolus	No	Yes	Other			
Parus major	Yes	Yes	Other	Yes	Yes	
Passer domesticus	Yes	Yes	Other	Yes	Yes	
Passer montanus	Yes	Yes	Farmland		Yes	Hot
Perdix perdix	Yes	Yes	Farmland			Hot
Periparus ater	Yes	Yes	Forest			
Petronia petronia	No	No	Farmland			
Phasianus colchicus	Yes	Yes	Other			Hot
Phoenicurus ochruros	No	Yes	Other		Yes	
Phoenicurus phoenicurus	Yes	Yes	Forest	Yes		
Phylloscopus bonelli	No	Yes	Forest			
Phylloscopus collybita	Yes	Yes	Forest			
Phylloscopus sibilatrix	Yes	Yes	Forest			
Phylloscopus trochilus	Yes	Yes	Other			Cold
Pica pica	Yes	Yes	Other	Yes	Yes	
Picus canus	No	Yes	Forest			
Picus viridis	Yes	Yes	Other	Yes		Hot
Pluvialis apricaria	Yes	Yes	Other			Cold
Podiceps cristatus	Yes	Yes	Other			Hot
Poecile montanus	Yes	Yes	Forest			Cold
Poecile palustris	Yes	Yes	Forest			
Prunella modularis	Yes	Yes	Other	Yes	Yes	Cold
Ptyonoprogne rupestris	No	No	Other			
Pyrrhocorax pyrrhocorax	No	No	Other			
Pyrrhula pyrrhula	Yes	Yes	Forest			Cold
Regulus ignicapilla	No	Yes	Forest			
Regulus regulus	Yes	Yes	Forest			Cold
Saxicola rubetra	Yes	Yes	Farmland			Cold
Saxicola torquatus	No	Yes	Farmland			
Serinus serinus	No	Yes	Farmland		Yes	
Sitta europaea	Yes	Yes	Forest			Hot
Spinus spinus	Yes	Yes	Forest			Cold
Streptopelia decaocto	Yes	Yes	Other		Yes	Hot
Streptopelia turtur	Yes	Yes	Farmland	Yes		Hot
Sturnus unicolor	No	No	Farmland		Yes	
Sturnus vulgaris	Yes	Yes	Farmland		Yes	
Sylvia atricapilla	Yes	Yes	Other	Yes		Hot
Sylvia borin	Yes	Yes	Other			
Sylvia cantillans	No	Yes	Other			
Sylvia communis	Yes	Yes	Farmland			Hot
Sylvia curruca	Yes	Yes	Other	Yes		
Sylvia hortensis	No	Yes	Other			
Sylvia melanocephala	No	Yes	Other			
Sylvia melanothorax	No	No	NA			
Sylvia nisoria	No	Yes	Other			
Sylvia undata	No	No	Other			
Tachybaptus ruficollis	Yes	Yes	Other			Hot
Tadorna tadorna	Yes	Yes	Other			
Tetrax tetrax	No	No	Farmland			
Tringa erythropus	No	No	Other			
Tringa glareola	Yes	Yes	Other			Cold
Tringa nebularia	Yes	Yes	Other			Cold
Tringa ochropus	Yes	Yes	Forest			Cold

Tringa totanus	Yes	Yes	Other			Cold
Troglodytes troglodytes	Yes	Yes	Other	Yes		
Turdus iliacus	Yes	Yes	Other			Cold
Turdus merula	Yes	Yes	Other	Yes	Yes	
Turdus philomelos	Yes	Yes	Other	Yes		Hot
Turdus pilaris	Yes	Yes	Other			Cold
Turdus torquatus	No	No	Other			
Turdus viscivorus	Yes	Yes	Forest			
Upupa epops	No	Yes	Farmland			
Vanellus vanellus	Yes	Yes	Farmland			

TABLEAU S1 – List of the 170 species initially available and selected for supranational multispecies indices between 1980 and 2016 or species national trends between 1996 and 2016. Species habitat classification is shown according to the PECBMS classification. Generalist species are those with the lowest habitat specialisation index (SSI). Urban dwellers are species with a positive synanthropic index. Hot dwellers are the species with the highest STI (30%) and cold dwellers with the lowest STI (30%). Bolded species are the 115 species used for supranational multispecies indices, i.e. species monitored for the first time before 1981.

List of the 12 MAES ecosystem types :

Coastal, cropland, grassland, heathland/shrub, marine/inlets, ocean, rivers/lakes, shelf, sparsely vegetated, urban, wetland, woodland/forests.

Country	Number of species
Austria	90
Belgium	81
Bulgaria	56
Cyprus	27
Czech Republic	108
Denmark	88
Estonia	80
Finland	86
France	129
Germany	111
Greece	45
Hungary	90
Italy	114
Lativa	84
Lithuania	61
Luxembourg	40
Netherlands	102
Norway	72
Poland	111
Portugal	84
Republic of Ireland	54
Romania	31
Slovakia	90
Slovenia	62
Spain	113
Sweden	113
Switzerland	103
United Kingdom	89

TABLEAU S2 – Number of species among the 170 that are monitored in each country.

Supplementary material 3

Species abundance

In addition to the Species Abundance Index (SAI) which corresponds to a relative value, estimated numbers of breeding pairs by countries were manually extracted from the European Red List of Birds fact-sheets available on Birdlife Data Zone to evaluate annual absolute abundance, following (Inger et al., 2014). The geometric mean of the minimum and maximum number of species pairs was multiplied by two to obtain the number of individuals. This gave us an estimate of each countrywide species population size in a breeding season. Population estimates stem from survey data with average starting and ending years being 2007 and 2011 respectively. They are considered as proxies of the population size at the ending year (e.g. population of *Anthus trivialis* in France was estimated at 529 150 individuals at the ending year 2012 in Birdlife). To obtain population size for each year, we used the SAI corresponding to relative variations in abundance compared to a reference year (e.g. 1989 for *A. trivialis* in France). SAI values are scaled with the reference year value set at 100. The population size at the ending year was divided by the SAI value at the ending year (e.g. in 2012 for *A. trivialis* in France, $SAI=72$ ($se=17$)) (or at the first or last year, if population size was estimated before or after the period covered by the PECBMS, respectively). This resulted in a weighing factor (e.g. here $\frac{529150}{72} = 7349$) which was then used to multiply SAI values to get the absolute abundance (and its standard errors) of the population for each year. This was repeated for each of the 170 species and in each of the 28 countries.

Change in multispecies index, abundance and biomass

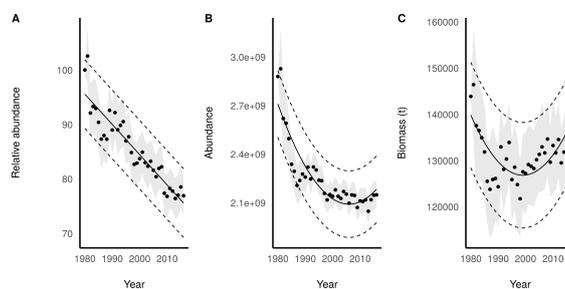


FIGURE S4 – Multispecies index, abundance and biomass of all the 115 species between 1980 and 2016. The genuine multispecies index is calculated by attributing a same weight to each species whatever their abundance or biomass.

Figure S4 shows that globally, a majority of species were declining. Abundance corresponded to the number of individuals and it is discussed in the paper and used as reference in this figure. Biomass was obtained by multiplying the average weight of each species (Storchová and Hořák, 2018) by the abundance. Biomass dynamic shows a convex shape that was already visible, but to a lesser extent in the previous European study of Inger et al. (2014), and was interpreted as an increase of protected and rare birds (often heavy species) whereas more common (and light) ones were decreasing.

The order of magnitude for abundance value is the same as in previous studies (Inger et al. 2014), and differences in abundance values can be attributed to both a higher but different number of countries incorporated in our study and because we use more recent, and therefore different, estimates of breeding pair numbers (note however that all our conclusions remain valid if established on relative population indices rather than absolute population size).

Change in abundance of generalists

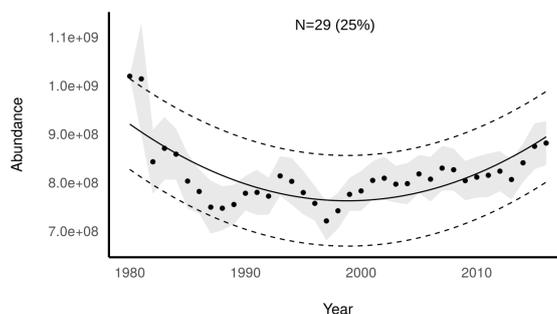


FIGURE S5 – Abundance of generalist birds between 1980 and 2016 for 29 species representing 25% of the 115 species. Selection of generalist species for habitat was computed using the European species specialisation index (SSI) (Le Viol et al., 2012).

Slope pvalue	Slope	Significant decline	Overall shape	Period
<0.05	-14 578 781	Yes	Convex	1980-2016
<0.05	-12 488 988	Yes	Decelerated decrease	1981-2016
<0.05	-10 214 431	Yes	Decelerated decrease	1982-2016
<0.05	-8 912 073	Yes	Decelerated decrease	1983-2016
<0.05	-7 810 535	Yes	Decelerated decrease	1984-2016
<0.05	-6 742 532	Yes	Constant decrease	1985-2016
<0.05	-6 505 810	Yes	Constant decrease	1986-2016
<0.05	-6 398 192	Yes	Constant decrease	1987-2016
<0.05	-6 989 891	Yes	Constant decrease	1988-2016
<0.05	-7 213 533	Yes	Decelerated decrease	1989-2016
<0.05	-7 004 180	Yes	Decelerated decrease	1990-2016
<0.05	-7 108 362	Yes	Decelerated decrease	1991-2016
<0.05	-6 531 193	Yes	Decelerated decrease	1992-2016
<0.05	-6 396 137	Yes	Decelerated decrease	1993-2016
<0.05	-5 187 597	Yes	Convex	1994-2016
<0.05	-4 238 116	Yes	Constant decrease	1995-2016
<0.05	-3 283 166	Yes	Constant decrease	1996-2016
<0.05	-3 283 166	Yes	Stable	1997-2016
0.10	-2 378 022	No	Stable	1998-2016
0.13	-2 398 095	No	Stable	1999-2016
0.14	-2 511 271	No	Stable	2000-2016
0.15	-2 758 577	No	Stable	2001-2016
0.17	-2 846 207	No	Stable	2002-2016
0.37	-2 067 348	No	Stable	2003-2016
0.49	-1 714 869	No	Stable	2004-2016
0.38	-2 586 584	No	Stable	2005-2016
0.71	-55 344	No	Stable	2006-2016

TABLEAU S3 – Slope and shape of the overall bird abundance dynamic and time period considered. Slope, slope pvalue and overall shape were obtained using the method proposed by Rigal et al. (2020). Significant declines correspond to a significant negative slope even if the shape is not classified as a decline.

Supplementary material 4

Trend spatial distribution for different time periods

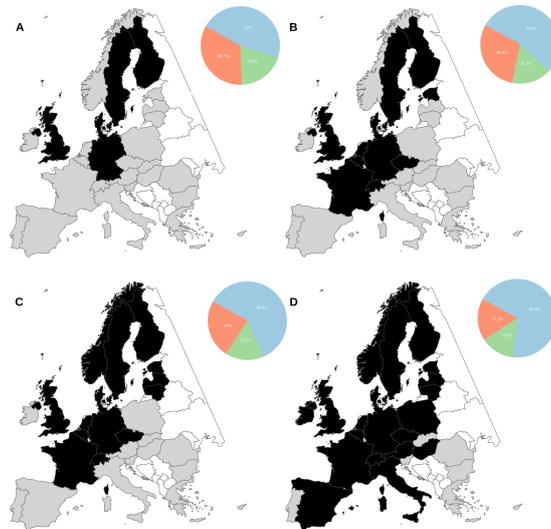


FIGURE S6 – Impact of time period on country distribution and species trends. A) Trends and countries, 1981-2016. B) Trends and countries, 1991-2016. C) Trends and countries, 1996-2016. D) Trends and countries, 2001-2016. Countries in grey were involved in the PECBMS in 2016 and in black countries in PECBMS during the period considered. Pie charts show the overall distribution of species trend between increasing (green), decreasing (orange) and non-significant (blue) trends.

Overall, we found that the best compromise between spatial coverage and temporal variability (as little non-significant trends as possible) was found between 1996 and 2016 (Fig. S6). Bird populations in Europe were mainly stable (60.3% between 1996 and 2016). This amount increases when the period considered decreases, which is not surprising, for an important part of bird decline took place before 1996 (Fig. S6). Yet, nearly a quarter of European bird populations were significantly decreasing and 15.7% increased since 1996. If those figures change for longer periods, the prevalence of declining populations remains.

Moreover, focusing on species, we found that among the 124 species present in at least 2 countries, 17 species had a similar dynamic across countries (always negative) and 107 had different trajectories depending on the country.

Supplementary material 5

Test method consistency

Overall we found many bidirectional forcings between species and pressure and forcing from species to pressure (see Tab. S4). Influence of species on pressures are false positives. In bidirectional forcing, a significant influence of species on pressures might be due to a strong synchrony between species and pressure time-series (Sugihara et al., 2012). Alone (i.e. when no forcing is found from pressure to species) influence of species on pressures are due to data limitation (see supplementary examples in Clark et al. (2015)). Acknowledging the limits of the data used in this study, we used two different tests to assess the quality and consistency of our approach: we tested the influence of removing each country in the detection of pressure influence and we used a test of false negative and false positive detection rate when the proportion and magnitude of influence between time-series change.

One-by-one country removal test

We repeated the estimation of each pressure influence on each species while successively removing each country. Each time, we therefore used species and pressure time-series for the 27 other countries to which we applied the framework described in the main manuscript. We then analysed whether removing a given country impacted the number of species affected by a pressure (Fig. S7).

Considering the results from a country-based perspective, we found three cases: countries without which fewer species are found significantly affected by the pressure (case 1), countries without which more species are found significantly affected by the pressure (case 2) and countries without which the number of species significantly affected by the pressure stayed the same (case 3). Removing time-series from a given country can change the estimation of the pressure influence by affecting the length of the time-series used and by increasing or decreasing the proportion of time-series with information. For instance, if a country where the influence of the considered pressure is high is removed, detecting the influence from the reduced dataset will be more difficult (see case 1). Conversely, the removal of time-series from a country where there is no or a weak influence of the pressure on the species may increase the proportion of time-series where the pressure influence is visible and therefore it will make it easier to detect the

	Pressure → Species	Pressure ↔ Species	Pressure ← Species	No forcing
High-input farm cover	14 (6 farmland species)	40 (9 farmland species)	21	95
Forest cover	5 (1 forest species)	7	44	114
Urbanisation	9 (3 urban species)	6 (1 urban species)	22	133
Temperature	22 (6 hot dwellers positively influenced, 1 hot dweller negatively influenced, 3 cold dwellers negatively influenced, 1 cold dweller positively influenced)	9 (3 hot dwellers positively influenced, 1 hot dweller negatively influenced, 1 cold dweller negatively influenced)	31	108

TABLEAU S4 – Number of species affected by pressure (Pressure → Species), bidirectional forcing (Pressure ↔ Species), species affecting pressure (Pressure ← Species) and non forcing for each pressure.

	Affected with all countries or when removing one country	Not significantly affected, neither with all countries nor when removing one country	Not significantly affected with all countries but significantly affected when removing one country (at least for one of the countries)
High-input farm cover	58	73	39
Forest cover	12	126	32
Urbanisation	15	136	19
Temperature	31	86	53

TABLEAU S5 – Number of species affected by each pressure when using all countries or when removing successively each country. Species found significantly affected when using all countries were also found significantly affected when removing successively each country. Most of the species not significantly affected when using all countries were not significantly affected when removing a given country. Some species not significantly affected when using all countries were found significantly affected when removing a given country.

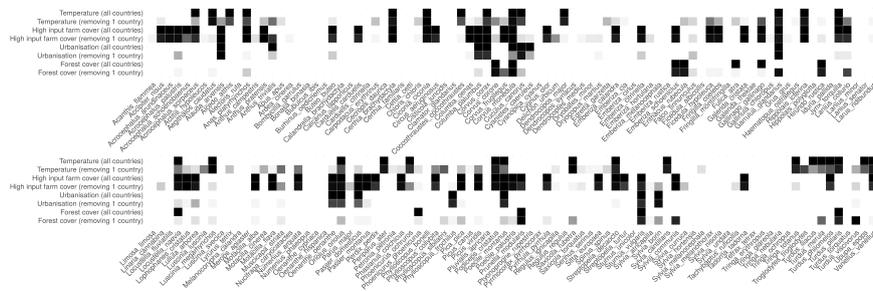


FIGURE S7 – Influence of country removal in detecting pressure influence on species. For each pressure except from temperature (due to computational time), the influence calculated using time-series from all countries (all countries, black square when the influence is significant, white otherwise) are compared to the average influence obtained when successively removing each country (removing 1 country, grey scale proportional to the number of time the species was found influenced when removing successively each country). For instance, the Coal tit (*Periparus ater*) is affected by temperature when data from all countries are used (black square in the first row) and this remains valid when calculated on data in which each country is successively removed (black square in the second row). Conversely, the Eurasian skylark (*Alauda arvensis*) is not affected by temperature when data from all countries are used (white square in the first row) but can be detected as being affected by temperature when some countries are successively removed (grey square in the second row).

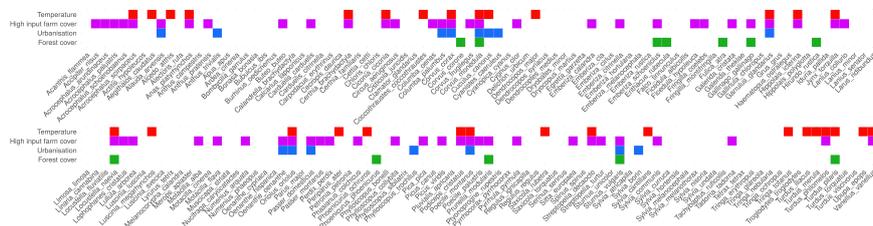


FIGURE S8 – Impact of pressures on each species.

pressure influence (see case 2). Finally, if the removed country was not more or less informative than the average, its removal may not impact the final estimate (case 3).

Considering the results from a species-based perspective, we also found three cases. Case 1 : all species significantly affected when using all countries were also found to be influenced by pressure when removing a given country (Tab. S5 and Fig. S7). Case 2 : most of the species not significantly affected by the considered pressure were never found affected when removing a country (Tab. S4 and Fig. S7). Case 3 : some of the species not significantly affected when using all countries were found to be influenced when removing a given country. Cases 1 and 2 were expected and depict the consistency of our results when removing countries one-by-one. Case 3 corresponds to false negatives where the information on the pressure influence on the species seems to be present in the dataset but is diluted by data from some countries. Overall, our approach is conservative as we focused on pressure influences on species that are strong enough to not be diluted when considering all countries and shared between enough countries to not disappear when some countries are removed.

Testing the effect of pressure influence variability on the false negative and false positive rates

We analysed the false positive and false negative rates of our method for each pressure influence. Clark et al. (2015) tested the multispatial CCM method on time-series simulated with an interaction strength constant across plots. As the empirical example in Clark et al. (2015) was based on analysing plant-plant competition in spatially close plots, the interaction strength was not expected to differ a lot between plots. Here, each of the pressures analysed could have a different influence on the different populations of a given species as our spatial replicate are countries (i.e. spatial replicates are not spatially close). We therefore tested the effect of variability in pressure influence between country on the false negative and false positive rates. Hence, for each pressure, we analysed the average false positive and false negative rates by using simulated data which mimic species-pressure datasets (long pseudo-time-series of one species and one pressure reconstructed from national time-series). To do so, we simulated data using the R function *make_cm_data* from the R package multispatialCCM (Clark et al., 2015). It gives a simulated dataset with two time-series from a two species competition model where species B negatively affect species A but species A does not affect species B. In our case, B corresponds to the pressure and A to the species. This function admits several parameters to model the simulated dataset as close as possible to the observed species-pressure dataset. The number of sequential observations corresponded to the average times-series length by country (which, in most cases, was limited by the pressure temporal range and sometimes by the time-series length of species) and was set to 10 for high-input farm cover, 4 for forest and urbanisation and 22 for temperature. The total number of time-series corresponded to the average number of countries and was driven by the species more than by the pressure, and was set to 16 for high-input farm cover, forest cover, and urbanisation and 17 for temperature. The average total time-series length was equal to 160 for high-input farm cover, 64 for forest, 64 for urbanisation and 374 for temperature (see distribution in Fig. S9).

	0% strength (False positive rate)	with 20% strength (False negative rate)	with 40% strength (False negative rate)	with 60% strength (False negative rate)	with 80% strength (False negative rate)	with 100% strength (False negative rate)	with strength (False negative rate)
High-input farm cover	0.045	0.854	0.766	0.586	0.429	0.334	
Forest cover	0	1	0.932	0.78	0.767	0.963	
Urbanisation	0.001	1	0.931	0.78	0.766	0.97	
Temperature	0.053	0.619	0.014	0	0	0.09	

TABLEAU S6 – Average false negative and false positive rates for each pressure influence when the proportion of time-series with influence of pressure changes. Note that the false negative rate is increasing when all time-series have non-null influence strength as the non-linearity hypothesis between species and pressure response is more often not verified, preventing from applying CCM.

	Strength in [1.2-1.3] (False negative rate)	Strength in [0.9-1.6] (False negative rate)	Strength in [0.6-1.9] (False negative rate)	Strength in [0.3-2.2] (False negative rate)	Strength in [0-2.5] (False negative rate)
High-input farm cover	0.169	0.016	0.658	0.624	0.402
Forest cover	0.799	0.807	0.9	0.958	0.887
Urbanisation	0.866	0.804	0.899	0.958	0.999
Temperature	0	0.023	0.007	0.125	0

TABLEAU S7 – Average false negative rate for each pressure influence when the variability in the strength of pressure influence changes.

We tested the effect of the variability in pressure influence among countries in three steps. First, we used six different proportions of time-series without pressure influence evenly spaced from 0 to 1 (0, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 1) to test how it affects the false negative and false positive detection rates. False positive rate corresponds to the number of time a significant effect between time-series was found although there was no effect (forcing strength set to 0) among the number of trial. False negative rate corresponds to the number of time no significant effect between time-series was found although there was an effect among the number of trial.

In a second step, we changed the variability of the pressure influence strength by using a strength value from five different intervals centred in 1.25 (as in Clark et al., 2015) ([1.2, 1.3], [0.9, 1.6], [0.6, 1.9], [0.3, 2.2], [0, 2.5]).

Finally in a third step, we tested the effect of the influence strength in the detectability of the influence using only one time-series with a non-null strength. For that time-series, we tested five different strength values evenly spaced from 0.3 to 2.5 (0.30, 0.85, 1.40, 1.95, 2.50) and strengths in all other time-series were set to 0.

Each value of these three steps was simulated 1000 times. This results in 15 000 (3x5x1000) combinations to which was applied the multispatial CCM with 100 bootstrap iterations (due to computing time and as in Clark et al. (2015)) for each of the four pressures (high-input farm cover, forest cover, urbanisation and temperature), corresponding to a total of 6 million individual multispatial tests (but note that we used 300 bootstrap iterations for temperature and 1000 for high-input farm cover, forest and urbanisation for actual data, to produce results shown in the main manuscript).

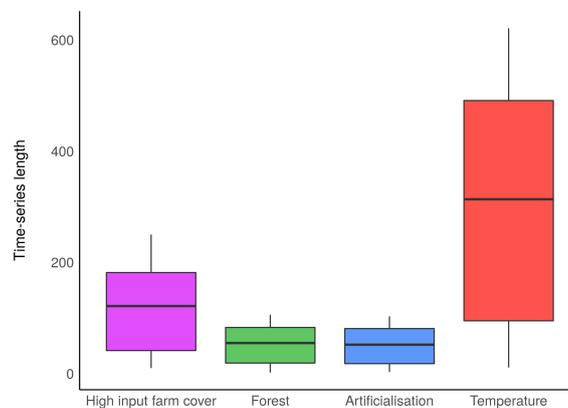


FIGURE S9 – Time-series lengths of species-pressure datasets for each pressures. Variability is due to differences in species range and start date of country monitoring programs.

High false negative rates and low false positive rates were consistent with results from (Clark et al., 2015). False positive and false

	Strength = 0.3	Strength = 0.85	Strength = 1.40	Strength = 1.95	Strength = 2.5
High-input farm cover	0	0.032	0.002	0.005	0.005
Forest cover	0	0	0.041	0.023	0.022
Urbanisation	0	0	0.041	0	0
Temperature	0.111	0.002	0.149	0.167	0.003

TABLEAU S8 – Detection rate for each pressure influence when the strength of pressure influence changes in only one time-series.

negative rates decrease as time-series length increase (Tab. S6). False negative rates decrease when the proportion of time-series with a non null influence of pressure increases (Tab. S6). False negative rates increase with the variability in pressure influence among countries (Tab. S7). When only one time-series has a non-null strength the strength value does not affect the detection rate which remains very low (Tab. S8). All together these results show that the approach used tend to detect only existing influence (low false positive rates, Tab. S6) but fail to detect existing influence when time-series are short or when strength variability is high. This may explain the low number of species affected by urbanisation or forest cover. Moreover the higher number of species affected by high-input farm cover than by temperature although time-series were shorter for the first pressure may be the result of a stronger variability in the influence strength of temperature compare to a more stable influence strength of high-input farm cover.

Supplementary material 6

Temperature increase and examples of species trend distribution over Europe

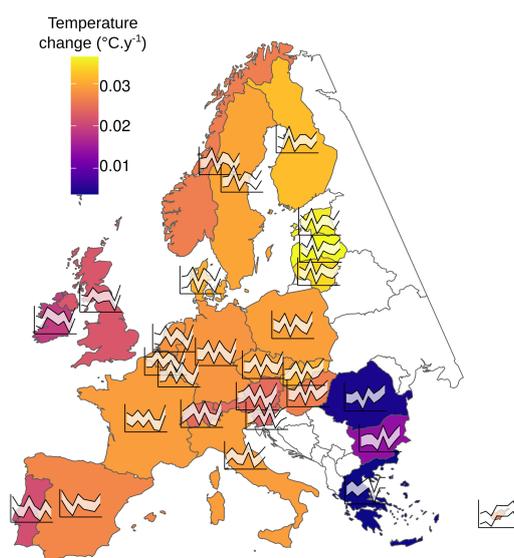


FIGURE S10 – Temperature change and rate of change in Europe. Colours correspond to mean temperature change between 1980 and 2016 and graphs represent variation in the rate of change using temperature change calculate on sliding ten year periods centred in 1979, 1984, 1989, 1994, 1999, 2004, 2009, 2014.

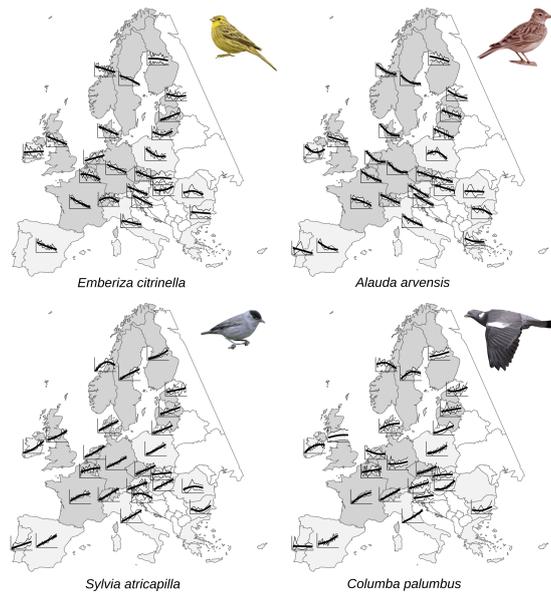


FIGURE S11 – National trajectories of the yellowhammer *Emberiza citrinella*, the Eurasian skylark *Alauda arvensis*, the Eurasian blackcap *Sylvia atricapilla* and the common wood pigeon *Columba palumbus* among the European countries over the last decades. The main trajectory is shown by a black line and data with standard errors are shown in white. *E. citrinella* had mostly negative trends but in some countries (e.g. the Netherlands or Latvia) populations increased. On the contrary, *A. arvensis* only experienced negative trend among all countries. *S. atricapilla* and *C. palumbus* are increasing in nearly all countries. Countries in grey are involved in PECBMS. Data are available from at least from 1996 to 2016 in 14 countries (medium grey) and after 1996 for others (light grey).

Supplementary material 7

Farm size is a proxy for agricultural landscape simplification, was reconstructed from TCA (total cultivated area) and the number of agricultural holdings between 2005 and 2016 (2005, 2007, 2010, 2013 and 2016). Increase in the size of farmland productive units, together with pesticide and fertilisers use, represent the two main processes of agricultural intensification. 10 species time-series were impacted by farm size dynamic (4 negatively and 6 positively). Such a low number of affected species may be partly due to data limitation but overall effect is difficult to estimate even via the trend analysis (Fig S7a).

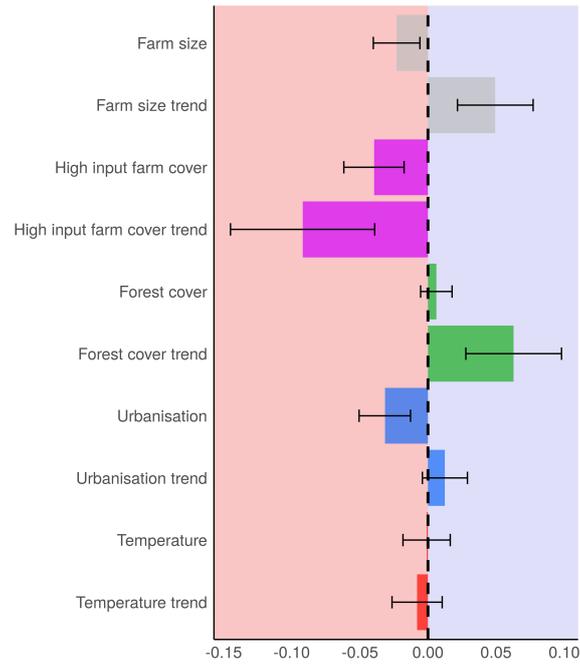


FIGURE S12 – Effects of farm size, high-input farm cover, forest cover, urbanisation, temperature and their trends on species trends. BCa confidence intervals are displayed.

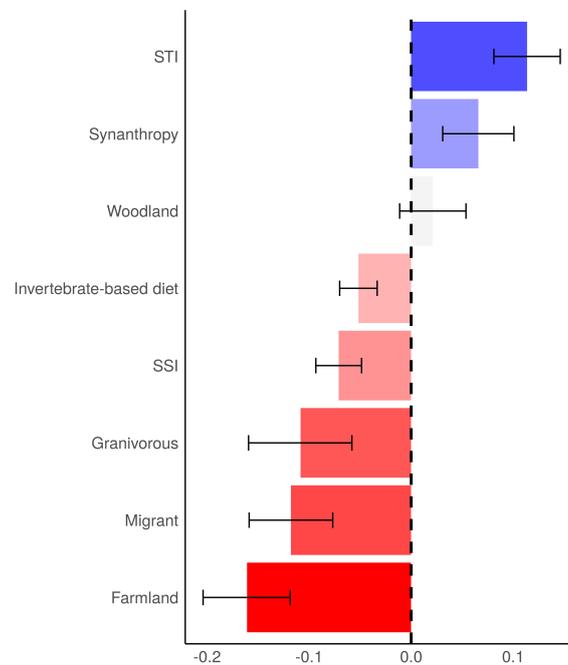


FIGURE S13 – Trait syndrome. Species trends between 1996 and 2016 in the 14 European countries are affected by species thermal preference, specialisation, diet and habitat. Farmland, migrant, granivorous species and birds with invertebrate-based diet were more prone to decrease. Specialist species also had significantly lower trends than generalists as well as cold dweller compare to hot dwellers and urban species are more prone to increase.

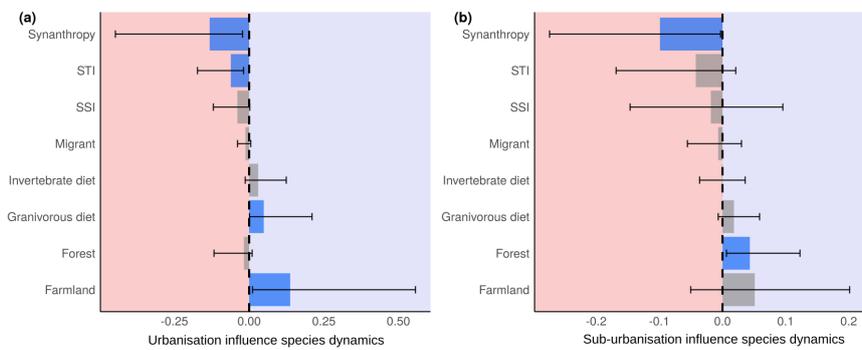


FIGURE S14 – Driver influences on species dynamics and traits : a) urban fabric (continuous and discontinuous), b) other artificial surfaces (industrial, commercial and transport units, construction sites, artificial and non-agricultural vegetated areas). Non-significant effects are shown in grey, negative effects are shown in the pale red area and positive effects are shown in the pale blue area. BCa confidence intervals are displayed.

Biotic homogenisation in bird communities leads to large-scale changes in species associations

Stanislas Rigal^{1*}, Vincent Devictor¹, Pierre Gaiüzère², Sonia Kéfi^{1,3}, Jukka T. Forsman^{4,5}, Mira H. Kajanus⁴, Mikko Mönkkönen⁶, Vasilis Dakos¹

¹ ISEM, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Montpellier, France ² Université Grenoble Alpes, CNRS, University of Savoie Mont Blanc, LECA, Laboratoire d'Écologie Alpine, Grenoble, France ³ Santa Fe Institute, 1399 Hyde Park Road, Santa Fe, NM 87501, USA ⁴ Department of Ecology and Genetics, University of Oulu, Oulu, Finland ⁵ Natural Resources Institute Finland, Oulu, Finland ⁶ University of Jyväskylä, Department of Biological and Environmental Science, P.O. Box 35, 40014 Jyväskylä, Finland

*Corresponding author, email : stanislas.rigal@umontpellier.fr

This manuscript is under minor revision in *Oikos* and is available on *bioRxiv*. Cite as : Rigal, S., Devictor, V., Gaiüzère, P., Kéfi, S., Forsman, J. T., Kajanus, M. H., ... & Dakos, V. (2020). *Biotic homogenisation in bird communities leads to large-scale changes in species associations. bioRxiv.*

Abstract

The impact of global change on biodiversity is commonly assessed in terms of changes in species distributions, community richness and community composition. Whether and how much associations between species, i.e. the degree of correlation in their spatial co-occurrence, are also changing is much less documented and mostly limited to local studies of ecological networks. In this study, we quantify changes in large-scale patterns of species associations in bird communities in relation to changes in species composition. We use network approaches to build three community-aggregated indices reflecting complementary aspects of species association networks. We characterise the spatio-temporal dynamics of these indices using a large-scale and high-resolution dataset of bird co-abundances of 109 species monitored for 17 years (2001-2017) from 1,969 sites across France. We finally test whether spatial and temporal changes in species association networks are related to species homogenisation estimated as the spatio-temporal dynamics of β -diversity and the proportion of habitat generalists. The consistency of these relationships is tested across three main habitats, namely woodland, grassland and human settlements. We document a directional change in association-based indices in response to modifications in β -diversity and in the proportion of generalists in space and time. Weaker associations and sparser networks were related to lower β -diversity and a higher proportion of generalists, suggesting an overlooked aspect of biotic homogenisation affecting species associations. We report that this overall pattern is not constant across habitats, with opposite relationships between biotic homogenisation and change in species association networks in urban versus forest communities suggesting distinct homogenisation processes. Although species association contain only partial signatures of species interactions, our study highlights that biotic homogenisation translates to finer changes in community structure by affecting the number, strength and type of species associations.

Keywords : Avifauna, β -diversity, homogenisation, community, interaction network, species association.

Introduction

Among the major effects of global change on biological diversity, the modification or even the extinction of species interactions has early on been identified as being pervasive, but is still poorly understood (Janzen, 1971 ; Diamond, 1989). Because there are many more interactions than species, a perturbation in species interactions may be decoupled from changes in species richness or community composition (Poisot et al., 2015 ; Gravel et al., 2019). In particular, modifications affecting species interactions can be stronger (Valiente-Banuet et al., 2015) or weaker (Li et al., 2018) than those affecting species richness. The structure and dynamics of species interactions are among the main drivers of community dynamics (Davis et al., 1998 ; Barabás et al., 2016), and therefore represent a critical subject of study for ecology and biodiversity conservation (Kissling & Schleuning, 2015 ; García-Girón et al., 2020). Despite the importance of integrating species interactions into conservation biology, we still have a limited understanding of the drivers and consequences of changes in the strength and the structure of species interactions.

In the last decades, there has been an increasing use of network approaches to study species interactions in empirical and theoretical communities (Bascompte et al., 2003 ; Ings et al.,

2009 ; Kéfi et al., 2015 ; Trøjelsgaard & Olesen, 2016). Ecological communities can thus be depicted as interaction networks by defining nodes as individuals or species, and links between the nodes as species interactions (Newman et al., 2006). The estimation of species interactions is however subject to a conceptual question (how are the strength and type of interactions defined?) and a technical challenge (how to estimate an interaction?). In some cases (e.g. in simple trophic networks with few taxa), observations or experiments can address both issues as the existence and type of species interactions are clearly identified. However, these cases provide inference of species interactions in local and specific systems, compromising the possibility to derive general rules for interactions in larger communities (Whittaker et al., 2005 ; Denny & Benedetti-Cecchi, 2012). The empirical identification and measure of interactions in species-rich communities in particular, is challenged by the high number of potential interactions to be estimated (proportional to the square of species number) (Barner et al., 2018). An alternative approach is to assume that species associations (inferred from their spatial aggregation) are partly shaped, at least to some extent, by the combination of true interactions (i.e. clear ecological relationships such as competition or predation). In this case, studying communities with a large number of species and broad spatial coverage should be a good framework for estimating species associations, although the ability of spatial co-occurrence patterns to infer pairwise species interactions is still controversial (Blanchet et al., 2020).

Nonetheless, species co-occurrence might be an information-rich proxy of the outcome of direct and indirect biotic interactions in communities (Delalandre & Montesinos-Navarro, 2018 ; Freilich et al., 2018). Indeed, the composition of a local community results from interspecific interactions as well as multiple intertwined processes generating patterns of spatial aggregation between species (Fig. S1) (Wiszniewski et al., 2013). These factors include neutral processes (regional dispersion and local stochasticity (Hubbell, 2001)), historical processes (phylogeography (Kraft et al., 2007)) and niche processes (HilleRisLambers et al., 2012 ; Letten et al., 2017). Niche processes combine what are sometimes referred to as Grinnellian and Eltonian processes (Chase & Leibold, 2003 ; Devictor et al., 2010a). Grinnellian processes (Grinnell (1917) ; later extended by Hutchinson, 1957) consider the niche as the species' response to environmental conditions acting as an environmental filter for the community. Eltonian processes (Elton, 1927) consider the niche as the species' impact on its environment and refers to the mutual dependency of species with each other, including the limiting similarity hypothesis (i.e. the niche overlap between two species that limits their coexistence) (MacArthur & Levins, 1967 ; Abrams, 1975 ; Martin & Bonier, 2018) and facilitation between species (e.g. cooperation, exchange of social information (Seppänen et al., 2007 ; Gil et al., 2019 ; Tu et al., 2019)).

Refining the Eltonian component (i.e. the part of the co-occurrences due to the biotic filter) can be done through multiple approaches (Kissling et al., 2012). Based on null models, one can control for the species associations that are simply expected by chance rather than grounded in ecological processes by testing whether species are found together more or less frequently than expected by chance (Gotelli, 2000 ; Ulrich & Gotelli, 2010 ; Kohli et al., 2018). Indirect effects between species (i.e. the effect of a third species on the association between two other species) can be evaluated using partial correlations (Faust & Raes, 2012 ; Harris, 2016). Recent progress with Joint Species Distribution Models have also provided ecologists with

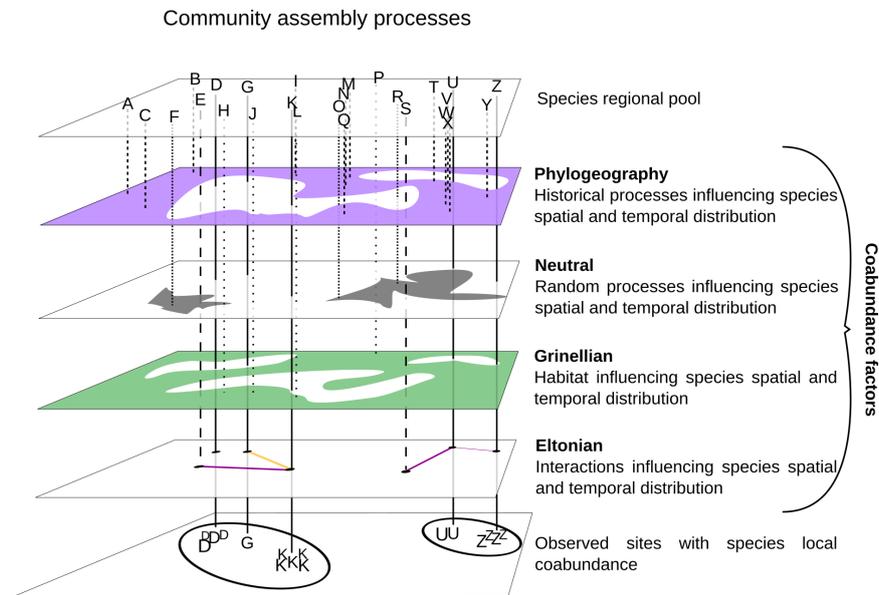


FIGURE S1 – Community assembly processes and species co-abundance. Species interactions that influence species spatial aggregation (or segregation) and temporal change in abundance are referred to as the Eltonian component of species co-abundance. In addition to the Eltonian component, co-abundances are also the result of habitat filtering (Grinellian), random processes due to neutral dispersal, as well as historical processes related to the species phylogeography. The result of all these processes leads to the observed species co-abundances. Each letter stands for a different species. Species U and Z share a common biogeographic region and random processes have not prevented them from co-occurring. As they live in a similar habitat and interact in a way that enables their coexistence, they can be observed together in the same location at the same time.

new tools for estimating species associations by studying residual co-occurrence patterns after accounting for environmental niches from large datasets (Tikhonov et al., 2017; Zurell et al., 2018). Overall, recent methods removing non-Eltonian components from co-occurrences (Azaele et al., 2010; Faisal et al., 2010; Ovaskainen et al., 2010; Lindenmayer et al., 2015) are promising for uncovering species association networks (Araújo et al., 2011; Morueta-Holme et al., 2016). Co-occurrences are thus information-rich proxies of the outcome of direct and indirect biotic interactions in communities (Delalandre & Montesinos-Navarro, 2018; Freilich et al., 2018). In particular, if interaction networks remain out of reach (Sander et al., 2017; Thurman et al., 2019), association networks based on species co-occurrence may be useful for capturing community organisation through aggregated community indices, i.e. statistics summarising an aspect of the network at the community level (Barner et al., 2018).

Tracking large-scale changes in species associations might represent a significant advance for macro-ecology and conservation biogeography. Indeed, ecological processes are ultimately influenced by which and how species interact (Cardinale et al., 2002; Goudard & Loreau, 2008). Moreover, the responses of species associations to environmental changes are not necessarily proportional to the responses of individual species (Valiente-Banuet et al., 2015). Therefore, measuring community changes through the change in species diversity within local communities or, at a larger scale, between communities (for instance using β -diversity) may mask important modifications of the structure and properties of those communities (Poisot et al., 2017). For instance, the replacement of a set of diverse and mainly specialist species by a few generalists (McKinney & Lockwood, 1999; Olden et al., 2004) is a well-documented form of biotic homogenisation (Clavel et al., 2011). In those communities, the composition tends to be closer to random expectations (Barnagaud et al., 2017), i.e. with less and less visible niches processes. Yet, anthropogenic perturbations can also act as a strong filter selecting for

more specialist species (Gaüzère et al., 2020), in which case the Grinellian filter outweighs the Eltonian one. While many studies have evidenced the impact of global change on biotic homogenisation (Newbold et al., 2018), whether homogenisation in species composition is related to a directional change in species associations remains to be explored (Li et al., 2018).

In this study, we conducted a large-scale spatio-temporal analysis of bird species association networks. Birds form a relevant group to estimate ecologically meaningful species associations. Indeed, the Eltonian filter is likely to impact bird co-occurrences, as among other interacting processes, competitive exclusion as well as social information exchanges have been frequently shown to occur between birds (Thomson et al., 2003; Forsman & Thomson, 2008; Magrath et al., 2015). Furthermore, the fact that bird species have been widely monitored for decades allows to track changes in species association patterns in space and time; an opportunity that is not possible for other groups of species. Using data from the French Breeding Bird Survey, we addressed the following two objectives :

1. reconstruct species association networks in communities from co-abundance data. To do so, we first inferred species associations from co-abundance (co-occurrence with abundance) data (Fig. S2a) corrected for non-Eltonian co-occurrence processes. We then quantified different aspects of the species association networks using three complementary network indices : intensity, attractiveness and clique structure of the network. Intensity corresponds to the mean association strength. Attractiveness is the ratio of positive/negative associations, and clique structure describes the structural complexity of the association network (Fig. S2b).

2. test whether biotic homogenisation was linked to directional changes in association networks. We analysed the relationships between the spatio-temporal dynamics in bird network indices and the spatio-temporal dynamics in β -diversity, at a large scale and separately in three main types of habitats, woodland,

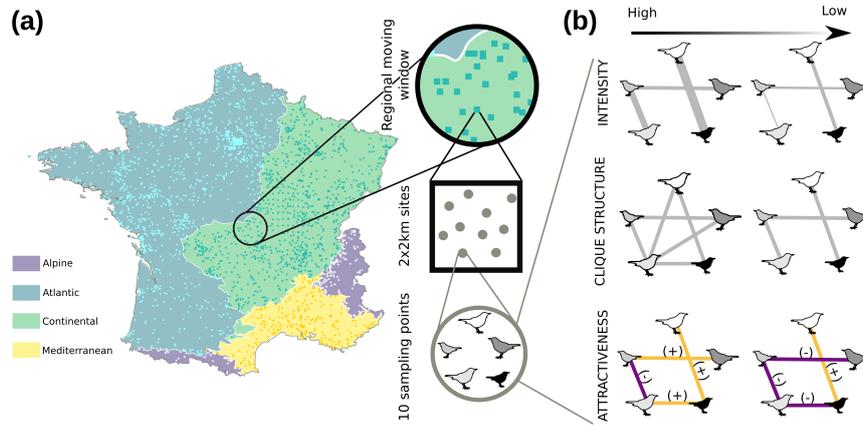


FIGURE S2 – From bird monitoring to association network indices. (a) Spatial distribution of the 1,969 selected (out of 2,514) sites from the 2001 to 2017 FBBS (STOC-EPS). On each site (2x2 km square), bird observations were recorded on 10 sampling points. Geographically Weighted Regression using data from moving windows were used to assess metric values. Mainland France was split into 4 biogeographic regions (Alpine, Atlantic, Continental and Mediterranean). (b) Association network indices : intensity (i.e. mean strength of species associations), attractiveness (predominance of positive (light orange) or negative (dark purple) species associations) and clique structure (level of structuration of the species association network). Lines represent species associations. For each index, examples corresponding to high and low values are displayed from left to right, respectively. For intensity, the thicker the line, the higher the absolute value of the association. For attractiveness, the high value example is 0.5 (three positive associations and one negative association out of 4 existing associations) and the low value is -0.5. For clique structure, the high value is 0.125 (two realised cliques out of 16 possible cliques) and the low value is 0.

grassland and human settlements. We also tested whether habitat generalist and specialist species were responsible for the observed changes in species associations over time and space.

Materials and methods

Bird data

Bird data were extracted from the French Breeding Bird Survey (FBBS) (Jiguet et al., 2012). In this scheme, volunteer ornithologists monitored common bird species on 2,514 sites (Fig. S2a) from 2001 to 2017, following a standardised protocol. Sites are 2x2 km squares in which abundances of breeding bird species were monitored on 10 homogeneously distributed sampling points across habitats in the landscape. In order to avoid habitat classes with too few observations, we grouped the 37 main types of habitat described in the field in 19 classes for the estimation of species associations, and in three groups, corresponding to the three main types of habitats of our dataset (woodland, grassland and human settlements), for network analyses. Among the 242 species recorded in the dataset, we selected the 109 most abundant species (representing 99% of the total abundance) to avoid any over-representation of rare species (that are therefore more difficult to monitor). After removing rare species and the sites only monitored once, our dataset comprised 19,580 sampling points in 1,969 sites and 109 species (for habitat and species details, see Appendix 1 in Supporting Information).

Species associations

We estimated associations between pairs of species from bird co-abundance data (Morueta-Holme et al., 2016) for each year (2001 to 2017), for each of the four biogeographic regions and for each of the 19 habitats using the five following steps (Fig. S3).

Step 1. In order to limit the influence of phylogeography and habitat features on species associations, we first grouped the data by biogeographic region (Continental, Atlantic, Mediterranean, Alpine), by habitat and by year to estimate an association for each pair of bird species, for each year, for each of the four biogeographic regions (EEA, 2016) and for each of the 19 habitat classes. Note that we used the most detailed habitat information available but, as finer habitat grain is out of reach, we admit that not all the influence of the Grinnellian filter has been removed by this first grouping.

Step 2. In each biogeographic region and habitat, we used the log-transformed co-abundance data (to obtain normally distributed data) to calculate observed associations as partial correlations between each pair of species (Schäfer & Strimmer, 2005) as follows (Eq. 1) :

$$Pc(O)_{i,j} = \frac{\Sigma_{i,j}^{-1}(O)}{\sqrt{\Sigma_{i,i}^{-1}(O) \cdot \Sigma_{j,j}^{-1}(O)}} \quad (1)$$

with O the matrix of observed abundance (species x sites), $Pc(O)_{i,j}$ the partial correlation between species i and j , and $\Sigma_{i,j}^{-1}$ the value for species i and j of the inverse of the covariance matrix. Given that the association between two species can be influenced by the presence of another co-occurring species, this approach partially removes the indirect effects of the other co-occurring species on the estimated association between the two considered species by focusing on the conditional association (Harris, 2016).

Step 3. Partial correlations can be affected by species commonness, since common species have higher probabilities to co-occur than less abundant species because of a higher representativeness in the data (Blüthgen et al., 2008). To correct this bias, we

computed partial correlations on 1000 random co-abundance datasets obtained by keeping constant the total number of individuals in a given sampling point, and assuming that the probability for a species to occur in a given sampling point was proportional to its frequency in the dataset. We then calculated partial correlation standardised effect size of species i and j ($SESi,j$) as follows (Eq. 2) :

$$SESi,j = \frac{Pc(O)_{i,j} - \mu(Pc(N)_{i,j})}{\sigma(Pc(N)_{i,j})} \quad (2)$$

where $Pc(O)_{i,j}$ is the observed partial correlation between species i and species j , $\mu(Pc(N)_{i,j})$ and $\sigma(Pc(N)_{i,j})$ the mean and standard deviation of partial correlations from the 1000 randomly sampled datasets.

Step 4. In order to identify significant associations, we calculated a two tail p-value for each pairwise association using the rank of the observed association in the Gaussian distribution of null associations obtained from step 3. That is, we determined the number of replicates for which the absolute value of the observed partial correlation is greater than the absolute null partial correlation (p-values were corrected for multiple comparisons following Benjamini & Hochberg (1995)). Significant associations therefore corresponded to $SESi,j$ for which adjusted p-values were below 0.05.

Step 5. For each species pair, for each biogeographic region and for each habitat, we averaged the significant associations over the 17 annual associations (one for each year). In the absence of any significant association across the 17 years, the association was considered null (i.e. equal to zero). This results in a total set of 260,191 association estimates, spread over 5,886 pairs of species, four biogeographic regions and 19 habitats.

Association network indices

We considered three mathematically independent indices that describe different aspects of the network built upon pairwise association estimates (Fig. S2b and see examples in Appendix 2). The three indices were calculated for 121,172 networks corresponding to the communities monitored in the 19,580 sampling points between 2001 and 2017.

Intensity I quantifies the strength of associations in the species association network of a community. It reflects the average intensity of the associations in the network. It is weighted to account for the differences between species' abundances (Eq. 3).

$$I = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n n'_{ij} \cdot |\alpha_{ij}|}{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n n'_{ij}} \quad (3)$$

with n the number of species, n'_{ij} the number of pairs of species i and j in the community pool, and α_{ij} the association (as defined in step 5) between species i and j (with $i \neq j$; when $i = j$, $\alpha_{ij} = 0$). I varies between 0 and $|\alpha|_{max}$. High values of I are reached in communities including mainly strong associations.

Attractiveness A quantifies the prevalent sign of the associations as the number of positive associations minus the number of negative associations standardised by the total number of associations (Eq. 4). Attractiveness is analogous to the association ratio in plant networks (Saiz et al., 2014). However we choose to label this metric attractiveness rather than association ratio because it also stands for methods estimating associations (Chiyo et al., 2011).

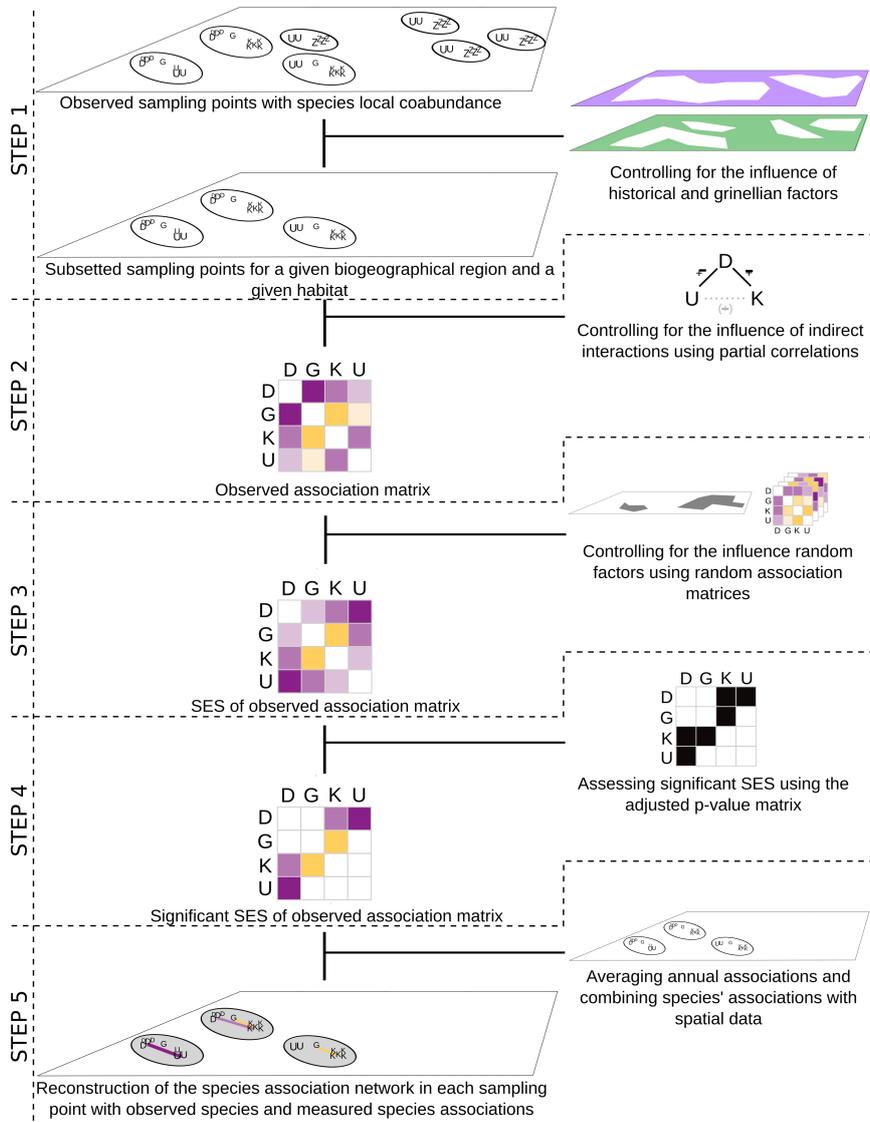


FIGURE S3 – Workflow for estimating species association networks. For each biogeographical region and each habitat (Step 1), an observed association matrix was obtained by partial correlations (Step 2) (positive correlations in orange, negative correlations in purple, colour intensity proportional to correlation strength) from co-abundance data (species D, K, G, U as an example). Random association matrices were calculated using partial correlations on permuted datasets (1000 times) and were used to calculate standard effect sizes (Step 3) of observed associations as well as their adjusted p-values to obtain significant SES of the observed association matrix (Step 4). Steps 1 to 4 were repeated for each year providing annual associations, which were then averaged over years for each species pair. species associations were finally added to the spatial co-abundance data to obtain a species association network for each of the sampling points (Step 5).

$$A = \frac{\pi^+ - \pi^-}{\pi^+ + \pi^-} \quad (4)$$

with π^+ the number of positive associations and π^- the number of negative associations. It varies between -1 (if all the associations are negative) and 1 (if all the associations are positive).

Clique structure C quantifies the level of structuring of the species association network. It is calculated using the number of existing cliques (i.e. fully connected groups of species, (Luce & Perry, 1949)) with three or more nodes, standardised by the number of potential cliques in a given network (Eq. 5).

$$\begin{aligned} C &= \frac{c_{Obs}}{c_{max}} \\ &= \frac{c_{Obs}}{\sum_{i=3}^n \binom{n}{i}} \\ &= \frac{c_{Obs}}{\sum_{i=0}^n \binom{n}{i} - \sum_{i=0}^2 \binom{n}{i}} \\ &= \frac{c_{Obs}}{2^n - \frac{n(n+1)}{2} - 1} \end{aligned} \quad (5)$$

with c_{max} the maximum possible number of 3- to n -cliques, c_{Obs} the observed number of 3- to n -cliques, n the number of species in the network.

C quantifies the complexity of the network architecture resulting from the interweaving of associated species (see Appen-

dix 2). Networks with high C values have a complex structure, with multiple imbricated groups of interconnected species. Networks with low C only have a few small sized interconnected groups of species.

Spatial averages and temporal trends in association network indices

Spatial averages of association network indices

For spatial analyses, we averaged the annual values of each index (I, A and C) for each sampling point, resulting in one value for each index for each sampling point. We then computed the spatial window values of each association network index, for each site and for each year, using an 80-km radius window. We determined the window size as a compromise between a large spatial coverage and a fine spatial resolution and we conducted all subsequent analyses for various radii to assess the robustness of our results to changes in the window size (see Appendix 3). Spatial window values were computed to analyse, on a similar spatial scale, the relationships between community indices and β -diversity which is an inter-site measure based on species data from multiple sites (see below part 2.5). It also provided more complete data when sampling points or sites were not monitored every year, in particular for calculating temporal trends (see below part 2.4.2). We estimated spatial window values using Geographically Weighted Regression (GWR) (Brunsdon et al., 1996; Gollini et al., 2015). In this approach, the centre of each site was consecutively considered as the centre of a fixed radius window. Each index was calculated using data from all sampling points encapsulated within the spatial window. A weight was attributed to each sampling point, which decreased with the distance to the central selected site following a bisquare kernel function.

Temporal trends of association network indices

We estimated the spatial window trends as the temporal trend of each association network index (I, A and C) following the same framework as for spatial window values (see above 2.4.1). The trend of each index corresponds to the coefficient of a linear regression calculated using annual index values in the selected sampling points, weighted according to their proximity to the central site. Only significant trends were used for subsequent analyses.

In addition to being calculated on the whole dataset, spatial and temporal window values were also computed for each of the three main groups of habitat (woodland, grassland and human settlements). In this case, we selected sampling points that 1) belonged to the type of habitat considered, and 2) were located within sites dominated by this type of habitat. We recalculated spatial averages of network indices (too few trends were significant to conduct temporal analyses) using the subset of sampling points for each of the three main groups of habitat.

β -diversity and Community Generalisation Index

Spatial and temporal variation

We assessed the spatial and temporal variations of β -diversity and proportion of habitat generalists following the same framework as for spatial window values (see paragraph 2.4.1). β -diversity corresponds to species diversity between a set

of sites and is the result of two components, species turnover *sensu stricto* and nestedness (Baselga, 2010). A raw observed species turnover between two communities, A and B, can result from a simple difference in community size if B includes fewer species. In this case, part of the observed turnover is due to the nested composition of B in the composition of A. That is, a simple species loss from A to B generates a turnover due to a variation in community size. In contrast, the species turnover *s.s.* corresponds to the species not shared by the two communities, i.e. resulting from the replacement of one species by another. We first aggregated species data from sampling point level to site level to obtain species data for each site. We then randomly selected 10 sites in each spatial window (see 2.4.1) (Devictor et al., 2010b) and computed the species turnover *s.s.* (hereafter referred to as β -diversity) of the set of sites in that window using the betapart R package (Baselga & Orme, 2012). We repeated this selection step 10 times, and we took the mean of β -diversity.

We used the Species Generalisation Index (SGI) from Godet et al. (2015) to calculate for each community the Community Generalisation Index (CGI). SGI corresponds to the habitat specialisation value of a species independently from its abundance and range, and CGI to the average habitat specialisation of species in a given assemblage, weighted by their local abundances.

Association network indices vs. β -diversity and CGI

We analysed the spatial relationships between β -diversity and the three association network indices as well as the spatial relationships between the CGI and network indices by performing general additive models (GAM) to assess the linear relationship between each of the three network indices and β -diversity or CGI, while explicitly modelling the spatial autocorrelation. That is, to test the link between spatial values of community indices and β -diversity, each association network index (I, A and C) was successively considered as the response variable regressed over β -diversity or CGI. We explicitly modelled the spatial autocorrelation using a two dimension isometric thin plate regression spline based on geographic coordinates of sites following Wood (2003, 2017). As species richness may influence network indices, we added species richness as an explanatory variable to disentangle the effect of β -diversity or CGI from the effect of species richness on network indices. In addition, as part of the results could be driven, at least to some extent, by unchecked structural relationships between association indices and beta diversity, we therefore tested whether the relationships obtained could be due to the intrinsic redundancy between network indices and β -diversity using simulated and permuted data (see Appendix 4).

Using a similar model, we also tested the temporal relationship between the trends in the three association network indices and the trend in β -diversity or CGI (accounting for the trend in species richness) using their spatial window trends. Limits of relying on space-for-time substitution (i.e. relying only on spatial gradient to infer temporal relationships) are well documented (Damgaard, 2019), this final step was therefore essential to support results from the spatial analysis. Due to data limitation, this temporal analysis was only possible at the national scale and not in each of main type of habitat.

Results

Species associations from co-abundance

We found 8.1% of positive associations, 38.3% of negative associations, whereas 53.6% of associations were non-significant. 40% of the species pairs showed qualitatively constant associations (i.e. significant associations that were positive or negative in more than 90% of cases) across habitat/biogeographic region combinations. On average, each species was associated with 1 to 93 other species (mean=41, sd=26) with variations between habitats and biogeographic regions (associations available in Appendix 5). In particular, in woodland, we found 4.3% of positive associations (e.g. between the Eurasian wryneck (*Jynx torquilla*) and the lesser spotted woodpecker (*Dryobates minor*)), 28.7% of negative associations (e.g. between the common chaffinch (*Fringilla coelebs*) and the common cuckoo (*Cuculus canorus*)) and 67.0% of non-significant associations. In grassland, we found 7.8% of positive associations (e.g. between the calandra lark (*Melanocorypha calandra*) and the Eurasian skylark (*Alauda arvensis*)), 29.1% of negative associations (e.g. between the red-legged partridge (*Alectoris rufa*) and the grey partridge (*Perdix perdix*)) and 63.1% of non-significant associations. In human settlements, we found 4.6% of positive associations (e.g. between the house sparrow (*Passer domesticus*) and the Eurasian collared dove (*Streptopelia decaocto*)), 30.1% of negative associations (e.g. between the house sparrow (*Passer domesticus*) and the carrion crow (*Corvus corone*)) and 64.7% of non-significant associations.

Overall relationship between association network indices, β -diversity and CGI in space and time

In space, intensity was positively related to β -diversity (Fig. S4a) and negatively to CGI (Fig. S4d). Attractiveness was negatively related to β -diversity (Fig. S4b) and not significantly related to CGI (Fig. S4e). Clique structure was positively related to β -diversity (Fig. S4c) and negatively to CGI (Fig. S4f). Model outcomes are reported in Table S1.

In time, the temporal trend in intensity was not significantly related to the temporal trend in β -diversity but negatively related to the trend in CGI. The temporal trend in attractiveness was negatively related to the trend in β -diversity and to the temporal trend in CGI. The trend in clique structure was not significantly related to the trend in β -diversity nor to the trend in CGI. These temporal results corroborated the relationships found above with spatial values for attractiveness but not for intensity or clique structure.

Relationship between association network indices, β -diversity and CGI by habitat

In woodland, intensity was positively related to β -diversity but not to CGI (Tab. S1, Fig. S4). Attractiveness was not significantly related to β -diversity and negatively related to CGI. Clique structure was positively related to β -diversity but not related to CGI.

In grassland, intensity was not significantly related to β -diversity and negatively related to CGI. Attractiveness was negatively related to β -diversity and positively related to CGI. Clique structure was positively related to β -diversity and negatively related to CGI.

In human settlements, intensity was not significantly related to β -diversity and positively related to CGI. Attractiveness was not significantly related to β -diversity but positively related to CGI. Clique structure was not significantly related to β -diversity but negatively related to CGI.

All habitats	β -diversity	Std. error	t value	p-value	r^2	df
Intensity	2.06	0.60	3	< 0.05	0.72	1943
Attractiveness	-1.06	0.08	-14	< 0.05	0.77	1943
Clique structure	0.60	0.07	8	< 0.05	0.78	1943
	β -diversity trend	Std. error	t value	p-value	r^2	df
Intensity trend	0.13	0.20	1	0.5	0.38	530
Attractiveness trend	-0.10	0.03	-3	< 0.05	0.18	484
Clique structure trend	0.01	0.01	1	0.43	0.73	612
	CGI	Std. error	t value	p-value	r^2	df
Intensity	-0.05	0.02	-3	< 0.05	0.72	1945
Attractiveness	-2.10^{-3}	2.10^{-3}	-1	0.36	0.75	1945
Clique structure	-0.02	2.10^{-3}	-10	< 0.05	0.78	1945
	CGI trend	Std. error	t value	p-value	r^2	df
Intensity trend	-0.38	0.03	-11	< 0.05	0.46	813
Attractiveness trend	-0.05	0.01	-9	< 0.05	0.35	722
Clique structure trend	-2.10^{-3}	2.10^{-3}	-1	0.29	0.68	896
Woodland	β -diversity	Std. error	t value	p-value	r^2	df
Intensity	3.74	1.53	2	< 0.05	0.57	548
Attractiveness	0.02	0.07	0	0.74	0.71	548
Clique structure	0.72	0.20	4	< 0.05	0.76	548
	CGI	Std. error	t value	p-value	r^2	df
Intensity	0.06	0.05	1	0.18	0.57	548
Attractiveness	-0.01	2.10^{-3}	-6	< 0.05	0.73	548
Clique structure	-2.10^{-3}	6.10^{-3}	0	0.80	0.76	548
Grassland	β -diversity	Std. error	t value	p-value	r^2	df
Intensity	0.60	0.70	1	0.39	0.49	987
Attractiveness	-0.57	0.10	-5	< 0.05	0.84	987
Clique structure	0.52	0.12	4	< 0.05	0.70	987
	CGI	Std. error	t value	p-value	r^2	df
Intensity	-0.17	0.02	-9	< 0.05	0.52	988
Attractiveness	7.10^{-3}	3.10^{-3}	2	< 0.05	0.84	988
Clique structure	-0.03	3.10^{-3}	-8	< 0.05	0.71	988
Human settlements	β -diversity	Std. error	t value	p-value	r^2	df
Intensity	-2.53	2.70	-1	0.35	0.58	221
Attractiveness	0.01	0.13	0	0.96	0.80	221
Clique structure	0.45	0.31	1	0.14	0.55	2221
	CGI	Std. error	t value	p-value	r^2	df
Intensity	0.23	0.08	3	< 0.05	0.59	221
Attractiveness	0.01	3.10^{-3}	3	< 0.05	0.81	221
Clique structure	-0.02	0.01	-3	< 0.05	0.56	221

TABLEAU S1 – Result summary of the GAM models, coefficient estimates (β – *diversity* or CGI), standard errors (*Std.error*), associated *tvalue*, significance level (*p – value*), goodness of fit (r^2) and degree of freedom (*df*).

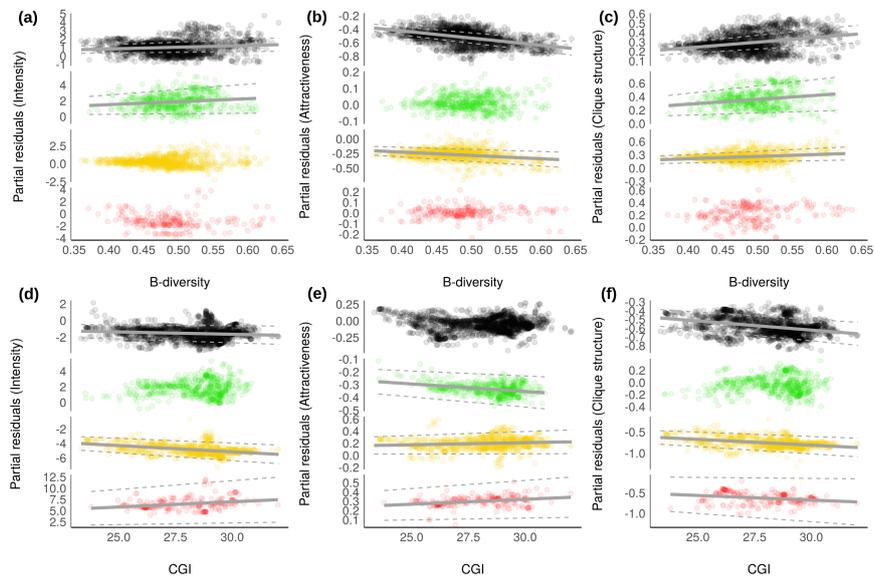


FIGURE S4 – Relationships between network indices versus β -diversity and CGI for all habitats (black dots), woodland (green dots), grassland (yellow dots) and human settlements (red dots). First row : relationships between (a) intensity and β -diversity, (b) attractiveness and β -diversity, (c) clique structure and β -diversity. Second row : relationship between (d) intensity and CGI, (e) attractiveness and CGI, (f) clique structure and CGI. Dots correspond to partial residuals of the regression models regressed over predictors and regression lines (solid lines) with confidence intervals (dashed lines) are shown when significant.

Discussion

Biotic homogenisation (i.e. the replacement of a diversity of mainly specialist species by a few generalists (McKinney & Lockwood, 1999)) triggered by ongoing global change (Lockwood et al., 2000; Devictor et al., 2008; Godet et al., 2015) is considered as one of the most pervasive aspects of the biodiversity crisis (Olden et al., 2004). At the local scale, we measured the homogenisation of bird communities as a decrease of β -diversity (McGill et al., 2015) in space and time while considering changes in the proportion of habitat generalists. Our study unravelled clear relationships between species homogenisation and changes affecting species associations. These relationships could be revealed thanks to the reconstruction of association networks from co-abundance data and to the ability of tracking modifications in the structure of those association networks. We showed that biotic homogenisation was linked to weaker intensity and clique structure, and with more positive attractiveness. In other words, more similar areas in terms of species composition sheltered weaker and relatively more positive associations but less structured association networks.

Several studies have recurrently shown the difficulties to use species associations as reliable proxies for species interactions (Sander et al., 2017; Freilich et al., 2018; Blanchet et al., 2020). Species associations are indeed potentially affected by non-biotic filters and some types of species interactions remain inaccessible from co-occurrence, e.g. amensalism (Morales-Castilla et al., 2015). While our methodology takes into account non-biotic filters, it is still subject to remnant effects of those filters and additional processes linked to life-history traits (e.g. dispersal abilities). That means that some of the species associations we found are still likely to result from, for instance, fine grain habitat filtering, e.g. the negative association between the short-toed treecreeper and the Eurasian robin is probably due to the preference of the latter for young forest whereas the former is rather found in old stands (Laiolo et al., 2004). Another pitfall is the difficulty to estimate temporal variation in species associations

from co-occurrence data as, currently, only state-space models may allow to quantify species interrelations in varying environments (Deyle et al., 2016) and this approach requires long time-series generally not available across multiple sites and at large scales. This prevented us from estimating temporal variations in associations, although species interactions are known to vary in the short (Price et al., 2005; Olesen et al., 2008) and long term (Li & Waller, 2016; Lyons et al., 2016) particularly in response to environmental changes (Rico-Gray et al., 2012; Bimler et al., 2018; Clark et al., 2018).

In spite of these limitations, our approach was able to capture pairwise associations that could be related to existing knowledge on bird behaviour and interactions. For instance, the negative associations inside the Parus guild, in particular between the goldcrest (*Regulus regulus*) and titmice (*Poecile montanus*, *Lophophanes cristatus*) may be related to dominance behaviour of the last two species leading to the spatial exclusion of the goldcrest (Alatalo et al., 1985). The negative association between the common chaffinch and the common cuckoo can be linked to the chaffinch's choice for breeding-site location that reduces parasitism from the cuckoo (Tolvanen et al., 2017). Negative associations between the mistle thrush (*Turdus viscivorus*) and the common blackbird or the great spotted woodpecker (*Dendrocopos major*) can be the result of territoriality as reported by Skórka & Wójcik (2005), whereas the negative association between the red-legged and the grey partridge are in line with the interspecific competition reported by (Rinaud et al., 2020). The positive association between the Eurasian treecreeper (*Certhia familiaris*) and the goldcrest may result from exploitation of the treecreeper using high vigilance information from Parus guild species (Henderson, 1989). The positive association between the Eurasian wryneck and the lesser spotted woodpecker can be related to the reuse of lesser spotted woodpecker's cavities by the wryneck (Pakkala et al., 2019). The calandra lark and the Eurasian skylark, positively associated, are known to reciprocally attract each other (Delgado et al., 2013), as well as the house sparrow and the Eurasian collared dove (Skórka et al., 2016). In addition to these

examples, association network indices that we used correspond to aggregated indices that are likely to provide a useful proxy to explore the drivers of changes in ecological communities, even considering the gap between species associations and species interactions (Barner et al., 2018). We are therefore convinced that species associations encapsulate relevant information about the structure of these communities and its changes in space and time.

Networks of detailed interactions between birds remained limited to local communities (Orchan et al., 2013) and association networks to woodland assemblages (Lane et al., 2014; Morkross et al., 2014). Our results including communities from different habitats at large scale emphasize that biotic homogenisation and modifications in association networks are not independent processes, which bring about a new repercussion of environmental change and species community homogenisation (see also Li et al. (2018)). Overall, intensity decreases with biotic homogenisation (intensity increases with β -diversity and declines with CGI) implying that homogenised communities are mainly composed of habitat generalist species weakly associated with each other. The link between β -diversity and CGI (see Appendix 6) corresponds to an overall pattern visible at the European level (Le Viol et al., 2012) in which species contributing to increase the community similarity are more likely to be habitat generalists. Moreover, as the attractiveness decreases with β -diversity, it implies that in the differentiated communities (as opposed to homogenised communities), negative associations are predominant. This could result, in particular, from competitive behaviour for instance for nest location or food as previously found in bird communities (Orchan et al., 2013; Lane et al., 2014). Finally, clique structure decreases with biotic homogenisation (clique structure increases with β -diversity and declines with CGI), suggesting that differentiated communities tend to have more complex network structures than homogenised communities. In other words, as the Eltonian filter is less and less visible, biotic homogenisation shapes sparse association networks in communities with weakly associated generalists.

However, patterns found between network indices and β -diversity were not similar among all habitats. In forest areas, β -diversity was higher than in other habitats and not related to the relative abundance of generalists versus specialists (Appendix 6). This indicates that forest communities were mostly composed of species with the same level of specialisation, as previously found in the French avifauna (Julliard et al., 2006). More particularly, specialists were together with other functionally close specialists and generalists with other functionally close generalists (see details in Appendix 7). In those differentiated (either specialised or generalised) forest communities, associations were stronger and formed more complex networks. However, associations were more negative in communities with habitat genera-

lists than in communities with specialists implying that social information should be more important among habitat specialists and competition among habitat generalists.

Conversely, in more perturbed areas, such as human settlements, association intensity and β -diversity were not related. Instead, intensity was negatively related to the amount of habitat specialists. The most differentiated communities were shaped by the strong environmental filter formed by the urban environment. This selected mostly specialist species, considered as urban winners (Guetté et al., 2017), forming differentiated communities of species able to deal with this environment. Such a filter selecting for specialists in perturbed areas was previously shown on bird species (Gaiüzère et al., 2020). But these specialists were functionally far from each other and, consequently, they did not strongly interact as they did not “know” the other species (Mönkkönen et al., 2017). Social information that can be shared by those species is therefore limited, explaining the low attractiveness observed. This leads to a scenario in which differentiated communities with specialists are composed of weakly and negatively associated species, selected for their ability to subsist in an environment strongly modified by humans, forming sparse association networks. In other words, the Grinnellian filter appears to strongly outweigh the Eltonian filter in those communities. Grassland communities had intermediate levels of diversity and specialisation compared to the two other types of habitats. Intensity of associations was not linked to species diversity but to the amount of habitat specialists. Specialists, in differentiated communities, were also more negatively associated and formed more complex association networks. Biotic homogenisation in grassland seems therefore to be at the expense of the competing habitat specialists while reshaping association networks toward weakly and less negatively associated generalist species forming sparse association networks.

In short, exploring the fate of species associations provides a new dimension to the biotic homogenisation process, in addition to the homogenisation of species composition as homogenised communities have, in general, weaker, less negative and more simple association networks. Using species associations could also help to discriminate between several forms of biotic homogenisation that took place in different habitats in which the role of Grinnellian and Eltonian filters varies. Accounting for species association has highlighted that differentiated communities, even when composed by habitat specialists, can hide very different processes resulting either in complex and strongly associated networks or very sparse association networks.

References

See chapter 3.

Appendix

Supplementary material 1

Poll of 109 species representing 99 % of the total abundance

Acrocephalus palustris, *Acrocephalus schoenobaenus*, *Acrocephalus scirpaceus*, *Aegithalos caudatus*, *Alauda arvensis*, *Alectoris rufa*, *Anas platyrhynchos*, *Anthus pratensis*, *Anthus trivialis*, *Apus apus*, *Ardea cinerea*, *Buteo buteo*, *Carduelis carduelis*, *Chloris chloris*, *Certhia brachydactyla*, *Certhia familiaris*, *Cettia cetti*, *Cisticola juncidis*, *Coccothraustes coccothraustes*, *Coloeus monedula*, *Columba livia*, *Columba oenas*, *Columba palumbus*, *Corvus corone*, *Corvus frugilegus*, *Coturnix coturnix*, *Cuculus canorus*, *Cyanistes caeruleus*, *Cygnus olor*, *Delichon urbicum*, *Dendrocopos major*, *Dendrocoptes medius*, *Dryobates minor*, *Dryocopus martius*, *Emberiza calandra*, *Emberiza cia*, *Emberiza cirrus*, *Emberiza citrinella*, *Emberiza schoeniclus*, *Erithacus rubecula*, *Falco tinnunculus*, *Fringilla coelebs*, *Fulica atra*, *Galerida cristata*, *Gallinula chloropus*, *Garrulus glandarius*, *Hippolais polyglotta*, *Hirundo rustica*, *Jynx torquilla*, *Lanius collurio*, *Larus argentatus*, *Larus ridibundus*, *Linaria cannabina*, *Locustella naevia*, *Lophophanes cristatus*, *Loxia curvirostra*, *Lullula arborea*, *Luscinia megarhynchos*, *Merops apiaster*, *Milvus migrans*, *Motacilla alba*, *Motacilla cinerea*, *Motacilla flava*, *Muscicapa striata*, *Oenanthe oenanthe*, *Oriolus oriolus*, *Perdix perdix*, *Periparus ater*, *Parus major*, *Passer domesticus*, *Passer montanus*, *Phasianus colchicus*, *Phoenicurus ochruros*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Phylloscopus bonelli*, *Phylloscopus collybita*, *Phylloscopus sibilatrix*, *Phylloscopus trochilus*, *Pica pica*, *Picus viridis*, *Podiceps cristatus*, *Poecile montanus*, *Poecile palustris*, *Prunella modularis*, *Pyrrhula pyrrhula*, *Regulus ignicapilla*, *Regulus regulus*, *Saxicola rubetra*, *Saxicola torquatus*, *Serinus serinus*, *Sitta europaea*, *Streptopelia decaocto*, *Streptopelia turtur*, *Sturnus vulgaris*, *Sylvia atricapilla*, *Sylvia borin*, *Sylvia cantillans*, *Sylvia communis*, *Sylvia curruca*, *Sylvia melanocephala*, *Sylvia undata*, *Tadorna tadorna*, *Turdus pilaris*, *Troglodytes troglodytes*, *Turdus merula*, *Turdus philomelos*, *Turdus viscivorus*, *Upupa epops*, *Vanellus vanellus*

Initial classes	Merged classes	Main groups
Deciduous woodland	Deciduous woodland	
Coniferous woodland	Coniferous woodland	Woodland
Mixed woodland	Mixed woodland	
Young forest	Young forest	
Heath		
Scrub	Heath	
Others		
Coppice		
New plantation	Coppice	
Clear-cut		
Dry limestone meadow	Dry natural meadow	
Other dry meadows		
Herbaceous moorland	Moorland	
Heather moorland		
Moist natural meadow		
Flooded meadow		
Reeds	Marshland	
Salt marsh		
Other open marshland		
Ploughed meadow	Ploughed meadow	
Unploughed meadow	Unploughed meadow	
Mixed farmland	Mixed farmland	Grassland
Open-field	Open-field	
Permanent crop	Permanent crop	
Other crop		
Urban settlement	Urban settlement	
Suburban settlement	Suburban settlement	Human settlements
Rural settlement	Rural settlement	
Mare		
Small pond		
Lake		
Reservoir lake		
Waste water	Near open water	
Stream		
River		
Flooded ditch		
Small canal		
Cliff		
Rocky slope		
Limestone pavement		
Other rocky soil	Bare rocks	
Quarry		
Mine		
Dune		

TABLEAU S1 – Habitat classes summarized from FBBS habitat types.

Supplementary material 2

Clique structure

Many alternative network indices are available to study the complexity or structure of a network (May 1974, Landi et al. 2018, Mariani et al. 2019). For instance, the degree distribution or the connectance respectively reveal densely associated species or networks with a high density of associations. Moreover, motifs defined as recurring and significant patterns of interconnections (Milo et al. 2002, Shen-Orr et al. 2002) can reveal different network classes. Here, we chose to focus on cliques to assess whether networks were structured as tightly knit sets of species (Pattillo et al. 2013). We thus extended the concept of transitivity (or global clustering coefficient), corresponding to the ratio between the number of observed 3-cliques and the maximum possible number of 3-cliques (Watts & Strogatz 1998, Barrat & Weigt 2000), by using cliques with three and more species.

Network examples

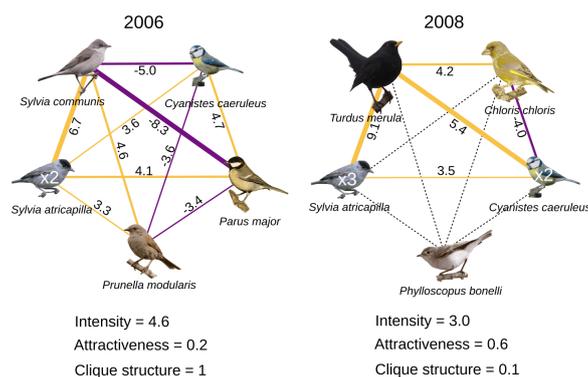


FIGURE S1 – Species association networks in 2006 and in 2008 from a sampling point located in an open-field area in the Atlantic region. Three species (*Sylvia communis*, *Prunella modularis* and *Parus major*) initially observed in 2006 were not seen in 2008. Three new species were observed in 2008 : *Turdus merula*, *Chloris chloris* and *Phylloscopus bonelli*. Positive associations are in light orange and negative associations in dark purple. Non-significant associations are represented by dotted lines. Pairwise association values are given, and for each species, the number of individuals is specified when above 1. Between 2006 and 2008, the average association strength and the clique structure decreased while the number of positive associations relatively increased.

Supplementary material 3

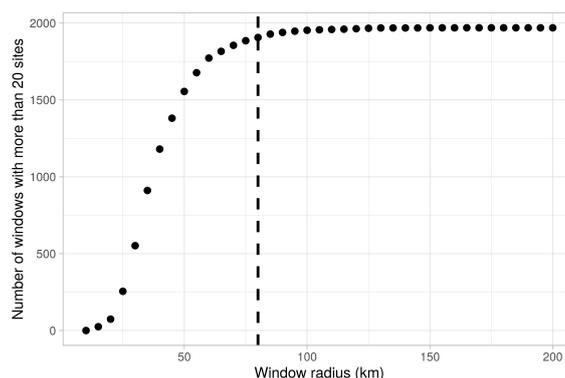


FIGURE S2 – Number of windows with at least 20 sites as a function of the window radius. Dashed line shows the selected radius (80 km).

Spatial and temporal variation in network indices and β -diversity

Intensity (i.e. the mean association strength in the network) was high in Mediterranean (south-eastern) (Fig. S3). Attractiveness (i.e. the ratio of positive versus negative associations) was negative in most eastern France. Clique structure (i.e. the ratio of existing versus possible cliques) was low in most parts of France except for the Mediterranean and Alpine (south-eastern) areas.

The temporal trend in intensity increased in the northern areas and decreased in the southern areas. Temporal changes in attractiveness were more heterogeneously distributed. The clique structure decreased in south-central and south-western France but increased elsewhere.

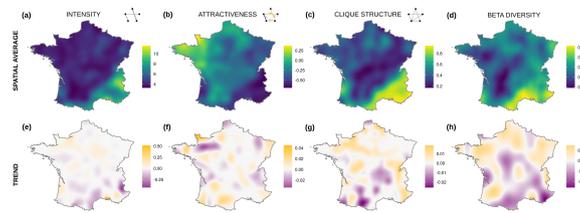


FIGURE S3 – Spatial distribution of three indices of the association networks and β -diversity of bird communities. First row : Average spatial values (2001 to 2017) of (a) intensity, (b) attractiveness, (c) clique structure and (d) β -diversity. Low values are represented in dark blue and high values in light yellow. Second row : spatial distribution of the temporal trends of (e) intensity, (f) attractiveness, (g) clique structure of the association networks between 2001 and 2017 and (h) trend of β -diversity in bird communities between 2001 and 2017. Negative values are represented in dark purple, null in grey and positive in light orange.

β -diversity showed higher values in the Mediterranean region (south-eastern), and more generally in eastern France, than in other regions. Spatial distribution of trends in β -diversity shows an important decrease in southern areas and weak increase in northern and western areas.

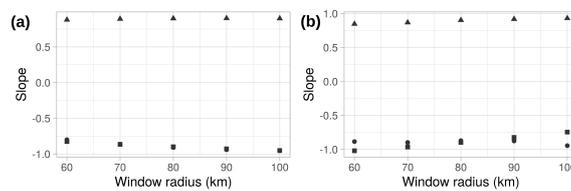


FIGURE S4 – Linear regression coefficient between window indices calculated at the local (i.e. the site) scale (window radius = 0) and for each window size in space (a) and for index trend (b). Linear regression coefficient between intensity and clique structure (▲), intensity and attractiveness (●) and attractiveness and clique structure (■).

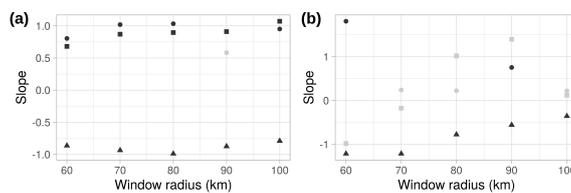


FIGURE S5 – Linear regression coefficients between indices and β -diversity (a) and between their trends (b) calculated for each window size. Linear regression coefficient between β -diversity and attractiveness (▲), intensity (●) and clique structure (■). Non significant values are in grey.

We found similar relationships between network indices for window size ranging from 60 km to 100 km radius (Fig. S4). The positive relationship between intensity and clique structure remained constant. The relationship between intensity and attractiveness stayed negative as well as the relationship between clique structure and attractiveness. Similar relationships were found using temporal trends.

We found similar relationships between network indices and β -diversity for window size ranging from 60 km to 100 km radius (Fig. S5). The positive relationship between intensity and β -diversity remained constant (non significant only for a window size of 90 km). The relationship between attractiveness and β -diversity stayed negative and the relationship between clique structure and β -diversity remains positive. A negative relationship was also found between attractiveness and β -diversity using temporal trends. And to the exception of a window size of 90 km, temporal relationships between intensity and β -diversity or between clique structure and β -diversity stay non significant.

Supplementary material 4

β -diversity, species richness, network indices

To test whether network indices and β -diversity were intrinsically linked, i.e. numerically redundant, we used two approaches to measure their redundancy : a simulation approach and a permutation approach.

Simulation

The simulation approach allows to disentangle the potential redundancy that could have emerged from co-occurrence patterns. If some species co-occur little with others this could be reflected both in the computation of associations (negative associations)

and in the originality of the community to which they belong (leading to high β -diversity). This relationship between β -diversity and associations due to co-occurrence patterns could impact the link between β -diversity and network indices. In such a case, β -diversity and network indices would be redundant. If this is the case, however, the relationship should be also observed in simulated data.

We therefore used simulated data mimicking species co-occurrence patterns and calculated associations, network indices and β -diversity on those simulated data. The simulated dataset was composed of the abundance of 15 species in 400 sites (10 sampling points per site). Each site was monitored for 5 years, randomly drawn between 2001 and 2017. Only one habitat and one biogeographic region were considered. Sites were located on a square grid (285 x 285 km), centred on France, and equally separated by 15 km. Associations between species were set as in Figure S6 to aggregate and segregate species and association values were then obtained through the framework used in the main text. Network indices and β -diversity were then calculated from these simulated data and compared using the same model as described in the main text.

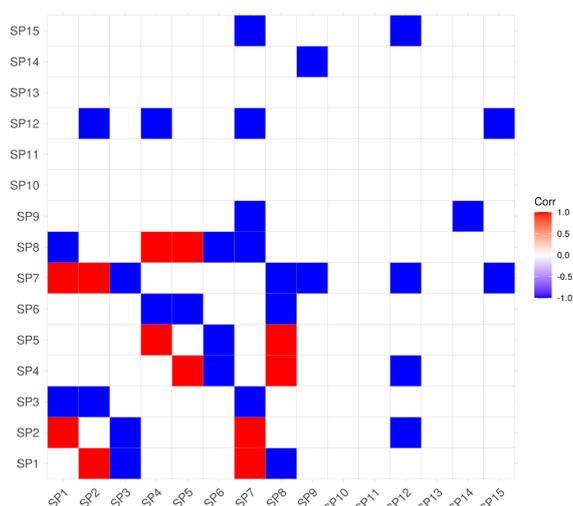


FIGURE S6 – Simulated associations between simulated species. Negative associations are shown in blue and positive associations in red.

Overall, we found that simulated network indices were not related to β -diversity neither in space nor in time (Fig. S6).

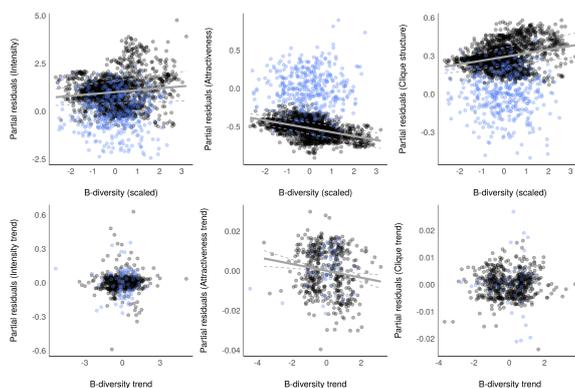


FIGURE S7 – Relationship between network indices computed on simulated (blue dots) versus original data (black dots). Only significant relationships are shown by solid lines with confidence intervals in dashed lines.

Permutation

We used a permutation approach to complete the simulation approach. Simulated data were constructed to mimic the original data but they could still be considered as simplified compared to the original data, whereas permuted data have the same characteristic as the original data. To obtain permuted data, we reshuffled species identity between all sampling points, keeping constant the number of species in each sampling point. We used significant species associations computed on the original data to reconstruct permuted species association networks. We calculated network indices and β -diversity on the permuted communities and we analysed their relationship using the same model as described in the main text.

We found that β -diversity values for permuted data were lower than original data, as expected due to the permutation. Permuted network indices were related to β -diversity in an opposite way compared to the relation obtained with original data (Fig. S8), with the exception of attractiveness in time.

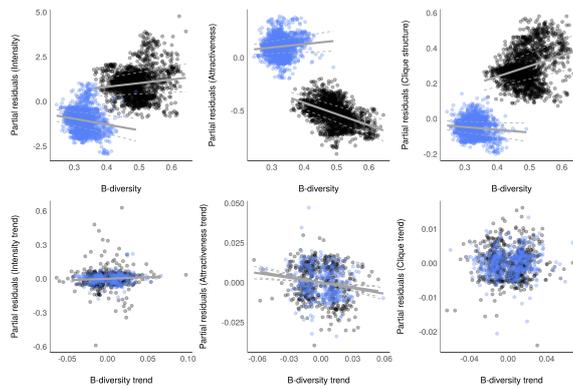


FIGURE S8 – Relationship between network indices computed on permuted (blue dots) versus original data (black dots). Only significant relationships are shown by solid lines with confidence intervals in dashed lines.

Supplementary material 5

R data, available online.

Supplementary material 6

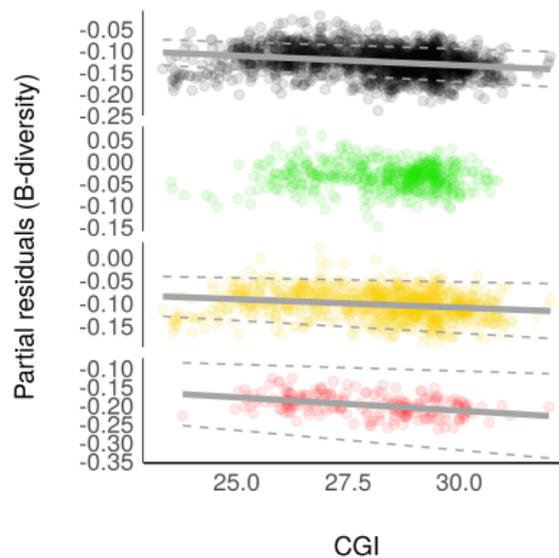


FIGURE S9 – Relationship between β -diversity and CGI in space, for all habitats (black dots), woodland (green dots), grassland (yellow dots) and human settlements (red dots). Dots correspond to partial residuals of the regression models regressed over predictors and regression lines (solid lines) with confidence intervals (dashed lines) are shown when significant.

Overall, controlling for the species richness, we found that β -diversity was negatively related to CGI in space (slope = -4.10^{-3} , $sd = 1.10^{-3}$, t -value = -7, p -value < 0.05, $df = 1943$, adjusted $r^2 = 0.63$) and time (slope = -0.03, $sd = 0.01$, t -value = -5, p -value < 0.05, $df = 1296$, adjusted $r^2 = 0.06$) (Fig. S9), meaning that the more original species turnover is, the more communities are composed of habitat specialists. In other words, the more biotic homogenisation (low β -diversity), the more habitat generalist communities. This, however, was not verified in forest areas where β -diversity was not related to the relative number of generalists in communities (slope = -1.10^{-3} , $sd = 1.10^{-3}$, t -value = -1, p -value = 0.31, $df = 548$, adjusted $r^2 = 0.51$), contrary to grassland (slope = -4.10^{-3} , $sd = 1.10^{-3}$, t -value = -4, p -value < 0.05, $df = 987$, adjusted $r^2 = 0.61$) or human settlements (slope = -7.10^{-3} , $sd = 2.10^{-3}$, t -value = -4, p -value < 0.05, $df = 221$, adjusted $r^2 = 0.72$).

Controlling for the species richness, β -diversity was found higher in woodland (Fig. S10) than in other habitats (reference : Grassland, estimate = $6.9.10^{-3}$, $sd = 1.6.10^{-3}$, $t = 4$, p -value < 0.05). β -diversity in human settlement was intermediate between woodland and grassland (reference : Grassland, estimate = $6.7.10^{-3}$, $sd = 2.2.10^{-3}$, $t = 3$, p -value < 0.05).

Controlling for the species richness, CGI was found higher in woodland (Fig. S11) than in other habitats (reference : Grassland, estimate = 0.24, $sd = 0.06$, $t = 4$, p -value < 0.05). CGI in human settlement was lower than in other habitats (reference : Grassland, estimate = -0.24, $sd = 0.08$, $t = -3$, p -value < 0.05).

β -diversity calculated as the species turnover component and thus independent from the nestedness component was still found negatively related to the species richness (Fig. S12) (slope = -0.015, $sd = 0.001$, t -value = -17, p -value < 0.05, $df = 1943$, adjusted $r^2 =$

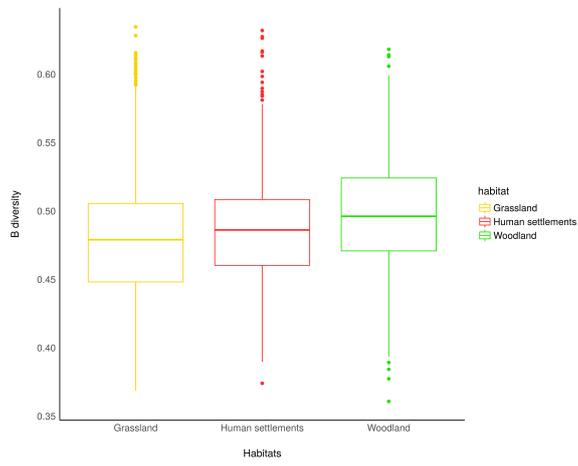


FIGURE S10 – β -diversity across the three main habitats.

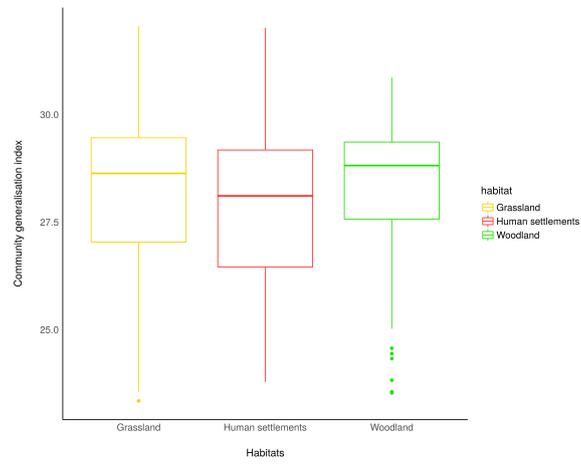


FIGURE S11 – CGI for each of the three main habitats.

0.62).

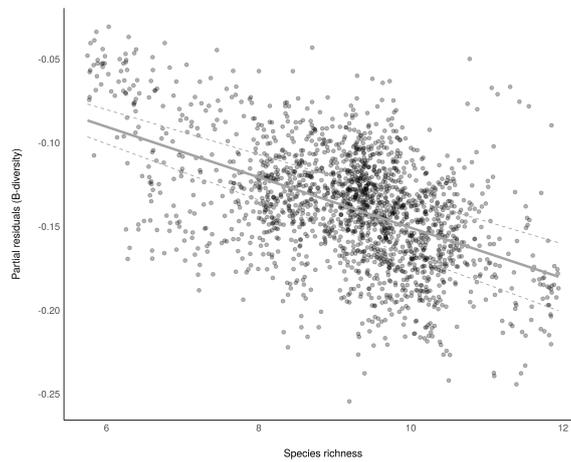


FIGURE S12 – Relationship between β -diversity and species richness. Dots correspond to partial residuals of the GAMM. The regression line is shown by the solid line with confidence intervals as dashed lines.

Supplementary material 7

Species functional dissimilarity

Functional dissimilarity was estimated using a life-history trait dataset for the birds of the Palaearctic (Storchová & Hořák 2018). Life history traits are composed of functional traits (lengths of bird, wing, tail, bill, tarsus, weight, sexual dimorphism, clutch size, broods per year, egg length, width and weight, type of young, association during nesting, nest type, nest building, mating system, incubation period, incubation sex, territoriality, migration strategy (sedentary, facultative, short or long distance migrant)), diet (at least 10% of this diet during the breeding season, folivore, frugivore, granivore, arthropods, other invertebrates, fish, other vertebrates, carrion, omnivore) and habitat requirements (breeding area with deciduous forest, coniferous forest, woodland, shrub, savanna, tundra, grassland, mountain meadows, reed, swamps, desert, freshwater, marine, rocks, human settlements).

We computed the Generalized Functional Diversity (GFD) following Mouchet et al. (2008) to generate a pairwise functional dissimilarity distance between all pairs of species (Mouchet et al. 2010). This method computes all the combinations of the clustering algorithms from a functional distance matrix and provides the best consensus tree, i.e. the one for which the dissimilarity with the original distance matrix is the lowest according to the 2-norm goodness-of-fit index (Mérigot et al. 2010). We constructed our initial functional distance matrix using the Gower's distance because the trait matrix contained both qualitative and quantitative data (Gower 1971). For our data, the best consensus dendrogram was built using the Unweighted Pair Group Method using arithmetic Average algorithm (UPGMA) (2-norm=3.39, threshold=3.47). From this dendrogram, we computed the cophenetic functional distance (Sokal & Rohlf 1962) between species, which is hereafter called "pairwise functional dissimilarity".

Community functional diversity

We calculated the average functional diversity in each community (CFD) using a community weighted mean of the functional dissimilarity between species pairs (obtained as explained above). We then analyse the difference in CFD between the three main habitats (woodland (coniferous, deciduous or mixed forest), grassland (ploughed and unploughed meadows, mixed farmland, open-field or crop) and human settlements (urban settlements, suburban settlements, rural settlements)).

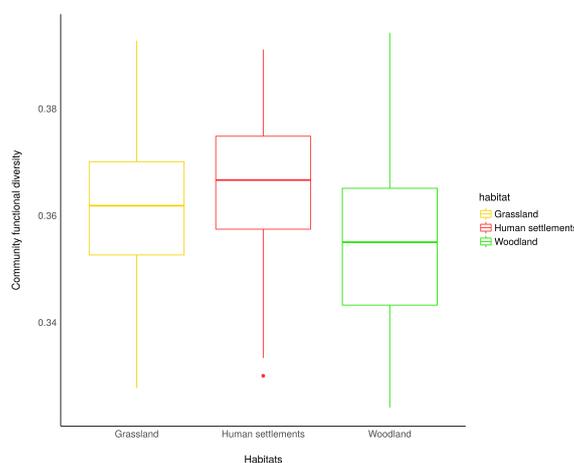


FIGURE S13 – Community functional diversity (CFD) in each of the three main habitats, showing the highest in human settlements and the lowest in woodland.

Overall, controlling for the species richness, CFD was found higher in human settlement than in other habitats (Fig. S13) (reference : Grassland, estimate = $4.3 \cdot 10^{-3}$, sd = $0.8 \cdot 10^{-3}$, t = 6, p-value < 0.05). CFD was lower in woodland than in other habitats (reference : Grassland, estimate = $-3.7 \cdot 10^{-3}$, sd = $0.6 \cdot 10^{-3}$, t = -7, p < 0.05).

Species associations in common bird communities are declining

Stanislas Rigal^{1*}, Vincent Devictor¹, Pierre Gaüzère², Vasilis Dakos¹

¹ ISEM, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Montpellier, France ² Université Grenoble Alpes, CNRS, University of Savoie Mont Blanc, LECA, Laboratoire d'Écologie Alpine, Grenoble, France

*Corresponding author, email : stanislas.rigal@umontpellier.fr

Abstract

As the state of biodiversity worsens, the dynamics of species interactions is a growing conservation concern. However, estimating and monitoring species interactions across large spatial and temporal scales remain challenging. Here, we assess changes in the number and type of pairwise associations using large-scale spatial and temporal data on the French avifauna. We estimate species associations through space and time for 109 species monitored across 1,969 sites during 17 years, and we show their ecological significance by testing their relationships with species functional proximity or shared habitat preference. We finally track temporal changes in reconstructed association networks. We show that birds' local association networks were less and less connected through the study period. This decrease in network connectance does not similarly affect the different types of species associations. Overall, we show that large-scale temporal monitoring of species association networks can reveal overlooked consequences on how communities can cope with global change.

Keywords : connectance, CCM, co-occurrence, biotic homogenisation, interactions.

Introduction

Changes in species numbers, abundances, or distributions are among the most common evidences that anthropogenic global change rapidly and profoundly modifies natural communities (Kampichler et al. 2012; Koerner et al. 2017). Less perceptible, however, are changes in the number and type of species interactions even though the negative effect of interaction loss on species co-extinctions has been early documented (Janzen 1971; Dunne et al. 2002). Species interactions are essential components of community structure, and any change in sign, strength or number of interactions can strongly affect community dynamics (Lyons et al. 2016). Although the consequences of such modifications for the conservation of plant-pollinator or predator-prey networks have been emphasized (Tylianakis et al. 2010), they have not been documented for many groups, including non-trophic networks between species from similar guilds such as birds. In fact, it is common to assume that loss of interactions is just a side-effect of species turnover. However, loss of species can be decoupled from loss of interactions as the extinction of interactions may occur at a higher rate than species extinction (Valiente-Banuet et al., 2015), meaning that the former can be a major but neglected form of biodiversity loss. Yet, we know little of how species interactions change across time and space (CaraDonna et al. 2020).

The main reason behind the limited studies on changes of species interactions is that measuring species interactions is particularly challenging since the most appropriate method (e.g. field observation, experiment) depends both on the type of interaction (e.g. mutualism, competition) and on the spatial scale considered (e.g. from microbial networks to biogeographic studies) (Morales-Castilla et al. 2015; Delmas et al. 2019). In local plant-pollinator or host-parasite networks, for instance, the links are relatively straightforward to define. Nevertheless, as the number of species pairs grows in proportion to the square of the species number in a community, so grows the number of interactions to determine. Hence, the possibility to empirically estimate interactions in large communities is often out of reach and tracking changes in those empirical interactions is almost im-

possible. However, the growing number of community data with large spatial and temporal resolutions has motivated the emergence of alternative methods for estimating proxies of species interactions in large-scale analyses.

Two families of methods have been proposed to estimate proxies of species interactions : one based on spatial co-occurrences and another based on temporal synchrony. Spatial co-occurrence methods rely on coexistence theory and community assembly rules (HilleRisLambers et al. 2012; Letten et al. 2017). These approaches propose to disentangle the effect of a biotic filter (i.e. interactions) from other filters (e.g. habitat filtering) on co-occurrence patterns (Morueta-Holme et al. 2016). However, the relevance of spatial associations as meaningful proxies of ecological interactions has been criticised, because numerous unchecked non-biotic processes can still influence species co-occurrences (e.g. dispersal, habitat, phylogeography) (Sander et al. 2017; Barner et al. 2018; Freilich et al. 2018). Temporal approaches rely on the synchrony or asynchrony of temporal co-fluctuations between species to determine the effect of one species on another. Yet, searching for species interactions based on temporal dynamics are prone to spurious correlations due to, for instance, a common environmental forcing (e.g. Moran effect (Moran 1953)). To tackle the limits of correlative approaches due to spurious temporal correlations, novel methods now focus on identifying species interactions by detecting causality among species time-series. These methods include Convergent Cross-Mapping (CCM) (Sugihara et al. 2012) and the S-map (Deyle et al. 2016) which infer whether one time-series is likely to be predicted by another and how both are quantitatively related. For instance, using these two methods, it was possible to identify quantitative pairwise temporal associations in a fish community (Ushio et al. 2018). Although the application and relevance of CCM and S-map techniques to other real-world systems remain to be tested (Cobey & Baskerville 2016), they are good candidates to complement spatial co-occurrence methods to infer species interactions.

Coupling spatial co-occurrence and temporal co-fluctuation analyses might offer a step forward to tackle their own limits and to infer the nature and strength of species associations, but so far these two approaches have never been applied together. Because spatial and temporal associations contain different ecological signals about species interactions, analysing together spatial and temporal associations should lead to more robust estimates of species associations (Fig. S1). For example, a positive association from spatial co-occurrence could result from a positive interaction between the two species due to facilitation (Arnhold et al. 2019), or by niche overlap as the two species co-occur in places where an important resource is available for both. Species association estimated from temporal co-fluctuations could help to identify the nature of the interaction between those two species : a positive temporal association (top right square in Fig. S1) would imply facilitation, while a negative temporal association (bottom right square in Fig. S1) competition. Instead, if the temporal dynamics of species are not associated (horizontal line in Fig. S1), the positive spatial association detected between the two species could simply result from niche overlap.

A way to validate whether species associations, estimated by coupling spatial and temporal approaches, are ecologically meaningful is to rely on trait-based assembly theory. Indeed, biotic community assembly processes should theoretically imprint the habitat/functional pairwise distance and shape the estimated species association in a similar way. Species with similar functional traits or habitats may either tend to exclude each other

because of resource competition, under the limiting similarity hypothesis (MacArthur & Levins 1967; Abrams 1975; Martin & Bonier 2018) or positively interact through social information exchange and facilitation processes (Gil et al. 2017; Schmidt et al. 2010; Seppänen et al. 2007). Depending on trait conservatism of the species considered, a similar pattern is expected for phylogenetic distances among species: closely related species should interact more or less than distant related species (Kraft et al. 2007). Overall, species functionally close to each other (or closely related along the phylogeny) or dwelling in similar habitats are therefore expected to interact more strongly either positively or negatively (Stouffer et al. 2012; Mönkkönen et al. 2017). Such processes have been documented for specific pairs of bird species (Thomson et al. 2003; Forsman & Thomson 2008; Magrath et al. 2015), or limited to local communities (Orchan et al. 2013). Moreover, changes in bird association networks remain inferred from a space-for-time substitution hypothesis (Damgaard 2019), whereby temporal changes are extrapolated from comparisons between communities spatially distributed in different environments (Lane et al. 2014; Mokross et al. 2014).

In this paper, we tested whether and how species association networks are changing in time using the example of French bird communities. As composition and state of bird communities are deeply modified by global change (Kampichler et al. 2012; Güzère et al. 2015), the underlying association networks are likely to be impacted as well. We first estimated pairwise associations by combining both co-occurrences and temporal time-series, using the French Breeding Bird Survey covering 17 years (2001-2017). As our approach for estimating species association networks is meant to provide a proxy for tracking changes in species interactions in communities from large-scale observations, we tested the ecological meaning of spatial and temporal association using the functional, phylogenetic and habitat preference similarity of more or less associated species. We then tracked the temporal changes in type and number of species associations within local communities at a national scale during 17 years to test whether bird communities become more or less densely connected through time.

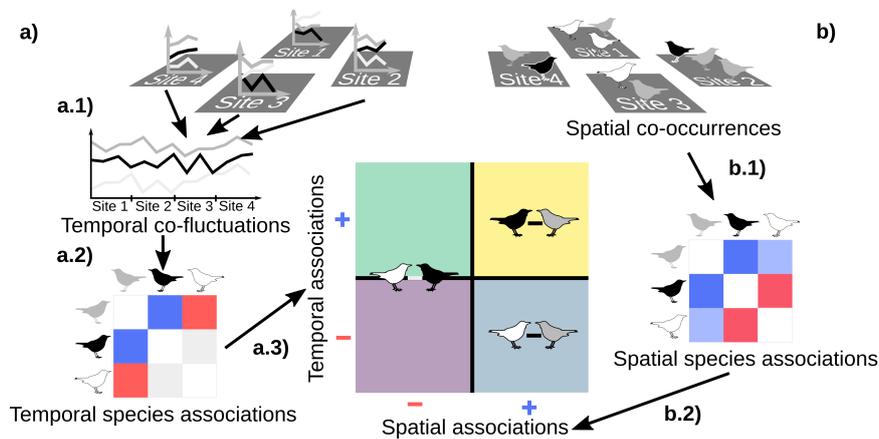


FIGURE S1 – From spatio-temporal data to species associations. a) Temporal and b) spatial abundance data for 109 bird species (three bird species (white, grey and black) are represented as an example) from 1969 sites (four sites (1-4) are represented as an example) are used to obtain spatial and temporal species associations. a.1) and a.2) Analysis of temporal co-fluctuations in time-series provides a.3) temporal species association (positive temporal association in blue, negative in red, non-significant in grey), and b.1) co-occurrence analysis provides b.2) spatial species associations (positive spatial association in blue, negative in red). By coupling both spatial and temporal methods, species associations significant both in space and time are extracted and separated in four different types (from top left to bottom right) : negative in space and positive in time (green), positive in space and time (yellow), negative in space and time (purple) or positive in space and negative in time (cyan) and used for species association network reconstruction. For instance, a combination of positive spatial association and negative temporal association could result from a local competition for nest locations. A positive spatial and temporal association could result from information exchange on food availability or shared anti-predator strategies.

Material and methods

Inferring spatial and temporal species associations

Spatial data and time-series

We used the French Breeding Bird Survey (FBBS) (Jiguet et al. 2012) monitoring the abundance of common bird species in 2,514 sites in mainland France between 2001 and 2017. Sites are randomly distributed over France and correspond to 2x2 km squares in which the abundances of breeding bird species were counted on 10 sampling points, twice a year between 1st of April and 15th of June from 2001 to 2017. Each site represents a species assemblage changing in abundance and composition over time. Habitats were described for each sampling point and regrouped in 19 types (Rigal et al. 2020). We selected the most abundant species of the 242 recorded species (representing 99% of the total abundance) to avoid over-representation of rare species for which the FBBS is not well designed. After removing rare species and sites only monitored once, our dataset was comprised of 1,969 sites and 109 species.

Spatial species associations

We used corrected spatial co-occurrence to estimate spatial associations between bird species following (Rigal et al. 2020). To do so, we measured the partial correlations between species pairs using their co-occurrence profile. We accounted for environmental filtering by estimating associations for each type of habitat and each biogeographic region. This step also partly deals with the geographic variability of species interactions due to abiotic factors (Early & Keith 2019). We limited the influence of random processes and uncontrolled habitat filtering using a null model by resampling species in a site. This gave us 1000 random co-occurrence datasets obtained by keeping constant the total number of individuals in a given sampling point, and assuming

that the probability for a species to occur in a given sampling point was proportional to its frequency in the dataset. We calculated the standardised effect size (SES) of the observed partial correlations compared to the partial correlations from the random datasets. Significant associations were based on p-values obtained from the rank of the observed partial correlations in the distribution of random partial correlations (Morueta-Holme et al. 2016). Spatial associations corresponded only to the significant SES of partial correlations for the 292,796 combinations of species pairs (109 species), habitats (19) and biogeographic regions (4). A positive SES corresponds to a significant positive spatial association of two species in a given habitat and biogeographic region that could not be obtained by chance.

Temporal species associations

We selected sites monitored during at least six consecutive years. This represents the best compromise to combine a high number of sites (766 sites) and long enough time-series from a given site to allow assessing the temporal association between two species. For each species, we reconstructed its time-series at a given site using its recorded abundance, set to 0 when the species was not recorded during a monitoring session of the site. We then followed Ushio et al. (2018) to estimate temporal associations between species in two steps.

Step 1. Inferring temporal species associations. We determined which associations were significant based on the causal relationship between species time-series estimated by Convergent Cross-Mapping (CCM) (Sugihara et al. 2012). The idea is that, if the time-series of two species are causally linked, this means that one is affecting the other and thus they are associated by single or multiple types of interactions. CCM identifies causality if we can predict the dynamics of species X using time-series of the species Y, i.e. if the attractor manifold of X (defined as the set of states reconstructed from the original and lagged time-series of X) can be estimated from the attractor of Y. In such a case, spe-

cies X has a signature of the dynamic of species Y, meaning that species X is affecting species Y (see a detailed empirical example in supplementary material 1 and in Tsonis et al., 2018). CCM results in a correlation value ρ , depicting the correlation between the two manifolds, associated to a p-value for significance. Because of our short times-series, we applied the multispatial CCM method (R package multispatialCCM) (Clark et al. 2015) allowing to determine causality in short times-series using data from multiple sites and using a bootstrap routine to determine ρ . We used the multispatial CCM on the 16,348 combinations of species pair, habitat and biogeographic region, for which the pseudo-time-series (i.e. the times-series reconstructed by placing side by side data from multiple sites) was higher than 500 time steps (following the real world data from Clark et al. (2015) and as this choice could impact the results, we conducted the subsequent analyses with other threshold values, see supplementary material 2). We used 300 replicates for the bootstrap routine due to computational time. The multispatial CCM gave us species pairs for which the time-series of one was causally related to the time-series of the other. Yet, if this first step enables to find out which species pairs were causally related, an additional step is required to quantify the value and sign of the association itself (in particular the sign as ρ increases toward 1 with the relationship between time-series (David et al. 2016)).

Step 2. Estimating the strength of temporal species associations. We therefore quantified association values for each significant association using the multivariate S-map method (Sugihara 1994; Deyle et al. 2016). In this method, an attractor manifold is built using time-series of two species covering the same period. In the close neighbourhood of a state of the manifold (i.e. around a given point defined by species abundances at time t), the relationship between species time-series is linear, defined as the partial derivative between time-series and corresponds to the temporal association between the two species. S-maps therefore correspond to a locally weighted multivariate linear regression between species time-series and give values for each time step (see supplementary material 1 for calculation details). As we used pseudo-time-series coming from spatial replicates and not data coming from a unique system, we used the mean of the temporal association values as an estimate of the average association value between the two species. The long-term average value of association estimated using S-map has indeed been shown to converge to the strength of interaction in an equation-based dynamical model (Ushio et al. 2018). A positive association value corresponds to a significant positive temporal association of two species in a given habitat and biogeographic region that could not be obtained by spurious correlation.

Linking species associations to functional and phylogenetic distances and habitat preference

We then investigated whether the spatial and temporal associations we found were ecologically meaningful according to trait-based assembly theory. Species with similar functional traits (or phylogenetically clustered) or with significant habitat overlap are expected to interact more strongly (Mönkkönen et al. 2017), either positively through social information exchange and facilitation processes (Gil et al. 2017), or negatively because of resource competition under the limiting similarity hypothesis (Abrams 1983). We first averaged species associations from different habitats and biogeographical areas in order to obtain one estimate of spatial association by species pair. We then tested whether the observed species associations were related to the

functional and phylogenetic distances between species pairs, and to the habitat specialisation distance and habitat niche overlap between species pairs (see details in supplementary material 3). We expected a decrease in the absolute value of pairwise species associations when the functional or phylogenetic distance between species increases. This should result in a funnel plot, formed by the decrease in absolute values of both positive and negative associations with the niche distance. A similar funnel pattern was expected between species associations and specialisation distance as well as between species associations and niche overlap. That is because birds preferentially live in communities sharing a similar level of specialisation (Julliard et al. 2006) and because species sharing similar habitats should be more associated (either positively or negatively) than species using different habitats.

Temporal dynamics of species association network connectance

We tracked the change in the density of species associations in association networks, i.e. the change in network connectance, through time. We reconstructed the species association network at each site and for each year using species as nodes and associations as links. Network connectance analyses were conducted using only associations for each pair, in each habitat and in each biogeographical area that were significant both in space and time. The connectance corresponds to the density of associations and is measured as the number of realised associations among the possible associations (Landi et al. 2018). In other words, it corresponds to the number of associated species pairs among all the present ones. As network size may impact connectance values (Blüthgen et al. 2006), we corrected for network size using the standardised effect sizes (SES) of connectance (Pitteloud et al. 2020). We generated 200 random species association networks at each site by resampling communities from the regional pool of species, keeping abundance constant. SES values correspond to the deviation from the null expectation, removing the bias due to network size.

We then calculated the yearly change in connectance in species association networks by estimating the effect of years (set as an explanatory variable) on connectance (SES set as the response variable). To do so, we used Generalised Additive Mixed Models (GAMM) to explicitly model spatial auto-correlation between sites using a two dimension isometric thin plate regression spline based on geographic coordinates of sites (Wood 2003, 2017). As the number of monitored sites changes between years as well as the representativeness of each habitat and biogeographic area, we added sites, habitats and biogeographic zones as random variables.

A change in connectance can result from a change in the number of realised associations or in the number of potential associations. For instance, a decline in connectance can result from a stronger decrease in the number of realised associations than in the number of potential associations or from a stronger increase in the number of potential associations than in the number of realised associations. To disentangle which of these two components was causing temporal change in connectance, we analysed the yearly change in the number of realised associations and individuals (which is directly related to the number of potential associations) using the same GAMM as described above.

Results

Spatial and temporal species associations

Among the 292,796 potential spatial species associations between 5,886 pairs of bird species, from four biogeographic regions and 19 habitats, we found 30% (89,270) significant spatial species associations. Among the 16,348 potential temporal species associations (i.e. obtained from time-series with more than 500 time steps), we found 5% (817) significant temporal species associations. The very conservative approach selecting associations significant both in space and time highlighted 1.6% (263) of the associations (see details in supplementary material 4). By averaging associations by species pair to test their relationships with functional distances, 96% (5,631) of the species pairs were significantly associated in space and 10% (598) significantly associated in time (see details in Fig. S2). Among these associations averaged by species pair, all associations significant in time were also significant in space. 4% (255) of the species pairs were never significantly associated either in space or in time.

Among the significant associations (Fig. S2), we found, for example, positive temporal and spatial associations between the common starling (*Sturnus vulgaris*) and the house sparrow (*Passer domesticus*), as well as between the common chaffinch (*Fringilla coelebs*) and the great tit (*Parus major*). Negative spatial associations were found between the short-toed treecreeper (*Certhia brachydactyla*) and the common treecreeper (*Certhia familiaris*) and negative spatial and temporal associations were observed between the great tit (*Parus major*) and the crested tit (*Lophophanes cristatus*). Positive spatial and negative temporal associations were found between the common chiffchaff (*Phylloscopus collybita*) and the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*). Negative spatial and positive temporal associations were found between the western jackdaw (*Coloeus monedula*) and the common blackbird (*Turdus merula*).

We found that the relationships between species associations (temporal and spatial) and functional or phylogenetic distances, habitat specialisation or niche overlap fulfilled theoretical expectations based on species interactions. More precisely, the funnel plot pattern was found significant for spatial and for temporal associations for all the metrics of species similarity considered (functional, phylogenetic and habitat preference, see supplementary material 3).

Temporal change in species association networks

We found that breeding bird communities tended to be less and less densely associated (Fig. S3). The connectance of the reconstructed association networks ranged from 0 to 0.31 (mean = 0.01, sd = 0.01) and, after correcting for network size bias, (SES of) connectance ranged from -1.33 to 28.63 (mean = 3.73, sd = 3.97) (see distributions in supplementary material 5). The decline in connectance between 2001 and 2017 was observed both for the non-corrected connectance (slope = $-5.8 \cdot 10^{-5}$, sd = $1.6 \cdot 10^{-5}$, p-value = $3.4 \cdot 10^{-4}$, conditional $r^2 = 0.76$, marginal $r^2 = 0.0005$) and for the SES of connectance (slope = $-6.6 \cdot 10^{-2}$, sd = $0.7 \cdot 10^{-2}$, p-value < $1.10 \cdot 10^{-10}$, conditional $r^2 = 0.68$, marginal $r^2 = 0.01$).

Both the number of realised associations and the number of individuals declined (slope = -2.31, sd = 0.24, p-value < $1.10 \cdot 10^{-10}$, conditional $r^2 = 0.74$, marginal $r^2 = 0.004$, and slope = -0.95, sd = 0.09, p-value < $1.10 \cdot 10^{-10}$, conditional $r^2 = 0.75$, marginal $r^2 = 0.004$, respectively). Therefore, the decline in connectance was caused by a stronger decline in realised associations than in the poten-

tial number of associations. The decrease in the number of individuals corresponded to a general decline in abundance and was parallel to the decrease in species richness (slope = -0.15, sd = 0.01, p-value < $1.10 \cdot 10^{-10}$, conditional $r^2 = 0.77$, marginal $r^2 = 0.005$).

The decrease in the number of realised associations was observed for each type of association but with different intensities. Associations negative in space and time or negative in space and positive in time experienced a stronger decline between 2001 and 2017 (-36.9% and -36.1% respectively) than the two other types (positive in space and time : -25.8%, positive in space and negative in time : -12.0%) (see details in supplementary material 5).

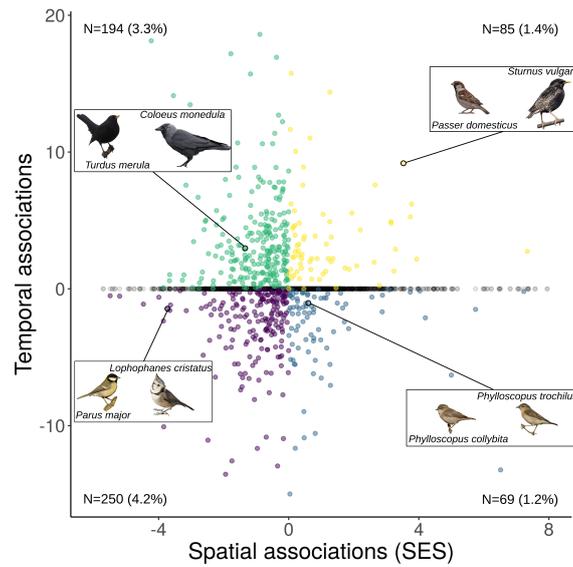


FIGURE S2 – Distribution of all ($N = 5886$) the temporal association values along the spatial association values (SES : standardised effect size for spatial associations). Association values are averaged by species pair and scaled. Non significant associations either in space or in time are represented in grey. All species pairs associated in time ($N = 589$, 10% of the species pairs) were also associated in space which explains the absence of a vertical zero line. Among those species pairs significantly associated both in space and in time, green dots stand for associations positive in time but negative in space ($N = 194$, 3.3%), yellow dots represent associations positive in space and time ($N = 85$, 1.4%), purple dots represent associations negative in space and time ($N = 250$, 4.2%), and blue dots represent association positive in space but negative in time ($N = 69$, 1.2%). One example for each type of association is provided.

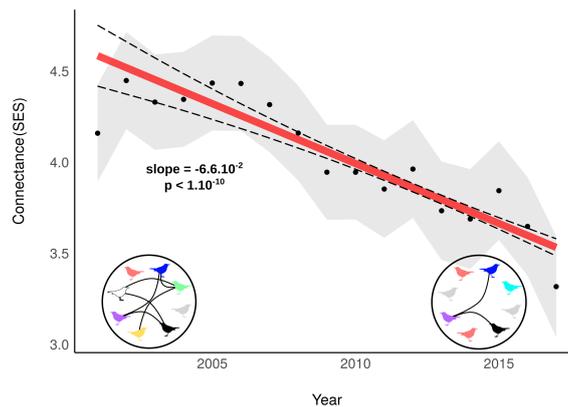


FIGURE S3 – Temporal change in connectance (number of observed associations among the possible associations) in bird communities between 2001 and 2017 in France. Temporal change in connectance corrected for variation in network size (given as SES values, explaining values above 1). Connectance significantly declines since 2001. Community examples with high connectance (left, connectance = 0.21) and low connectance (right, connectance = 0.07) are shown with different species represented in different colours. Linear regression is shown by a red line with confidence intervals displayed as dashed lines. Note that for the clarity of illustrations, we used yearly effect from a GAMM with years as factor (black dots) with the standard deviation showed as a grey area (see supplementary material 5 for partial residuals of the GAMM with year as a continuous variable).

Discussion

We estimated ecologically meaningful pairwise associations between 109 bird species inferred from their spatial and temporal co-variations using abundance data from a large-scale monitoring program. We documented a decline in association density and number between 2001 and 2017, suggesting that species involved in many associations are being replaced by less-associated species through time.

Using functional traits and phylogeny, we found that spatial and temporal association strength decreased with decreasing similarity as expected for species interactions (Mönkkönen et al. 2017). These results suggest that our approach produced ecologically meaningful estimates of species pairwise associations. In addition to the validation of theoretical expectations, many species associations found in our study were in line with current knowledge on species behaviour and interspecific relationships. For instance, positive temporal and spatial associations between the common starling and the house sparrow were consistent with observations in mixed flocks (Clergeau 1990). Although starlings are mostly insectivorous and sparrows mostly granivorous, their positive association could result from information exchanges and anti-predator strategies. Positive spatial and negative temporal association between the common chiffchaff and the willow warbler can be explained by competition for habitat that does not lead to exclusion as the two species are able to coexist depending on habitat type and food density (Howard 1920; Cody 1978). Competition and dominance behaviour between the great and the crested tits may explain negative spatial and temporal associations observed between these two species as the crested tit avoid the foraging sites of the great tit (Alatalo 1981). Therefore, if large-scale data are rarely optimal to discriminate interaction strength and sign, highlighting biologically meaningful species associations nevertheless seems within reach.

However individual spatial and temporal associations should still be interpreted with caution. Despite biological information included in spatial associations, previous results have highlighted the limits of using spatial co-occurrences to infer species interactions (Thurman et al. 2019; Blanchet et al. 2020). While temporal associations can help to refine and strengthen spatial association estimates, they require careful individual interpretations too. Our results showed that several pairwise temporal associations were significant without any influence on species spatial distribution, or even significantly positive when species were segregated in space. Strong environmental variability affecting both species in the same way might induce such results (Paradis et al. 2000; Cobey & Baskerville 2016) despite CCM was initially designed to exclude the influence of external forcing (Sugihara et al. 2012). Furthermore, a finer temporal resolution may be needed to detect more precisely the value of associations. This would also help to refine the sign of some associations in particular when they are asymmetrical or when the sign changes in time (Price et al. 2005; Olesen et al. 2008; Li & Waller 2016) or space (but geographic variations of associations are partly assessed in our study, since they were calculated for different habitats and biogeographical areas), and to exclude more systematically the influence of environmental variables. On the other hand, the possibility to obtain artefactual associations significant both in space and time is limited as the non-biotic influence should act both in space and time and would have negatively affected association matching to theoretical expectation with niche distances.

Accounting for the limitations discussed above, we focused

on associations significant both in space and time. This yielded four types of associations (Fig. S2), two types for which signs of species association were similar in space and in time, both positive or both negative, and two types for which signs were different in space and time, positive in space and negative in time or negative in space and positive in time. Interpreting each category as a definite type of interaction (e.g. competition, parasitism), would remain questionable as spatial and temporal methods estimate the net effect, i.e. the sum of direct and indirect interactions, meaning the asymmetry can not be assessed. Fur-

thermore, different interaction types could also result in similar spatio-temporal patterns. For instance, in some cases competition and predation can both lead to a positive spatial association and a negative temporal association, depending on the scale and the availability of resources (Giller & Doube 1994; Thurman et al. 2019). Species associations significant both in space and time correspond, however, to the most probable proxies of ecological links between species derived from large-scale monitoring data (and see Barner et al. (2018), on the relevance to assess aggregated network metrics from associations).

Connectance in common bird association networks, i.e. the density of associations, declined over the period studied. This means that less and less associations were observed through time compared to the possible ones. It implies that communities become less connected, being populated by species that interact less between them. Such a decline in connectance can be driven either by the loss of interactions per se, by the loss of species with lots of interactions, or by the turnover of species with less interactions. In this study, we found a decrease in species abundance and richness that do not similarly affect species with lots of associations and species with less associations. If the number of species decreases, we should have observed an increase in connectance in case the associations remain the same. But as we observed a decrease in connectance, it implies that more associated species decline even stronger than less associated ones, leading to sparser association networks. In other words, the temporal changes in species association networks reported in this study correspond to a relative replacement of species with more associations by species with less associations. This is confirmed by linking individual species abundance trends to species propensity for being involved in spatial or temporal associations: species less associated with others are those with more positive trends (see supplementary material 6). Furthermore the decline in connectance was not equally shared among the different types of associations. Each type of association did not decline at a similar rate which implies a modification in the ratio of association types in communities with potential consequences on community stability (Mougi & Kondoh 2012).

The three aspects of the decline in connectance, a global decrease in the density of association, led by a turnover of species with few associations, and unequally affecting the different types of associations, may be explained by several factors. First, the geographic spread of particular species might correspond to the local colonisation of species geographically disconnected from their usual interacting pool of species (Griffith et al. 2018), explaining the increase of species with few association. Bird species experience expansion or contraction of their spatial range as temperature increases (Devictor et al. 2012). Species that are

more prone to track thermal niches may be, de facto, no longer in presence of their typical community members (for which range expansion may be slower or limited by other filters) in newly colonised areas. Second, species dependent on (and therefore associated with) many other species may be more affected by secondary extinctions (Brodie et al. 2014) while less dependent species (with fewer associations) take advantage of vacant places, explaining the decline of species with more associations. In birds, the local extirpation of keystone species providing habitat or giving social information to many other species (Bednarz et al. 2004; Martin et al. 2004; Farine et al. 2015) would also lead to a decline in connectance if they are replaced by other non-keystone species. Finally, bird species benefiting from global changes are primarily habitat generalists (Godet et al. 2015), leading to a structural homogenisation of communities, where influences of biotic and environmental filters are less visible, as their composition becomes closer and closer to a random expectation (Barnagaud et al. 2017). This can participate both to the modification in the ratio of association types and to decline in connectance. Indeed, generalist species or specialists from disturbed areas are often functionally more dissimilar and therefore interact less, either negatively for resources competition or positively for sharing of social information (Rigal et al. 2020). In addition, as generalists need to use social information from multiple sources, this can lead to opportunistic interactions that are context dependent (Sasvári 1979; Palameta & Lefebvre 1988; Rafacz & Templeton 2003) and more difficult to detect in large-scale data.

Changes in community structure and composition highlighted in this study are crucial to understand as they may, in turn, influence how communities will respond to future perturbations. Community responses are affected by the loss of species (Loreau & De Mazancourt 2013) which is, additionally, deepened by the rewiring or the vanishing of associations (Gilljam et al. 2015). How this hidden erosion of biodiversity will affect the stability of communities and their capacity to cope with rapid and multiple global changes needs to be further explored. Our approach provides a way to track changes in the structure of communities by inferring species associations in systems where such information is not readily available. Mapping such changes between different types of associations can eventually help to understand the capacity of communities to thrive in more or less perturbed environments.

References

See chapter 3.

Appendix

Supplementary material 1

CCM and S-map calculation details

We initially determined the existence of the interaction as a causal relation between species time-series estimated by Convergent Cross-Mapping (CCM) (Sugihara et al., 2012). The idea behind this approach is that if two species are causally linked, their time-series have a common attractor manifold. By reconstructing the time-lag manifolds of X and Y, respectively M_X and M_Y , it is possible to test whether M_X and M_Y are empirical reconstructions of the same manifold M. This is done by testing if, for the nearest neighbours of a point in M_Y , their corresponding points (identified through the time index) are also nearest neighbours of the corresponding point in M_X (Fig. S1A-B). That is, one time-series can estimate the state of the other. By testing how well values of one time-series can predict the state of the other, CCM allows to retrieve the causality between species time-series (Fig. S1C). However, this method requires time-series with at least 30 records. Thus, we used the multispatial CCM method (R package multispatialCCM) (Clark et al., 2015), allowing to determine causality in short time-series. This method uses information given by spatial replicates of short time-series to apply CCM on long enough pseudo-time-series.

CCM requires a three step approach. 1) According to Taken's theorem, the core of the CCM method, it is possible to reconstruct M_X using several time-lags of the time-series of X. Hence the first of the three steps is to find the best embedding dimension E to precisely map the original manifold M. As time-series used in multispatial CCM come from multiple sites, E can not be higher than the minimum number of time steps by site n ($E \leq n - 1$ as one time step must be kept for prediction, see step 2). This is why we used time-series with at least six consecutive time steps, allowing E to be less than or equal to 5. 2) Once the best E is determined, one needs to check whether dynamics are strongly influenced by noise, leading to a purely random system, or not. To do so, a part of the observations are used to make predictions for future and increasingly far observations and their predictive power is estimated. If the system is non-linear and not driven by an important stochastic noise, the predictive power should decrease with temporal distance. 3) Once E is determined and non-linearity verified, CCM can be applied.

We applied multi-scale CCM with 300 replicates for the bootstrap routine due to computational time. This gave us species pairs for which the time-series of one was causally related to the time-series of the other. We considered there was no temporal association between two species if none was causally related to the other, and a temporal association between two species if one of the species was causally related to the other or if each of the two species were causally related to the other. We considered the species composing such pairs as being in interaction.

We finally quantified the interaction value. For each interacting pair, we used the multivariate S-map method (Deyle et al., 2016; Sugihara, 1994; Sugihara et al., 2012) to estimate the interaction values by adapting the framework from Ushio et al. (2018). In this method, an attractor manifold can be reconstructed by projecting causally related time-series in a state space (Fig. S1D). That is, a manifold represents the ensemble of the system states described by a set of causally related time-series. In reverse, the attractor manifold describes how the time-series are related in time. By definition, a manifold is a locally euclidean n-dimensional topological space. This is, in the close neighbourhood of an attractor state, the relation between variables are linear and are defined as the partial derivatives between variables. S-maps therefore correspond to a locally weighted multivariate linear regression.

Let $x(t) = \{x_1(t), x_2(t), \dots, x_E(t)\}$ be the spatial state reconstruction (SSR) at a given time t of a system with E interacting species, i.e. the position of the attractor at t . Let t^* be a target time. Then, S-maps aim at producing the best local linear model C predicting the future value $x_i(t^* + p)$ from $x(t^*)$ as follows :

$$\hat{x}_i(t^* + p) = C_0 + \sum_{j=1}^E C_{ij} x_j(t^*) \quad (1)$$

Each local regression is fitted to all vectors of the state space but weighted so that the closer the observation points $x(t_k)$ are from the target attractor state $x(t^*)$, the weightier they are. For given observation k , the weight is defined as follows :

$$w_k = e^{\frac{-\theta \|x(t_k) - x(t^*)\|}{\bar{d}}} \quad (2)$$

with $\bar{d} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n \|x(t_k) - x(t^*)\|$ the average distance, θ the non linear parameter tuning the amplitude of the C coefficients. θ value results from a trade-off between a contraction of the coefficient variability and over-emphasizing the points closest to $x(t^*)$.

C is therefore a solution to the singularity value decomposition (SVD) of $B = A \cdot C$ where A is the $n \times E$ dimensional (with n the

number of observations) matrix of the weighted state space vectors $A_{kj} = w_k x_j(t_k)$ and B is the n dimensional vector of the future values of x_i $B_k = w_k x_i(t_k + p)$. The interactions are defined as partial derivatives in the multivariate state space and thus, they can be approximate using the coefficient of the weighted linear model C .

Initially the dynamic of the interactions (i.e. values varying in time) can be estimated by the S-map method. As we use pseudo-time-series coming from spatial replicate and not data coming from a unique system, we did not focus on the time change of the interaction (although they are known to be unstable in time) but we rather use the mean of the interaction values as an estimate of the average population-level interaction value between two species (Fig. S1E). The long-term average value of interactions estimated using S-map has been shown to be equivalent to the coefficient of interaction in an equation-based dynamical model (Ushio et al., 2018).

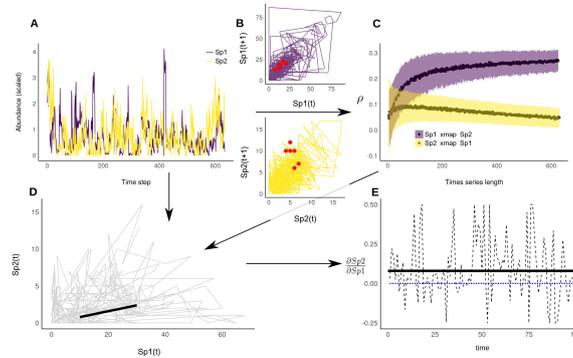


FIGURE S1 – Determining and quantifying species temporal associations. A) Species time-series reconstructed from several locations ($Sp1$: *Passer domesticus*, $Sp2$: *Prunella modularis*). B) Attractor manifold of $Sp1$ and $Sp2$. As an example, red dots correspond to attractor states for the same six temporal steps. They are grouped in manifolds of $Sp1$ and $Sp2$, therefore $Sp1$ and $Sp2$ probably shared a common manifold and this is evaluated using Convergent Cross Mapping (CCM). C) Cross Map Skill ρ of $Sp1$ and $Sp2$ with increasing time-series length. This allows to find out the significance of the temporal association between $Sp1$ and $Sp2$. D) As CCM is significant (here, cross mapping of $Sp2$ using $Sp1$ succeeded while cross mapping of $Sp1$ using $Sp2$ failed), the empirical attractor manifold from time-series of $Sp1$ and $Sp2$ is reconstructed and temporal association values are calculated for each time step as the partial derivative between species time-series and thus varying in time. E) This results in a time varying quantification of the association $\frac{\partial Sp2}{\partial Sp1}$ (dashed black line) from which an averaged value can be calculated (bold line also presented in D), here positive (0 represented as a blue dashed line).

Supplementary material 2

Test several threshold values for temporal associations

We estimated temporal associations for species pairs for which the pseudo-time-series (i.e. the times-series reconstructed by placing side by side data from multiple sites) was higher than 500 time steps. This step was required to have long-enough data impacting the quality of the CCM and the threshold choice was based on the real-world example given by Clark et al. (2015). Yet, as this choice could impact the result by uncovering significant temporal associations, we conducted the analysis on the connectance dynamic using temporal associations obtained via other threshold values (300 and 400 time steps).

More species were significantly associated as the threshold value decreases (Fig. S2) from 8.4% with a threshold value of 600 to 18.4% with a threshold value of 200. But, overall, the decline in connectance was observed whatever the threshold value, for non-corrected connectance (Fig. S3) as well as for connectance corrected for network size bias (Fig. S4).

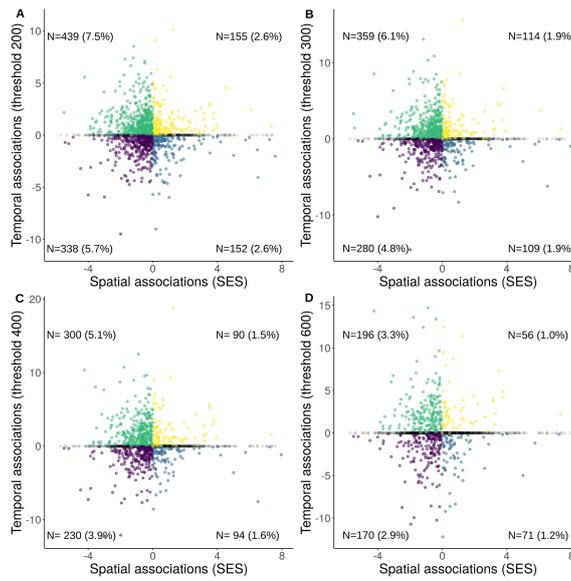


FIGURE S2 – Temporal and spatial associations for the 4 different threshold values. A) Temporal associations estimated for pseudo-time-series length above 200 time steps. 18.4% of the species pair were significantly associated in space and time. B) Temporal associations estimated for pseudo-time-series length above 300 time steps. 14.6% of the species pair were significantly associated in space and time. C) Temporal associations estimated for pseudo-time-series length above 400 time steps. 12.1% of the species pair were significantly associated in space and time. D) Temporal associations estimated for pseudo-time-series length above 600 time steps. 8.4% of the species pair were significantly associated in space and time.

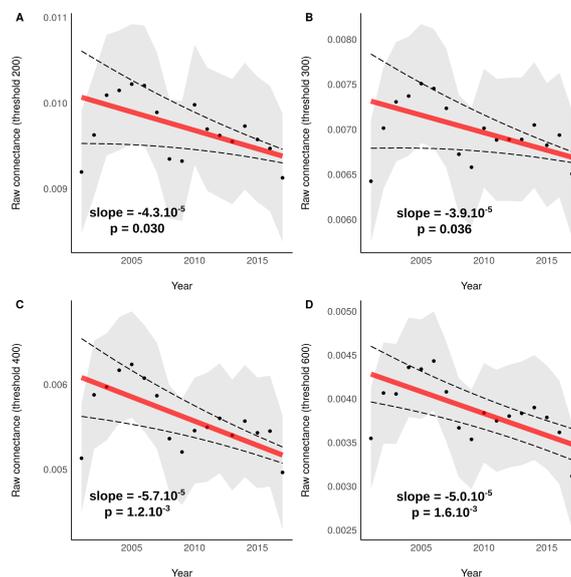


FIGURE S3 – Non-corrected (raw) connectance from species association networks reconstructed with species association significant both in space and time for the 4 different threshold values. A) Raw connectance with temporal associations estimated for pseudo-time-series length above 200 time steps (slope = $-4.3 \cdot 10^{-5}$, $sd = 2.0 \cdot 10^{-5}$, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.83$, marginal $r^2 = 0.0001$). B) Raw connectance with temporal associations estimated for pseudo-time-series length above 300 time steps (slope = $-3.9 \cdot 10^{-5}$, $sd = 1.9 \cdot 10^{-5}$, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.81$, marginal $r^2 = 0.0001$). C) Raw connectance with temporal associations estimated for pseudo-time-series length above 400 time steps (slope = $-5.7 \cdot 10^{-5}$, $sd = 1.8 \cdot 10^{-5}$, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.81$, marginal $r^2 = 0.0003$). D) Raw connectance with temporal associations estimated for pseudo-time-series length above 600 time steps (slope = $-5.0 \cdot 10^{-5}$, $sd = 1.6 \cdot 10^{-5}$, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.75$, marginal $r^2 = 0.0004$).

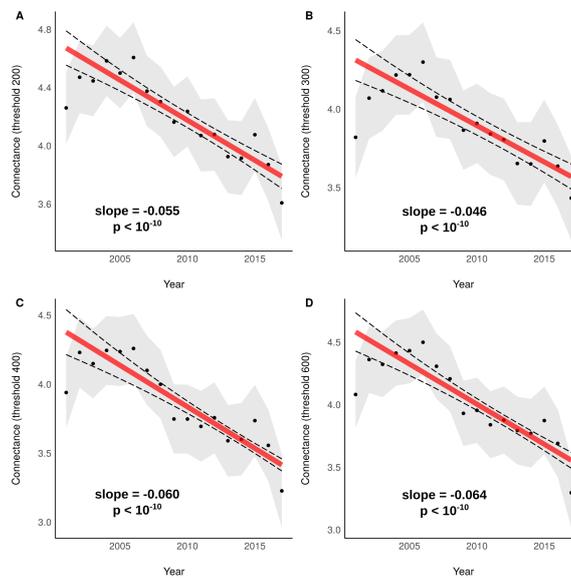


FIGURE S4 – SES of connectance from species association networks reconstructed with species association significant both in space and time for the 4 different threshold values. A) SES of connectance with temporal associations estimated for pseudo-time-series length above 200 time steps (slope = -0.055, sd = 0.006, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.72$, marginal $r^2 = 0.003$). B) SES of connectance with temporal associations estimated for pseudo-time-series length above 300 time steps (slope = -0.046, sd = 0.007, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.67$, marginal $r^2 = 0.003$). C) SES of connectance with temporal associations estimated for pseudo-time-series length above 400 time steps (slope = -0.060, sd = 0.007, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.68$, marginal $r^2 = 0.005$). D) SES of connectance with temporal associations estimated for pseudo-time-series length above 600 time steps (slope = -0.064, sd = 0.007, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.67$, marginal $r^2 = 0.006$).

Supplementary material 3

Niche distances and species associations : theoretical expectations

Using differences between species functional niches can help to determine whether the description of species associations correspond to what is expected from species traits. According to the niche theory, distance between functional niches (hereafter referred to as functional and phylogenetic distances) should be linked with the strength of species interaction. Species functionally more close to each other are expected to interact more strongly either positively or negatively (Stouffer et al., 2012). Indeed, species with similar functional traits may either exclude each other because of resource competition, under the limiting similarity hypothesis (Abrams, 1975; MacArthur and Levins, 1967; Martin and Bonier, 2018) or positively interact through social information exchange under facilitation processes (Seppänen et al., 2007; Schmidt et al., 2010; Gil et al., 2017). Hence, a decrease in the absolute strength of the pairwise associations (regardless of the sign) with increasing pairwise functional dissimilarity is expected (Mönkkönen et al., 2017). As a functional focus may not capture all existing functional information required to effectively assess the functional distance, a complementary analysis based on phylogeny can also be useful. If we assume trait conservatism for a given pool of species (closer species along the phylogeny are more similar than distant species) (Futuyma, 1995; Stouffer et al., 2012), one should observe a decrease in the absolute association strength with an increase in phylogenetic distance. Furthermore, the extent to which two species share or not similar habitats (hereafter niche overlap) should also be linked to association strength. Under limiting similarity, species with close habitat requirements should negatively interact. Conversely, if species share social information on habitat, species living in similar habitat are expected to interact positively. Finally, as birds preferentially live in communities sharing a similar level of specialisation (Julliard et al. 2006), the difference in specialisation level (hereafter specialisation distance) between two species should be negatively related to species interactions. Specialist species are expected to interact more with specialist species living in their communities than with generalist species living in the neighbourhood, and the same goes for generalists, expected to interact more with other generalist species than with specialists. However, such an assumption should only be verified when the two specialists considered are sharing a similar niche, it makes no sense to expect a relationship between farmland and woodland specialists to be stronger than between specialists of the same habitat.

Calculating niche distances

Functional and phylogenetic distances

Functional dissimilarity was estimated using a life-history trait dataset for the birds of the Palaearctic (Storchová and Hořák, 2018). We computed the Generalized Functional Diversity (GFD) following Mouchet et al. (2008) to generate a pairwise functional dissimilarity distance between all pairs of species (Mouchet et al., 2010). This method computes all the combinations of the clustering algorithms from a functional distance matrix and provides the best consensus tree, i.e. the one for which the dissimilarity with the original distance matrix is the lowest according to the 2-norm goodness-of-fit index (Mérigot et al., 2010). We constructed our initial functional distance matrix using the Gower's distance because the trait matrix contained both qualitative and quantitative data (Gower, 1971). For our data, the best consensus dendrogram was built using the Unweighted Pair Group Method using arithmetic Average algorithm (UPGMA) (2-norm=3.39, threshold=3.47). From this dendrogram, we computed the cophenetic functional distance (Sokal and Rohlf, 1962) between species.

Phylogenetic trees of the 242 bird species were assessed from birdtree.org (Jetz et al., 2014). We estimated the consensus tree from 10,000 trees using the ape package (Paradis et al., 2004). We calculated the phylogenetic distance as the cophenetic distance between each pair of species in the consensus tree.

Niche overlap

We computed niche overlap for each species pair as the overlap between frequency distribution of each species within the 19 classes of habitat. To do so, we used the habitat information for each sampling point and we calculated the frequency distribution of each species over the 19 classes of habitat among the whole dataset. We then computed the χ^2 -distance, widely used to compare ecological assemblages (Ben-Shahar and Skinner, 1988; Flower et al., 1997), to estimate distance between each species habitat profile. The χ^2 -distance characterises the proximity in habitat distribution profiles independently of species abundance. We defined the habitat niche overlap as the similarity between habitat profiles as follows (Eq. 3 and Fig. S5) :

$$\begin{aligned} \text{NOD}_{a,b} &= 1 - \chi_{\text{dista},b}^2 \\ &= \sqrt{\sum_{j=1}^H \frac{y_t}{y_h} \left(\frac{y_{ah}}{y_a} - \frac{y_{hb}}{y_b} \right)} \end{aligned} \quad (3)$$

with $\text{NOD}_{a,b}$ the niche overlap distance between species a and b , $\chi_{\text{dista},b}^2$ the χ^2 -distance between habitat profiles of species a and b , H the number of habitats, y_t the total abundance of species a and b in all the habitats, y_h the abundance of species a and b in habitat h , y_{ah} the abundance of species a in h , y_a the total abundance of species a , y_{hb} the abundance of species b in h and y_b the total abundance of species b .

Specialisation distance

To assess the level of specialisation of species, we use the Species Specialisation Index (SSI) from Julliard et al. (2006) which corresponds to a specialization index for each bird species based on the distribution of their relative density among habitat classes in France. We calculated pairwise specialisation distance as the euclidean distance between specialisation values (see relationships between all the niche distances in Fig. S5).

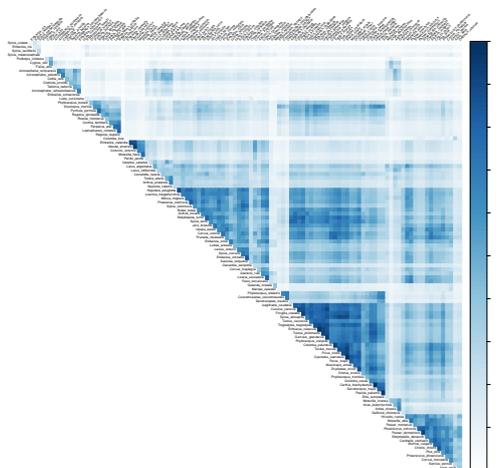


FIGURE S5 – Niche overlap (defined as the inverse of niche overlap distance and scale between 0 and 1 for graphical purposes) between species. Dark blue corresponds to high habitat overlap between species and light blue to no habitat overlap between species. Species are regrouped using hierarchical clustering order. From left to right and up to down, the first triangle regroups marsh species (*Acrocephalus scirpaceus*, *Acrocephalus palustris*, *Cettia cetti*, *Cisticola juncidis*, *Tadorna tadorna*, *Acrocephalus schoenobaenus*, *Emberiza schoeniclus*), the second regroups woodland specialist species (*Loxia curvirostra*, *Phylloscopus bonelli*, *Dryocopus martius*, *Pyrrhula pyrrhula*, *Regulus ignicapilla*, *Poecile montanus*, *Certhia familiaris*, *Periparus ater*, *Lophophanes cristatus*, *Regulus regulus*), then farmland species (*Emberiza calandra*, *Alauda arvensis*, *Coturnix coturnix*, *Motacilla flava*, *Perdix perdix*), then species from open areas (*Hippolais polyglotta*, *Luscinia megarhynchos*, *Milvus migrans*, *Phasianus colchicus*, *Sylvia communis*, *Buteo buteo*, *Anthus trivialis*, *Streptopelia turtur*, *Sylvia borin*, *Jynx torquilla*, *Upupa epops*, *Corvus corone*, *Prunella modularis*, *Emberiza cirrus*, *Lullula arborea*, *Lanius collurio*, *Sylvia curruca*, *Emberiza citrinella*, *Saxicola torquatus*, *Oenanthe oenanthe*, *Corvus frugilegus*, *Alectoris rufa*, *Linaria cannabina*, *Falco tinnunculus*), then woodland generalist species (*Phylloscopus sibilatrix*, *Coccothraustes coccothraustes*, *Dendrocoptes medius*, *Aegithalos caudatus*, *Cuculus canorus*, *Fringilla coelebs*, *Sylvia atricapilla*, *Turdus viscivorus*, *Troglodytes troglodytes*, *Erithacus rubecula*, *Turdus philomelos*, *Garrulus glandarius*, *Phylloscopus collybita*, *Columba palumbus*, *Turdus merula*, *Picus viridis*, *Cyanistes caeruleus*, *Parus major*, *Muscicapa striata*, *Dryobates minor*, *Oriolus oriolus*, *Phylloscopus trochilus*, *Columba oenas*, *Certhia brachydactyla*, *Dendrocopos major*, *Poecile palustris*, *Sitta europaea*), waterfowl (*Motacilla cinerea*, *Anas platyrhynchos*, *Ardea cinerea*, *Gallinula chloropus*) and finally periurban species (*Hirundo rustica*, *Motacilla alba*, *Passer montanus*, *Phoenicurus ochruros*, *Passer domesticus*, *Streptopelia decaocto*, *Carduelis carduelis*, *Sturnus vulgaris*, *Chloris chloris*, *Pica pica*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Corvus monedula*, *Serinus serinus*, *Apus apus*).

Relationship between niche distances

Functional and phylogenetic distances, niche overlap and specialisation distance were not totally independent as they were partly built on similar information as shown by the relationships between those three distances (Fig S3b). However they were also complementary indices. Functional information captured by functional distance was not completely redundant with functional information carried by phylogenetic relationships. Niche conservatism implied a part of redundancy between phylogenetic distance and functional distance but niche exclusion process made these two indices complementary. Habitat requirement leading to niche overlap, specifies one of the many aspect taken into account in functional distance. These two indices also were complementary as they captured much different variabilities. Niche overlap successfully regrouped specialists from given habitat together and more generalist species together (Fig. S6). Specialisation distance segregated specialist species from generalist species and it was logically closer to functional distance than to the other indices. However, while present in a same habitat, generalist species can have different functional niches, this index was thus complementary to other indices by bringing species by their specialisation level.

Linking niche distances and species associations

We expected a decrease in the strength of pairwise species associations (i.e. the absolute value) when the distance (either functional or phylogenetic, niche overlap or specialisation distances) between species increases. This should result in a funnel plot,

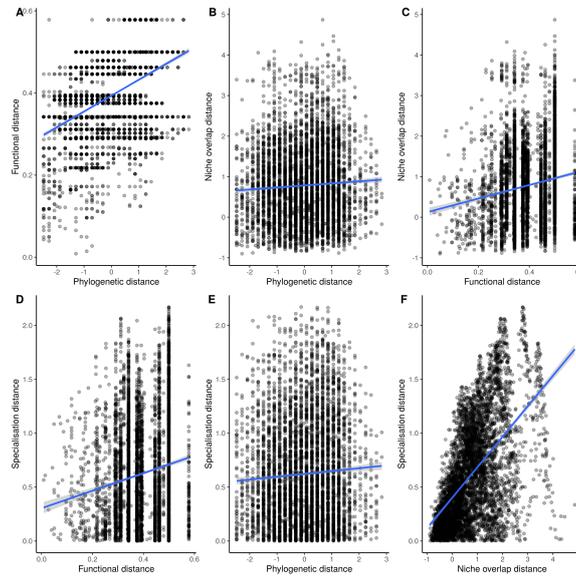


FIGURE S6 – Distance coplots. A) Functional versus phylogenetic distances. B) Niche overlap versus phylogenetic distance. C) Niche overlap versus functional distance. D) Specialisation distance versus functional distance. E) Specialisation distance versus phylogenetic distance. F) Specialisation distance versus niche overlap distance.

absolute values of both positive and negative associations decreasing with the distance (Mönkkönen et al., 2017). We therefore applied quantile regressions to analyse the link between species associations (either spatial or temporal) and the niche distances using the R package `quantreg` (Koenker et al., 2012). We first averaged pairwise association values from the different habitats and biogeographic regions to obtain two associations (one temporal and one spatial) for each species pair. This averaging step was not done to compute quantile regression with specialisation distance as our hypothesis was relevant by habitat for this distance. For the other analyses, before averaging, we set non significant associations to 0, as a non-association between two species in some context, while they are associated in others, might be informative even if many non-significant associations may be due to data limitations (we also conducted the subsequent analyses with association averages obtained without non-significant associations and they lead to similar results while sometime less pronounced, Fig. S8). We computed regression for each quantile between 0.01 and 0.99 and we expected that upper quantiles showed a negative relationship with distance and that lower quantiles displayed a positive link with distance.

Overall, we found that the relationships between species associations (temporal and spatial) and niche distances fulfilled theoretical expectations based on species interactions (Fig. S7). More precisely, spatial and temporal associations were significantly related to functional and phylogenetic distances depicting a funnel plot pattern (Fig. S1A-D). Spatial and temporal associations were also related to niche overlap (Fig. S1E-F), as it was expected for interaction according to limiting similarity (interactions expected to be more negative with habitat overlap (MacArthur and Levins, 1967; Abrams, 1975)) and social information theory (interaction expected to be more positive with habitat overlap (Goodale et al., 2010; Gil et al., 2017)), a frequently observed process in birds (Magrath et al., 2015; Forsman and Thomson, 2008; Thomson et al., 2003). If spatial associations were only a reflection of statistical associations driven by habitat, we could have expected to find species sharing a very similar habitat niche to be only positively associated in space. In such a case, it would have been impossible to disentangle spurious spatial associations from more biologically meaningful associations. Conversely, we showed that species with very similar habitat requirements could either be positively or negatively strongly associated in space. This pattern was confirmed using temporal associations for which the strength likewise decreased with niche overlap distance. Finally, spatial and temporal associations were also related to specialisation distance (Fig. S1G-H), with on average, specialists from a given habitat strongly associated, as well as generalists with other generalists, but specialists were weakly associated with generalists. This was expected due to the structure of bird communities in which species tend to be regrouped according to their specialisation level (Julliard et al. 2006).

Some examples can be provided. The Great tit (*Parus major*) and the crested tit (*Lophophanes cristatus*) are an example of strong (negative in space and time) association between functionally close species. Concerning phylogenetic distance, the willow warbler (*Phylloscopus trochilus*) and the common chiffchaff (*Phylloscopus collybita*) were closely phylogenetically related and showed a strong negative temporal association and a positive spatial association. For habitat distance (niche overlap distance), the common chaffinch (*Fringilla coelebs*) and the great tit (*Parus major*) shared similar habitat requirements and they were strongly and positively associated in space and time. Conversely, the golden oriole (*Oriolus oriolus*) and the Eurasian blackcap (*Sylvia atricapilla*) were negatively associated in space and positively in time while their niche overlap distance was short. Finally, an example of strong association between species with close specialisation levels is the strongly association in space and time in multiple habitats (deciduous woodland, several open land types and suburban settlements) between the (*Carduelis carduelis*) and the melodious warbler (*Sylvia atricapilla*) which have similar specialisation index.

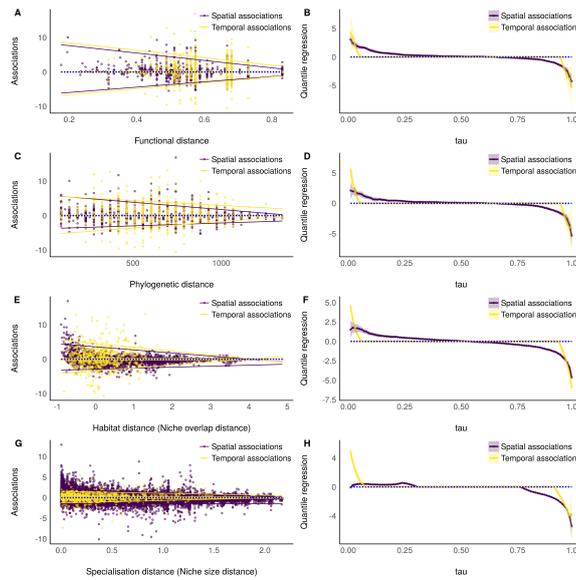


FIGURE S7 – Quantile regression of species associations over niche positional (functional and phylogenetic), niche overlap and specialisation distances. First row, functional distance. A) Spatial and temporal associations over functional distance. Purple lines display first and last significant quantile regression of spatial associations and yellow lines display first and last significant quantile regression of temporal associations. B) Significance of quantile regression coefficients of spatial and temporal associations for each quantile (τ). Second row, phylogenetic distance. C) Spatial and temporal associations over phylogenetic distance. D) Significance of quantile regression coefficients of spatial and temporal associations for each quantile (τ). Third row, niche overlap. E) Spatial and temporal associations over niche overlap distance. F) Significance of quantile regression coefficients of spatial and temporal associations for each quantile (τ). Fourth row, specialisation distance. G) Spatial and temporal associations over specialisation distance. H) Significance of quantile regression coefficients of spatial and temporal associations for each quantile (τ).

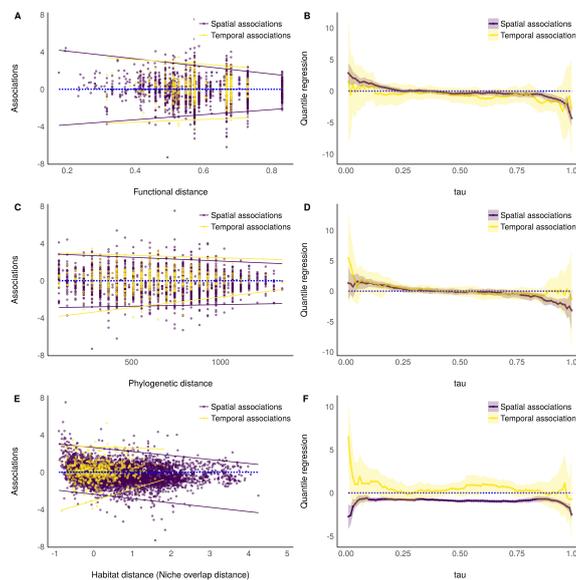


FIGURE S8 – Quantile regression of species associations (averaged without non-existing associations) over niche positional (functional and phylogenetic) and overlap distances. First row, functional distance. A) Spatial and temporal associations over functional distance. Purple lines display first and last significant quantile regression of spatial associations and yellow lines display first and last significant quantile regression of temporal associations. B) Significance of quantile regression coefficients of spatial and temporal associations for each quantile (τ). Second row, phylogenetic distance. C) Spatial and temporal associations over phylogenetic distance. D) Significance of quantile regression coefficients of spatial and temporal associations for each quantile (τ). Third row, niche overlap distance. E) Spatial and temporal associations over niche overlap distance. F) Significance of quantile regression coefficients of spatial and temporal associations for each quantile (τ).

Supplementary material 4

Relationship between spatial and temporal species associations

Overall, we found that spatial and temporal species associations were related. They were more often significant together for a given pair than expected by chance. A χ^2 test performed on the contingency table of non-significant versus significant associations (grouping positive and negative associations) in space and time showed that spatial and temporal associations were non-independent and most likely to be found significant together than expected by chance (non-averaged associations : $\chi^2 = 314$, $df = 1$, p -value < 0.05 ; averaged associations : $\chi^2 = 29$, $df = 1$, p -value < 0.05). Significant temporal associations were positively related to significant spatial associations and negatively related to non-significant spatial associations, meaning that temporal and spatial associations were preferentially significant together.

In addition, we found that signs of temporal vs. spatial species association were also related. Spatial and temporal species associations were more often negative together or positive together than expected by chance. A χ^2 test performed on the contingency table of positive, null and negative spatial and temporal association (Table S4) confirmed that spatial and temporal associations were non-independent (non-averaged associations : $\chi^2 = 319$, $df = 4$, p -value < 0.05 ; averaged associations : $\chi^2 = 66$, $df = 4$, p -value < 0.05). In particular, negative temporal associations were positively related to negative spatial associations and negatively related to positive spatial associations. A majority of significant associations (i.e. non null) were either positive (85) or negative (250) both in space and time. 194 species associations were negative in space but positive in time and 69 associations were positive in space but negative in time.

		Spatial species associations			
		-	0	+	
Temporal species associations	+	85	288	45	By species pair, habitat and biogeographical area
	0	50671	202972	38336	
	-	92	266	41	
	+	194	0	85	Average by species pair
	0	3171	255	1862	
	-	250	0	69	

TABLEAU S1 – Contingency table of temporal and spatial species associations estimated by species pair, habitat and biogeographical area (first three rows) and averaged by species pair (last three rows).

Supplementary material 5

Factors of connectance decline

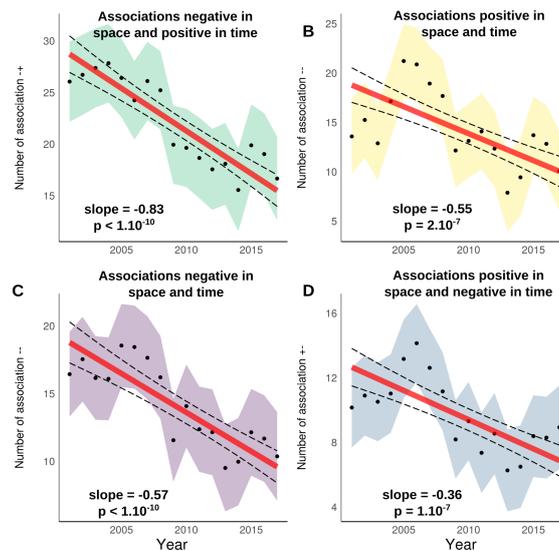


FIGURE S9 – Temporal change in the number of each type of species associations in bird communities between 2001 and 2017 in France. A) Associations negative in space and positive in time displays a significant decline since 2001. B) Associations positive in space and time show a significant negative trend. C) Associations negative in space and time displays a significant decline since 2001. D) Associations positive in space and negative in time displays a significant decline since 2001. Significant linear regressions are shown by red lines with confidence intervals displayed as dashed lines.

We found that the number of all species association types were decreasing over time (Fig S5a, negative in space and positive in time : slope = -0.83, sd = 0.11, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.68$, marginal $r^2 = 0.003$, negative in space and time : slope = -0.57, sd = 0.09, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.71$, marginal $r^2 = 0.002$, positive in space and negative in time : slope = -0.36, sd = 0.07, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.69$, marginal $r^2 = 0.001$, positive in space and time : slope = -0.55, sd = 0.11, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.68$, marginal $r^2 = 0.001$). Association negative in space and time or negative in space and positive in time experienced a stronger decline between 2001 and 2017 (-36.9% and -36.1% respectively) than the two other types (positive in space and time : -25.8%, positive in space and negative in time : -12.0%).

We found that species richness was decreasing over time (slope = -0.15, sd = 0.01, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.77$, marginal $r^2 = 0.005$) as well as the non-corrected connectance (raw connectance, slope = $-5.8 \cdot 10^{-5}$, sd = $1.6 \cdot 10^{-5}$, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.76$, marginal $r^2 = 0.0005$), the number of associations (slope = -2.31, sd = 0.24, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.74$, marginal $r^2 = 0.004$) and the number of individuals (slope = -0.95, sd = 0.09, p-value < 0.05, conditional $r^2 = 0.75$, marginal $r^2 = 0.004$) (Fig. S10).

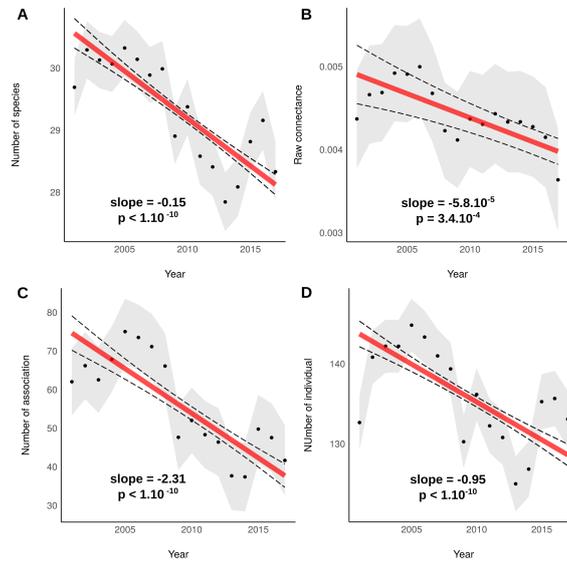


FIGURE S10 – Temporal change in species richness and in non-corrected (raw) connectance in bird communities between 2001 and 2017 in France. A) Number of species per site. B) Raw connectance (i.e. not corrected for network size). C) Number of realised associations per site. D) Number of individuals per site. Significant linear regressions are shown by red lines with confidence intervals displayed as dashed lines.

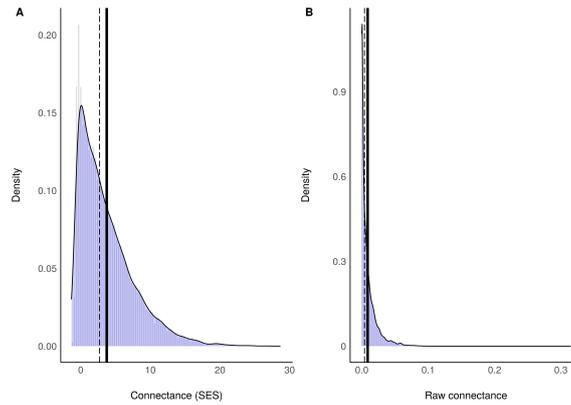


FIGURE S11 – Distribution of connectance values for all sites and all years. A) SES values of connectance. B) Values of non-corrected (raw) connectance. Solid lines show the mean and dashed lines the median.

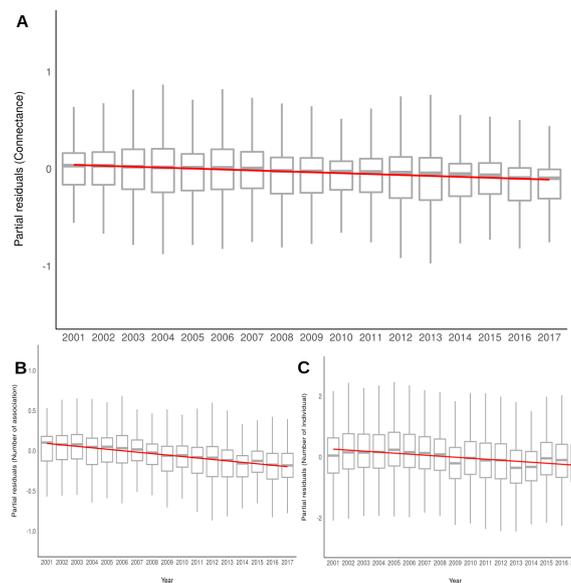


FIGURE S12 – Partial residuals of GAMMs. A) Connectance (SES) as the response and years as the continuous explanatory variable. B) Number of association as the response and years as the continuous explanatory variable. C) Number of individual as the response and years as the continuous explanatory variable. Red lines correspond to the effect of years on the response.

Supplementary material 6

Temporal and spatial associations and trend linear classes

We analysed the link between spatial and temporal species associations and species dynamics. To do so, we used species abundance national indices (Rigal et al., 2020) to estimate the trend of each species population in France between 2001 and 2017 and we obtained the linear classification of each species (decrease, stable or increase). For each species, we combined the signs of associations made by the species to the trend class of the species to obtain a contingency table of association classes versus species trends. We did so with temporal associations and spatial associations separately. We then conducted a similar analysis with combined spatial and temporal associations, leading to nine associations classes, namely negative spatial and temporal associations, null spatial and negative temporal associations, positive spatial and negative temporal associations, negative spatial and null temporal associations, no association, positive spatial and null temporal associations, negative spatial and positive temporal associations, null spatial and positive temporal associations, positive spatial and temporal associations. Relationships between trend classes and association classes from contingency tables were analysed using a χ^2 test of independence.

Overall, we found that spatio-temporal associations were linked to species trends ($\chi^2 = 369$, $df = 16$, p -value < 0.05). In particular, increasing species were more prone to not be involved in spatial or temporal associations whereas decreasing or stable species were more related to one or multiple types of associations (negative temporal associations and positive or negative spatial associations, respectively, Fig. S13). Similar results were found using either only spatial (Fig. S14) or temporal (Fig. S15) associations. Note that the propensity of decreasing species to be involved in negative temporal associations is not artefactual, the detection of the temporal associations being not linked to the trend of the species.

For instance, the middle spotted woodpecker (*Dendrocoptes medius*) has increased since 2001 but was spatially associated with less than 10% (283/2923) of species in the biogeographical and habitat classes where it lives and temporally associated with only one species in a given habitat and biogeographical region. Conversely, the Eurasian skylark (*Alauda arvensis*) sharply decreased between 2001 and 2017 and was spatially associated in 36% (2310/6409) of the combination of species, habitats and biogeographical regions in which it was involved, and is temporally associated in 49 combinations (the highest value being 52 temporal associations for the dunnock (*Prunella modularis*), also a decreasing species).

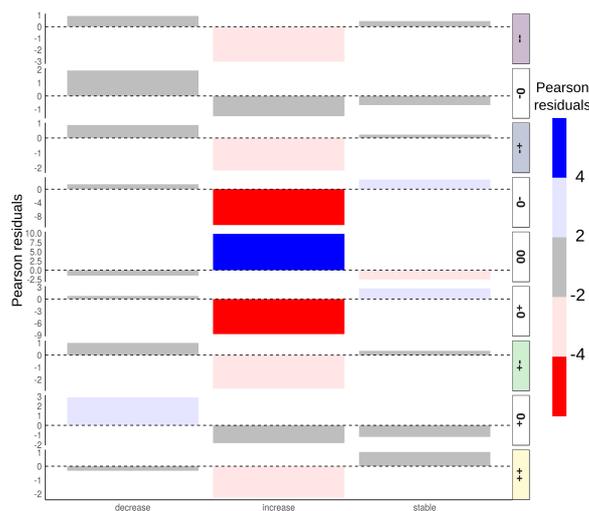


FIGURE S13 – Relationship between spatio-temporal associations and species temporal trends. Residuals of χ^2 test of independence ($\chi^2 = 369$, $df = 16$, p -value < 0.05) between spatio-temporal association classes (– negative spatial and temporal association, 0– negative temporal association, +- positive spatial and negative temporal association, -0 negative spatial association, 00 no association, +0 positive spatial association, +- negative spatial and positive temporal association, 0+ positive temporal association, ++ positive spatial and temporal association) and species trend classes between 2001 and 2017 (decrease, increase or stable). Residuals with absolute value higher than 2 (red for negative and blue for positive) have a major influence on the dependence between association and trend.

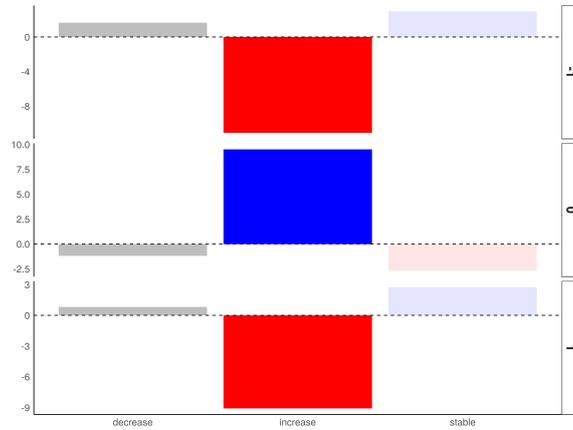


FIGURE S14 – Relationship between spatial associations and species trends. Residuals of χ^2 test of independence (p-value < 0.05) between spatial association classes (-1 negative association, 0 no association, +1 positive association) and species trend classes between 2001 and 2017 (decrease, increase or stable). Residuals with absolute value higher than 2 (red for negative and blue for positive) have a major influence on the dependence between association and trend.

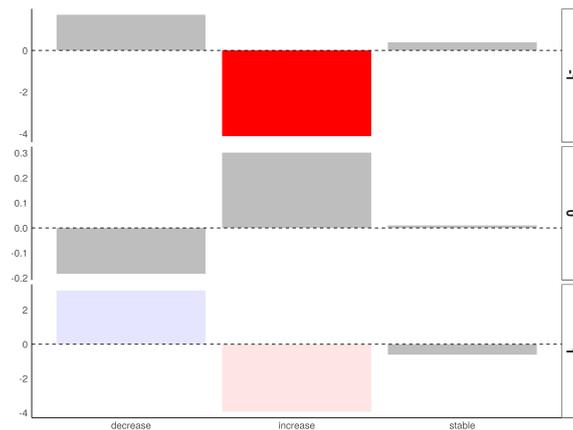


FIGURE S15 – Relationship between temporal associations and species trends. Residuals of χ^2 test of independence (p-value < 0.05) between temporal association classes (-1 negative association, 0 no association, +1 positive association) and species trend classes between 2001 and 2017 (decrease, increase or stable). Residuals with absolute value higher than 2 (red for negative and blue for positive) have a major influence on the dependence between association and trend.

Anthropogenic drivers reshape network structure and composition of bird communities

Stanislas Rigal^{1*}, Vincent Devictor¹, Vasilis Dakos¹

¹ ISEM, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Montpellier, France

*Corresponding author, email : stanislas.rigal@umontpellier.fr

Abstract

Linking changes in community structure and composition to explicit human-induced drivers remains challenging at a large spatial scale. We report spatio-temporal changes in the network structure and composition in bird communities exposed to land use change (including change in pesticide use, farm size, urbanisation, forest cover) and climate change (temperature and precipitation) in France over nearly two decades (2001-2017). We found strong ongoing changes in the composition and structure of bird communities and that those changes were related to the pressures considered. We found that communities are progressively dominated by generalist species with fewer species associations in landscapes affected by agricultural intensification. We also report a decline in species associations in landscapes exposed to climate change. Conversely, the density of species associations and community specialisation are positively related to the increases in forest cover. Our findings show that anthropogenic perturbations have rapidly shaped the composition and structure of biotic communities at a large spatial scale. Therefore, transformative changes allowing to reduce the level of such pressures are needed if declines in the diverse facets of biodiversity are to be halted.

Introduction

Impacts of human activities on biodiversity are intensifying (IPBES, 2019; Ripple et al., 2017). Declines in species abundance, richness and range are well documented (Lesica and Crone, 2017; Murphy and Romanuk, 2014; Rosenberg et al., 2019), and direct effects of anthropogenic pressures on individual species are also more and more understood. However, how species interactions are also affected by ongoing anthropogenic pressures remains overlooked (Tylianakis et al., 2008). Yet, conservation biologists had early perceived the co-dependency of species as a matter of interest and concern (Janzen, 1971). Indeed, changes in species interactions can be decoupled from variations in abundance of individual species or community composition (Valiente-Banuet et al., 2015).

Among the main drivers of the current biodiversity crisis, both land-scape modifications (e.g. through agricultural intensification (Emmerson et al., 2016) and other land-use changes (Ellis et al., 2010)), and climate change have been shown to be predominant (IPBES, 2019). Furthermore, these pressures are known to act together, or even in synergy, on biodiversity (Brook et al., 2008). Beyond their effect on individual species, those anthropogenic pressures may impact intertwined components of biotic communities : species composition and abundance as well as interaction values and interaction network structure (Fig. S1).

The existence, intensity and frequency of species interactions can be modified by direct changes in the environmental conditions or by modifications in species abundance and behaviour, due to anthropogenic drivers (Wong and Candolin, 2015) (Fig. S1b). For instance, the effect of climate change on species interactions has become of growing attention since two decades (Boukal et al., 2019; Harrington et al., 1999; Tylianakis et al., 2008). However, influences of other anthropogenic pressures are much less documented (de Chazal and Rounsevell, 2009; Hoover et al., 2012; Torres et al., 2017), with some exceptions in plant-plant interactions (Brooker, 2006; Pfleeger and Zobel, 1995). The few studies addressing the consequences of non-climatic pres-

ures along with climate change have highlighted the need to consider the combined effect of all the anthropogenic stressors on species interactions (Schweiger et al., 2010; Start et al., 2020; Tylianakis and Morris, 2017). Overall, our understanding of how pressures affect species interactions remains limited, in particular as species interactions can also, in return, influence how the whole community responds to global change (Hobart et al., 2019; Suttle et al., 2007). Indeed, changes in species composition and/or in species interactions may impact the entire network and might therefore modify emergent properties of this network such as community resilience to perturbations (Larsen et al., 2005; Thébault and Fontaine, 2010).

Large-scale analyses of community interaction networks facing global changes are mostly limited by the estimation of species interactions from macro-ecological data. Interactions are therefore mainly approached using proxies such as species associations, defined as the statistical (spatial or temporal) relatedness among species. Species associations can be obtained from spatial co-occurrence (Morueta-Holme et al., 2016) with well known limitations due the numerous non-biotic processes influencing species distribution (Barner et al., 2018; Blanchet et al., 2020). Recent theoretical advances in causality detection in time-series (Sugihara et al., 2012) have opened a new research avenue to quantify species interactions from species time-series (Deyle et al., 2016; Ushio et al., 2018). However, the application of these methods to real-world systems can be difficult as data uncertainty and noise might outweigh significant information contained in time-series. Therefore, a transversal approach combining information from spatial co-occurrence and temporal co-fluctuation of species, limiting biases inherent both in spatial and temporal methods, is among the most complete framework to obtain proxies of species interactions from large-scale spatial and temporal datasets (Rigal et al., in prep.a). Species identity and abundance in communities may be affected (Fig. S1a), for instance by a change in environmental conditions, habitat availability or direct destruction of individuals. It results in a modification of community composition with some species locally disappearing while others may replace them. One of the most documented changes in community composition is the general replacement of specialist species by generalists leading to a global homogenisation of communities (McKinney and Lockwood, 1999).

Birds form a pertinent group to estimate ecologically meaningful associations, as competitive exclusion and exchange of social informations are reported between multiple bird species (Rigal et al., in prep.a), and to track their changes in parallel to variations in community composition, as their dynamics had been widely monitored for decades (Brlík et al., 2021). In addition, bird responses to anthropogenic drivers -agriculture intensification through pesticide use and land regrouping, land-use change through urbanisation and change in forest cover, and climate change through change in temperature and precipitation- are well documented (Bowler et al., 2018; Hallmann et al., 2014; Stanton et al., 2018a; Rigal et al., in prep.b). Those drivers have been also reported to be linked to change bird community composition (Davey et al., 2012; Gaüzère et al., 2015) and more recently, a decline in the connectance of French bird communities over the last two decades has been highlighted (Rigal et al., in prep.a). Yet, the relative influence of anthropogenic drivers on such a change in community composition and network structure remains unclear.

In this study, we use the French Breeding Bird Survey to assess whether and how the observed temporal change in the

structure of species association network (connectance) can be related to the effects of anthropogenic drivers (agricultural intensification, land-use change and climate change). We also more specifically track whether and how those specific drivers modify community composition using the proportion of habitat generalists in bird communities, which should increase with anthropogenic disturbance.

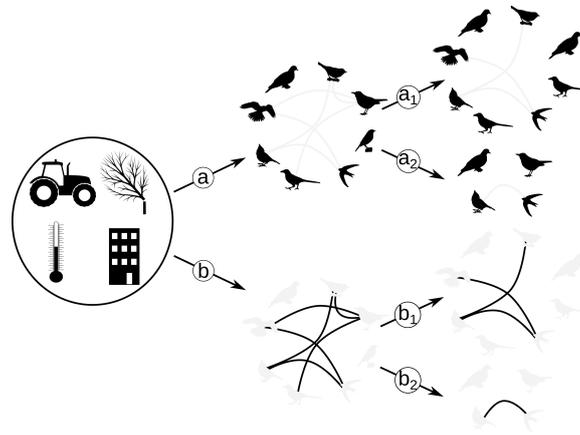


FIGURE S1 – Multiple effects of anthropogenic pressures on communities. a) A focus on species can show that a1) species identity and a2) species abundance or richness may be impacted by perturbations. b) A focus on species interactions can highlight that beyond changes in species' identity and abundance, the number and the density of species interaction (b1 and b2) may be affected by pressures which results in changes in the network structure.

Material and methods

Bird data and community composition and structure

Bird data

We use the French Breeding Bird Survey (Jiguet et al., 2012) monitoring spatial and temporal dynamics of the 242 most common bird species in 2, 514 sites in mainland France from 2001 to 2017. Sites are randomly distributed over France and correspond to 2x2 km squares in which the abundances of breeding bird species were monitored on 10 sampling points. Each sampling point represents a species assemblage changing in abundance and composition over time. Habitats were also monitored and we regrouped the 37 initial classes in 19 types following (Rigal et al., 2020). Monitoring of each site was conducted twice a year between 1st of April and 15th of June from 2001 to 2017. We selected the most abundant species of the 242 recorded species (representing 99% of the total abundance) to avoid over-representation of rare species. After removing rare species and sites only monitored once, our dataset consisted of 1,969 sites and 109 species.

Species associations and network connectance

We used species association values from Rigal et al. (in prep.a) obtained via spatial co-occurrence and temporal co-fluctuations to reconstruct species association networks in each site using species as nodes and associations as links. Rigal et al. have generated a matrix of pairwise significant associations derived from the combination of species spatial co-occurrence and temporal co-fluctuation. More specifically, this matrix of species association detailed which species pairs were significantly associated both in space and time in each of the monitored sites, according to the habitat and the biogeographic region of the site. Focusing on species associations that were significant both in space and time enables to address the weakness of spatial and temporal methods taken in isolation. In addition the ecological meaning of the observed species associations was also quantitatively and qualitatively tested in Rigal et al. (in prep.a). In this study, for each site, we computed the connectance of the association network, measuring the number of realised associations

among the possible associations (Landi et al., 2018), i.e. the number of associated species pairs among all the present ones. As network size may impact connectance values, we explicitly model network size in the models (see detailed model in 2.3) to account for this bias.

Species and community generalisation index

The Species Generalisation Index (SGI) was obtained from (Godet et al., 2015). This index is based on the distribution of the relative density among habitat classes for each bird species. SGI is independent from the species distribution in space and from species local abundances; it corresponds to the preference of a given species for specific habitats. The Community Generalisation Index (CGI) is calculated as the community weighted mean of SGI and characterises whether a community is more or less composed of habitat generalists or specialists. CGI increases following a relative increase in the abundance of generalist species.

Anthropogenic drivers

Agricultural intensification

We used the pesticide (herbicides, fungicides, insecticides and growth regulators) purchase data (2013-2017) from the French Water Information System (SIE, 2019) available as the quantity of each active substance (Q in kg) used for each postal code. We geo-referenced pesticide data using postal code information (ODS 2013) and we assessed total cultivated area (TCA) for each postal code from governmental data (CC, 2016). The n active substances apply on a parcel of land are not identically effective at the same mass. The treatment intensity index (TII) (Pingault et al., 2009) allows to estimate the quantity of active substance by hectare while standardising each substance by its effective dose, i.e. the approved unit dose (AUD) in $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$. AUD was available from product usage information (ANSES 2019) and corresponds to the amount of active substance used for an average treatment specified for the marketing authorisation. TII for each postal code c was obtained by summing the amount of each active substance i divided by its AUD, and standardised by TCA of the postal code (Eq. 1). Change in pesticide use was calculated using a moving window (see below 2.3.1).

$$TII_c = \frac{\sum_i^n (\frac{Q_i}{AUD_i})}{TCA_c} \quad (1)$$

In addition to pesticide use, the size of farmland production units were obtained from the national agricultural census. Farm size corresponds to the average Total Cultivated Area (TCA in ha) by farm in 2010. Change in farm size corresponds to the variation in TCA by farm between 2000 and 2010.

Land-use change

We used land-use data provided by the Centre for spatial study on biosphere (Inglada et al., 2017) to estimate the level of urbanisation. We used land-cover values for 2009 as it corresponded to the middle year of the time period covered by bird data and was coherent with the available data for change in urbanisation. Land-use data were available at a 30-m resolution. We grouped the four urban classes (Continuous Urban Fabric, Discontinuous Urban Fabric, Industrial and Commercial Units, Road Surfaces) and we measured the percentage of the site (2x2km) covered by these four classes of artificial land-cover.

Changes in urbanisation were recovered from the map of change in urbanisation between 2009 and 2018 made available by the Centre for study on risk, environment and land-use (CEREMA, 2020). For each postal code, the flow of urbanisation between 2009 and 2018 was measured as a percentage of the total area of the postal code. For each site, the value of urbanisation change corresponds to the value of urbanisation change of its postal code.

Forest cover in 2000 and change in forest cover between 2000 and 2016 were obtained from the Global Forest Change (Hansen et al., 2013). Forest cover corresponds to canopy closure measured with a resolution of 30m. For each site, the value of forest cover corresponds to the average of forest cover on the site. Change in forest cover was calculated as the difference between forest gain and forest loss on the site.

Climate change

Temperature data from 2001 to 2017 were made available by the French meteorological institute with near surface monthly means provided for each 8x8 km cells over France (Gaüzère et al., 2015). For each site, the temperature value corresponds to the average spring temperature (in °C, April to August) between 2001 and 2017. Change in temperature was calculated using a moving window (see below 2.3.1).

Precipitation data from 2001 to 2013 were also available from the French meteorological institute with the same spatial resolution. For each site, the average of the spring precipitation (in mm, April to August) over the whole period was taken. Change in precipitation was calculated using a moving window (see below 2.3.1).

Statistical analyses

Moving-window

As each site was not necessarily monitored each year, connectance and CGI were not always available for each year in each site. Moreover, the anthropogenic drivers were not available at the same resolution due to the variety of data sources and the trends for some drivers (pesticide use, temperature and

precipitation) was not directly available. We therefore used a moving-window approach to both assess trends in connectance, CGI, pesticide use, temperature and precipitation with enough data and to analyse anthropogenic pressures and community responses on a similar spatial scale. To do so, we used an approach based on Geographically Weighted Regression (GWR) (Gollini et al., 2013 ; Lu et al., 2013) in which each site was considered as the centre of a 80-km-radius window. Window size corresponds to a compromise to have both a sufficient spatial accuracy and enough windows encompassing more than 20 sites (see supplementary material 1). To each site within the window was given a weight decreasing with the distance to the central selected site, following a bisquare kernel function. The trend value attributed to the central site for connectance, CGI, pesticide use, temperature and precipitation, corresponds to the slope of a weighted linear regression computed with values from all sites within the window. For farm size, urbanisation and forest cover (for which change was directly available from data), the trend value attributed to the central site corresponds to the weighted average of values from all sites within the window.

Statistical model

We first estimated the relationships between connectance and CGI in space and time using a Generalised Additive Mixed Model (GAMM). We computed the linear effect of CGI (set as explanatory variables) on connectance (set as the response variable) both with spatial values and temporal trends, while explicitly modelling spatial auto-correlation between sites using a two dimension isometric thin plate regression spline based on geographic coordinates of sites (Wood, 2003, 2017). As the number of monitored sites varies between years as well as the representativeness of each biogeographic areas, we added site identity and biogeographic areas as random variables.

We then estimated the effect of anthropogenic pressures on connectance and CGI trends. We used a similar GAMM, estimating the linear effect of trend in anthropogenic pressures (set as explanatory variables) on connectance or CGI trends (set as response variable) while controlling for pressure baselines. We also controlled for multicollinearity between explanatory variables using variance inflation factors (Fox and Monette, 1992).

Results

Driver distributions and trends

Pesticide use and farm size have increased in most areas (Fig. S2) and in particular in places where agricultural practices were already intense (see supplementary material 3), e.g. the Parisian Basin (North-East), the Mediterranean area (South-East), the Aquitaine Basin (South-West). By contrast, mountainous (e.g. Pyrenean (far southwestern) and Alpine (far southeastern) areas) landscapes were less impacted.

Urbanisation trend is high in living centres, as well as locations surrounding cities. Change in forest cover was lead by the consequences of Atlantic storms which greatly impacted the Landes forest (southwestern) but urbanisation, forest management and agricultural abandonment also affected forest cover in all other areas.

Recent temperature changes (2001-2017) have been contrasted with a striking spring temperature increase in the mountain area (the Alps in the south east and the Pyrenees in the south

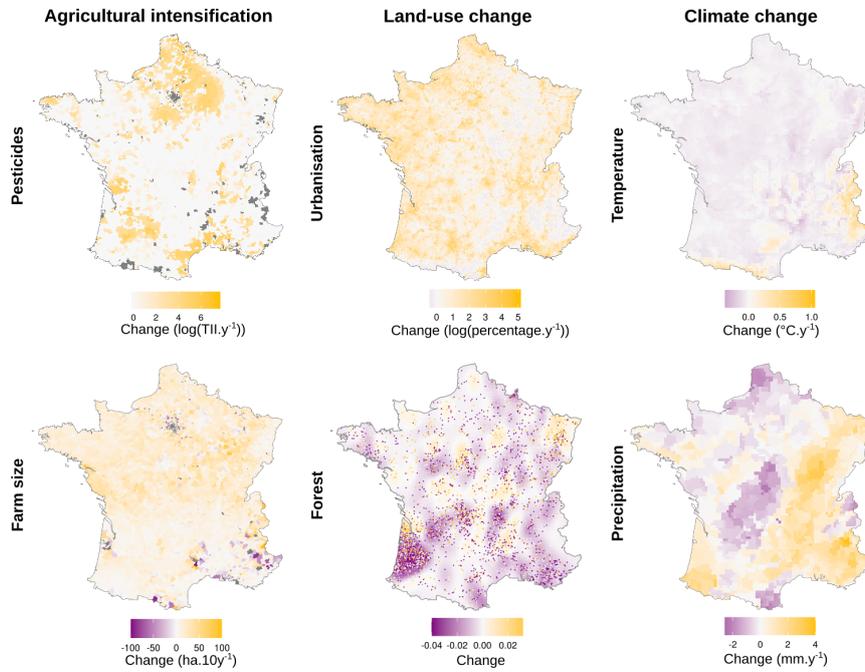


FIGURE S2 – Spatial distribution of the trends in anthropogenic drivers. Agricultural intensification is represented both by change in high input management methods (pesticide use) and farmland production units (farm size). Pesticide use trend is the regression slope of TII over time. Farm size change is measured between 2000 and 2010. Land-use change corresponds to change in urban and forest cover. Trend in urbanisation corresponds to the percentage of newly artificialised areas between 2009 and 2018. Changes in forest cover are measured between 2000 and 2016 as loss or gain (dots) and interpolated for data visualisation. Climate change is assessed through variations in temperature and precipitation. Temperature and precipitation changes correspond to linear regression slopes of spring temperature and precipitation over years, between 2001 and 2017 for temperature and between 2001 and 2013 for precipitation.

west). Note that over a longer period (1980-2017), temperature increase was more severe and was found almost everywhere (see supplementary material 3). Precipitation has mostly declined in the north and the west and increased in the south and the east.

Change in species association networks in bird communities

Controlling for species richness, connectance, i.e. the number of species associations realised among the possible ones, has declined over the period considered, and CGI, i.e. averaged generalism of species in communities, has increased over the period considered at the national scale (supplementary material 2) as well as in most communities (Fig 3A-B).

Connectance and CGI were negatively related in space (slope = $-6.4.10^{-4}$, $sd = 0.7.10^{-4}$, $t\text{-value} = -8.67$, $p\text{-value} < 1.10^{-10}$, conditional $r^2 = 0.76$, marginal $r^2 = 0.24$) and time (slope = -11.1 , $sd = 0.6$, $t\text{-value} = -19.04$, $p\text{-value} < 1.10^{-10}$, conditional $r^2 = 0.71$, marginal $r^2 = 0.44$) (Fig. S3C-D). Note that this relationship was not directly derived from the species level as SGI and the number of significant associations per species were not significantly related (see supplementary material 4).

Impacts of anthropogenic drivers on community connectance and composition

Overall, we found that connectance trend was negatively related to trend in pesticide use and positively related to trend in forest cover trend (Tab. S1, Fig. S4).

A deeper inspection of the cause of the connectance decline, i.e. by looking at the effect of anthropogenic drivers on the two

components of connectance trend (trends in number of observed and of potential associations), shows that trend in pesticide use has been negatively related to both components (Fig. S4). This is however not visible for forest cover.

In addition, if connectance is not impacted by farm size trend, the latter is negatively related to trends in the number of observed and potential associations (Fig. S4). Urbanisation trend is related to an increase in the number of potential associations, temperature trend to a decline in the number of observed associations and precipitation trend to both a decline in the number of observed associations and an increase in the number of potential associations (Fig. S4). In those cases however, the relationships seems not to be strong enough to be visible à connectance level.

CGI trend was positively related to trend in farm size and negatively to trend in forest cover (Tab. S2, Fig. S5).

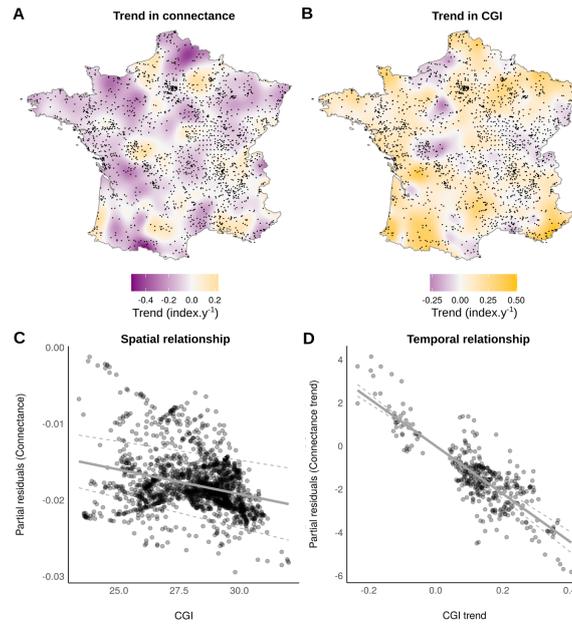


FIGURE S3 – Trends and relationship between connectance and community generalisation index (CGI). A) Map of connectance trends obtained by kriging interpolation. Positive values in orange, negative values in purple. B) Map of CGI trends obtained by kriging interpolation. Positive values in orange, negative values in purple. C) Relationship between connectance (partial residuals of the GAMM) and CGI. D) Relationship between connectance trend (partial residuals of the GAMM) and CGI trend. Note that non significant GCI and connectance trend values were removed from the analysis which explains the gap around zero.

Drivers	Estimate	Std. error	t value	p-value
Trend in pesticide use	-0.85	0.12	-7.26	< 0.05
Farm size trend	-0.23	0.14	-1.71	0.09
Urbanisation trend	0.17	0.12	1.39	0.17
Trend in forest cover	0.39	0.07	5.24	< 0.05
Temperature trend	-0.18	0.13	-1.40	0.16
Precipitation trend	0.01	0.08	0.11	0.91

TABLEAU S1 – Effects of anthropogenic drivers on connectance trend. Coefficient estimates (*Estimate*), standard errors (*Std.error*), associated *tvalue* and significance level (*p-value*). Adjusted $r^2 = 0.29$.

Drivers	Estimate	Std. error	t value	p-value
Trend in pesticide use	-0.06	0.06	-1.08	0.28
Farm size trend	0.11	0.06	1.90	< 0.05
Urbanisation trend	-0.03	0.04	-0.75	0.45
Trend in forest cover	-0.08	0.03	-2.99	< 0.05
Temperature trend	-0.03	0.04	-0.59	0.56
Precipitation trend	-0.06	0.04	-1.34	0.18

TABLEAU S2 – Effects of anthropogenic drivers on CGI trend. Coefficient estimates (*Estimate*), standard errors (*Std.error*), associated *tvalue* and significance level (*p-value*). Adjusted $r^2 = 0.29$.

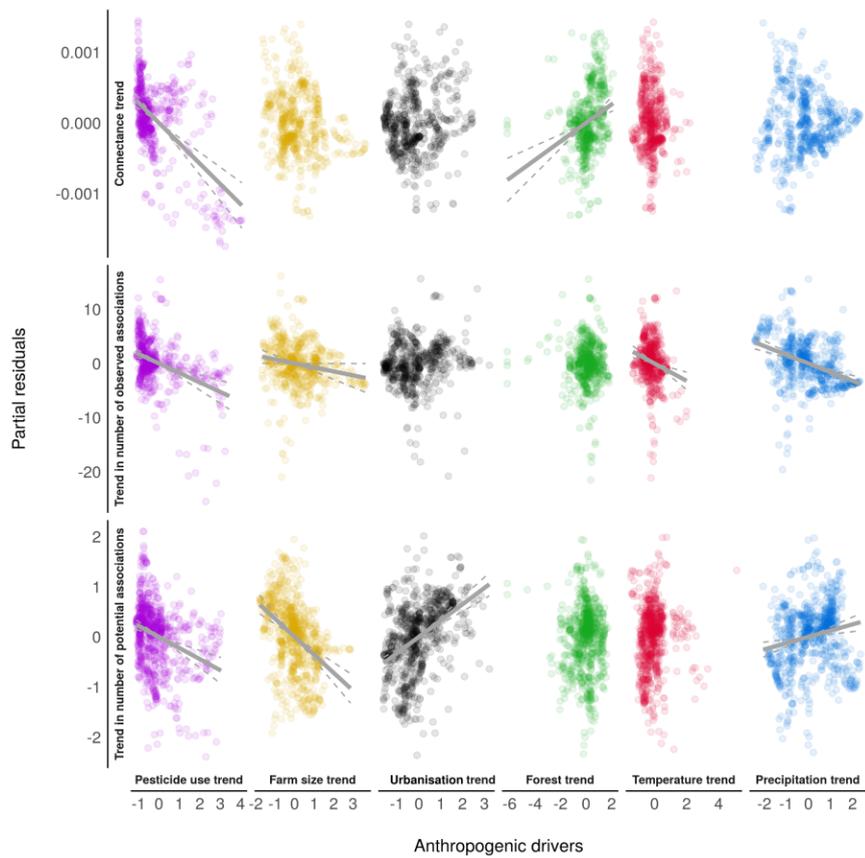


FIGURE S4 – Effect of anthropogenic drivers on connectance trend. Partial residuals of GAMM vs. each pressure included in models (scaled values). Connectance trend is decomposed in its two components : trend in the number of observed associations and trend in the number of potential associations. Significant effects are shown by solid lines with confidence intervals (95%) in dashed lines.

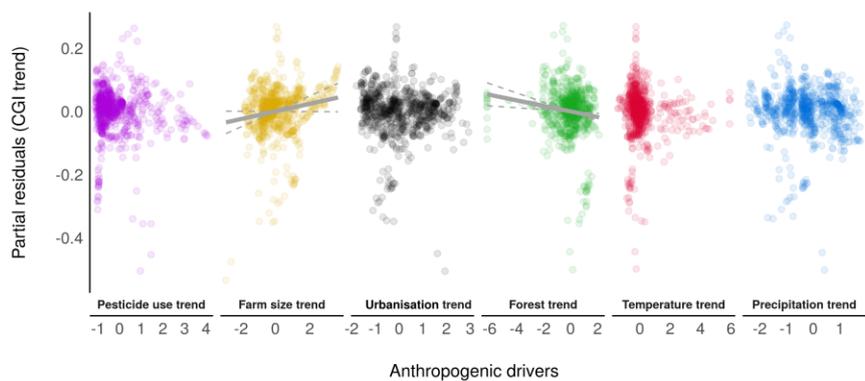


FIGURE S5 – Effect of anthropogenic drivers on community generalisation index (CGI) trend (scaled values). Partial residuals of GAMM vs. each pressure included in models. Significant effects are shown by solid lines with confidence intervals (95%) in dashed lines.

Discussion

We have tested the combined effect of anthropogenic pressures on both the species composition of bird communities and the structure of species association networks. We analysed the effects of agricultural intensification, land-use change and temperature change on the overall decline in connectance in bird communities. We found that this decline in connectance or number of species associations was related to increasing anthropogenic pressures, in particular agricultural intensification, concomitant to the increasing proportion of habitat generalists.

Bird communities have been profoundly affected by anthropogenic pressures during the last two decades. The influence of agricultural intensification combines the effect of high input management practices, notably pesticides, with the deterioration of habitats due to landscape simplification following farmland regrouping. The reduction in the number of associated species and the increase in the proportion of habitat generalist species in communities have been related to the positive trend in agricultural intensification over the period studied. Such a change in species composition due to agricultural practices is coherent with previous results (Chiron et al., 2014 ; Sirami et al., 2019). Decline in connectance with agricultural intensification has also been reported using networks reconstructed from spatial co-occurrence approach (Kay et al., 2018). Yet, most studies on the influence of perturbations on species networks were conducted using a given type of interactions that is empirically measurable (e.g. trophic, plant-pollinator or host-parasite networks). Theoretical expectations and empirical results, in particular to evaluate the effects of anthropogenic pressures on connectance in such species interaction networks are diverse (Heleno et al., 2012). However, as these expectations often depend on the type of interactions considered, they are not directly applicable to species association networks analysed in this study. Dynamics in individual bird species can therefore help to understand the changes experienced at the community level. Farmland species, in particular, are known to be deeply impacted by agricultural intensification (Jerrtrup et al., 2017), but this is also the case for insectivorous birds (Rigal et al, in prepb) and even, more broadly and to a lesser extent, for most species (Li et al., 2020). This is due both to the degradation of ecological qualities of farmland resulting from farm size increase (Stoate et al., 2009, 2001) as well as the deleterious direct and indirect effects of pesticides on bird and their diet (insect abundance and seed nutritive qualities) (Hallmann et al., 2014 ; Moreau et al., 2021 ; Stanton et al., 2018b). Community composition and network structure are therefore impacted as the overall decline in individuals does not equally affect all

species but primarily specialists with many associations. Agricultural intensification has then reshaped communities with fewer and less associated species and an increased proportion of habitat generalists.

Conversely to agricultural intensification, urbanisation has not been related to the increase in the proportion of habitat generalists or the decrease in connectance. However, it had a positive effect in the number of potential associations while this effect seems not strong enough to be visible at the connectance level. This increase in the number of individual, not followed by a visible increase in the number of realised associations can be the result of the urban filter that selects for urban specialists or habitat generalists which, in both cases, are functionally weakly related and thus less prone to interact (Rigal et al., 2020). Such species can also be locally abundant, due to nest availability for species that nest in building, food availability and change in predation (Jokimäki et al., 2016). The consequences of urbanisation on bird communities are indeed complex as urban areas filtered given types of species considered as urban winners (Guetté et al., 2017) and characterised by several traits such as a social behaviour, ground feeding and non-ground nesting (Evans et al., 2011). Such species can be considered as habitat specialists selected by environmental changes that come with urbanisation (e.g. pollution, disturbance, modification of food supply) to which numerous species are unfitted (Anderies et al., 2007; Seress et al., 2020). Yet, habitat generalists can also handle high levels of urbanisation, and urbanisation has been previously reported as being linked to an increase in the proportion of generalists (McKinney, 2006). Urban communities are then expected to be composed by both urban specialists and generalist species and this could explain the absence of relation between temporal change in urbanisation and the proportion of generalists : in newly urbanised areas both urban specialists and habitat generalists coexist.

The increase in the proportion of specialists and connectance have been positively related to temporal trend in forest cover. Afforestation and natural recolonisation of forests following agricultural abandonment explained the re-growth of forest cover in France observed for more than a century (Audinot et al., 2020) and still ongoing (Bontemps et al., 2020). Increases of forest specialists following afforestation have been reported from other European countries (Florenzano, 2004; Reif et al., 2007) and may explain the positive effect of the expansion in forest cover on the average specialisation of bird communities. On the other hand, a significant part of the changes that have negatively affected forest cover were the result of extreme events such as Atlantic storms (e.g. storm Klaus on the Landes forest in 2009 (Gardiner et al., 2010)). In such disturbed area, both generalists and specialists are likely to be affected by the change in forest cover. But specialist species might be more impacted (Canterbury et al., 2000) leading to a decline in the proportion of habitat specialists and thus to an increase in community generalism (Devictor et al., 2008). Increase in connectance with forest cover expansion was in line with previous results showing that highly connected species in co-occurrence networks would benefit more than other from reduction in environmental threats (Tulloch et al., 2018), and was expected as forest specialist have been found to be more prone to interact due to a close functional

similarity (Rigal et al., 2020). Increase in forest cover has then reshaped communities with more individuals of specialist species that also make more associations.

Relatively to other anthropogenic drivers, climate change has not been directly related to the decline in connectance or the increase in proportion of habitat generalists. However, temperature and precipitation increases were linked to a decrease in the number of observed associations whereas precipitation trend was related to an increase in the number of potential associations, i.e. in the number of individuals. Responses of bird communities in terms of species composition to temperature change have been shown to be rapid but opposite consequences on the proportion of generalist species have been reported (Davey et al., 2012; Gaüzère et al., 2020, 2015). As a potential explanation for the decline in species associations, it is likely that some species benefiting from climate change become disconnected from their original pool of interacting species for which the expansion may be limited by other environmental filters. In that case, newly arrived species which have experienced a range expansion would also make few associations. Change in precipitation can have very diverse effects on birds, and even opposite influence depending on the temporality of the precipitation (positive effect before the breeding season but negative effect during the breeding season (Zuckerberg et al., 2018)). The overall effect is therefore expected to be less visible than for temperature (Pearce-Higgins et al., 2015) but insectivorous birds are expected to benefit from an increase in precipitation (Mantyka-Pringle et al., 2019) whereas a stronger decline should negatively affect most species (Iknayan and Beissinger, 2018). The low specificity of change in precipitation could then explain the absence of a relationship both with the proportion of generalists and with connectance, as well as the positive relationship with the number of individuals. Overall, climate change, as its effects on bird species can be much diverse, has been less related to change in community composition and network structure than agricultural intensification or even land-use change.

Our study is still subject to some limitations as the relationships between anthropogenic pressures and responses of bird communities emphasised by our approach were not obtained through strictly causal determinations. However, we used temporal trends of changes in community composition and structure together with temporal trends in environmental pressures to assess the relationships between the anthropogenic drivers and bird community responses while avoiding space-for-time substitution along environmental gradients (Damgaard, 2019). The changes experienced by bird assemblages both in the identity of species and in the number of associations (Rigal et al. in prep.a) are therefore likely to be at least partly driven by the anthropogenic pressures considered in this study. Such compositional and structural changes driven by anthropogenic pressure might, in return, influence the resilience of bird communities under the ongoing global change, and this argues for a dramatic reduction of the impact of anthropogenic pressures.

References

See chapter 4.

Appendix

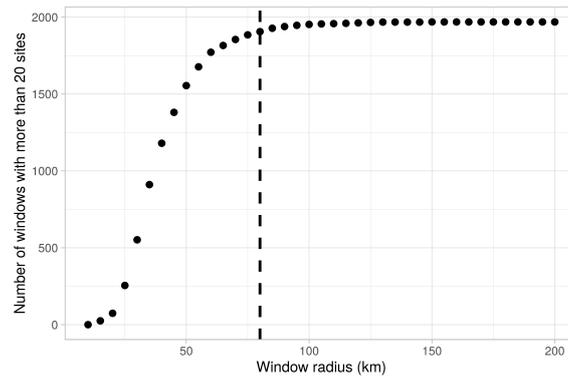


FIGURE S1 – Number of windows with at least 20 sites as a function of the window radius. Dashed line shows the selected radius (80 km).

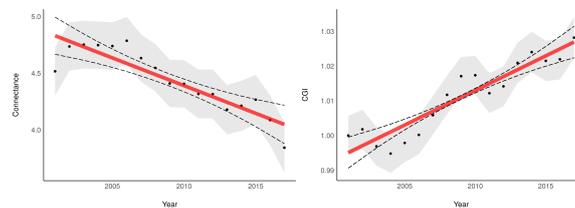


FIGURE S2 – Change in connectance and CGI between 2001 and 2017 in France.

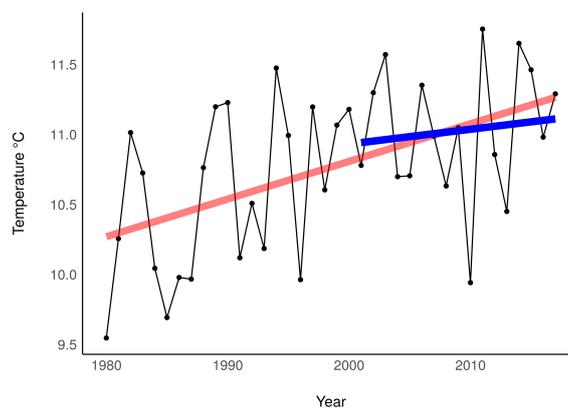


FIGURE S3 – Mean national temperature in France between 1980 and 2017. The sharp increased observed on the long trend (red line, slope = $0.026\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{y}^{-1}$ ($\pm 1.10\cdot 10^{-4}$)) was weaker on the time period studied (2001-2017, blue line, slope = $0.011\text{ }^{\circ}\text{C}\cdot\text{y}^{-1}$ ($\pm 4.10\cdot 10^{-4}$)).

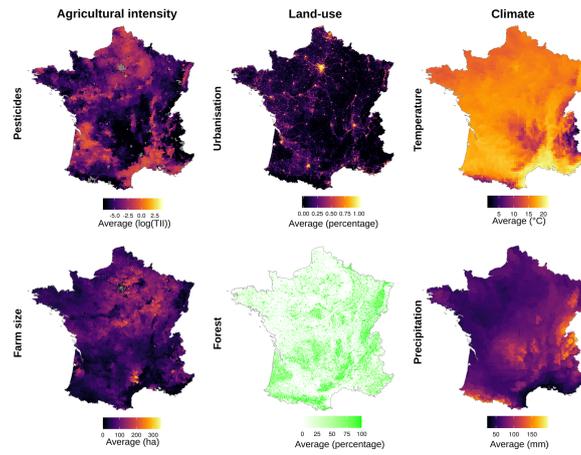


FIGURE S4 – Spatial distribution of anthropogenic drivers. Agricultural intensity is represented both by pesticide use and farm size. Pesticide use is the average of TII between 2013 and 2017. Farm size is the average of the farmland production unit between 2000 and 2010. Land-use corresponds to urban fabric and forest cover. Urbanisation corresponds to the percentage of artificial areas in 2009. Forest cover corresponds to values from 2000. Climate is assessed through temperature and precipitation. Temperature and precipitation correspond to averages of spring temperature and precipitation, between 2001 and 2017 for temperature and between 2001 and 2013 for precipitation.

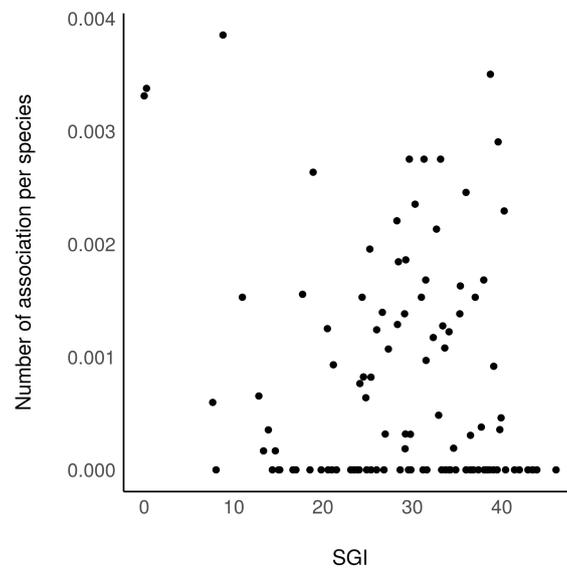


FIGURE S5 – Number of association per species as a function of SGI (Species Generalisation Index). No significant linear relationship was found between the number of association per species and SGI (slope = $-1.7 \cdot 10^{-5}$, sd = $1.0 \cdot 10^{-5}$, t-value = -1.7, p-value = 0.09, adjusted $r^2 = 0.02$).

Combining social and biophysical indicators reveals limits to growth

Stanislas Rigal^{1*}

¹ISEM, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France.

*Corresponding author, email : stanislas.rigal@umontpellier.fr

Abstract

The negative impact of the dominant socio-economic paradigm on the biosphere, on climate and on societies themselves is acute. Yet, country success is measured by indicators known to be limited as targeting a socially attractive but environmentally unsustainable model of society. Myriad of indicators have been proposed to address this lack of relevant measurements evaluating actual social achievements of countries. At the same time, the impacts of human societies on life and climate have been better and better monitored and showed the ecological deadlock of the mainstream development model. Although social and environmental thresholds have been emphasized, combined indices allowing countries to follow their trajectories toward more social justice without overshooting planetary boundaries are still lacking. Here, a combined Socio-Environmental Index (SEI) is constructed to fill this gap. I then analyse the relationship between SEI and Gross Domestic Product (GDP), population density and Sustainable Development Index (SDI). This allows to re-investigate the Easterlin paradox from a social and an environmental point of view. In addition, accounting for population density allows to test the influence of population on country sustainability success. I show that combining social and environmental thresholds into a combined index is not only feasible but provides a useful complementary tool to detailed and specific social or environmental indicators. SEI highlights and quantifies limits, already exceeded in many countries, above which economic welfare is clearly related to a decline in social achievements and to an overshoot of planetary boundaries. But population density and growth were not found as the main driver of the current unsustainable development model. Consequently, the results call for a degrowth in the environmental impact of high-income countries which may result in social improvements and yield room of manoeuvre for developing social foundations in other countries. All of these transformations necessitate new narratives, targets and measurement tools which can be partly provided by SEI.

Introduction

The spread of the imperial mode of living (Brand and Wissen 2017) through the world is responsible for the most important damages of our planet (Ripple et al. 2017, Kolasi 2018, Marques 2020). Yet, this way of life, characteristic of Western countries, remains a goal to reach for most of the nations without considering the biophysical impossibility of expanding its high environmental consequences to more than 7 billion peoples (Ganivet 2020). However, social achievements which may accompany the mode of living in Western societies, help to understand its growing success. As the limits of our planet are finite and because fulfilling the social need of most humans is a matter of justice and humanity, estimating whether and how it is possible to combine a good life for all within planetary boundaries is crucial (O'Neill et al. 2018).

Limits of mainstream indicators to evaluate human well-being are largely recognised, and for GDP in particular, they have been acknowledged since its introduction in national accounts (Kuznets 1934). Not only non-market activities are left aside, but it relies on an economic understanding of welfare, i.e. the possibility to possess more and more marketable goods. Such limits lead to the emergence of numerous other indicators aiming to encompass multiple facets of well-being. Among the more uni-

versally used, HDI (Human Development Index) accounts for life expectancy and education in addition to GNI (Gross National Income, derived from GDP) (Stanton 2007), and GPI (Genuine Progress Indicator) corresponds to a corrected economic welfare, by negatively accounting for social costs of economic activities (Talberth et al. 2007). Other happiness indicators or sociological polls were also developed to more precisely assess the "Easterlin Paradox" which emphasizes the decorrelation between GDP per capita and people happiness above given income thresholds already overshoot in Western countries (Easterlin 1974, Max-Neef 1995 p., Di Tella and MacCulloch 2008, Fanning and O'Neill 2019). However, few indices proposed to directly encompass human well-being or happiness, with what constitutes the ground of any human life and economic activity, namely the preservation of functioning ecosystems on a livable planet (Abdallah et al. 2009, Hickel 2020).

To say nothing of maintaining any economic activity, the very possibility of living in some currently populated areas in the near future is questioned because of global warming consequences (Raymond et al. 2020). In addition, biodiversity collapse deeply affects everyday life and way of living for millions of peoples (Begotti and Peres 2020). More particularly, planetary boundaries (Rockström et al. 2009) are already partially overshoot by the imperial mode of living as highlighted by the tremendous differences between wealthy and mainly western countries and others, even when downscaling at individual levels (i.e. when comparing per capita environmental footprint or carbon emissions) (Duro and Teixidó-Figueras 2013, Piketty and Chancel 2015).

Finding a path toward sustainability, therefore, requires evaluating social achievements in the light of environmental degradation produced by socio-economic changes. In that sense, a recent analysis by O'Neill et al. (2018), proposed to place countries in a two-dimensional plane defined by social thresholds and biophysical boundary overshoot. This first breakthrough remained qualitative and was based on results from the doughnut economy defining a space between social foundation and environmental ceiling (Raworth 2013). The environmental ceiling corresponds to the notion of planetary boundaries (Rockström et al. 2009) which remain discussed in their measurements (can they be measured?) and definitions (do they correspond to tipping points?) (Montoya et al. 2018a, 2018b). O'Neill et al. (2018) overcame the main criticism against boundaries, in particular in biodiversity, by using a measurable biodiversity boundary (Running 2012). Moreover, a further improvement added the quantitative overshoot of planet boundaries (Hickel 2019) taking into account that some countries only slightly exceed biophysical thresholds while others are far beyond. This resulted, in particular, in an amelioration of HDI in a Sustainable Development Index (SDI, (Hickel 2020)), accounting for some of the social and environmental thresholds (CO₂ and material footprint) while remaining partly based on GDP. Such approaches gave clarity to the trade-off between countries with high social success but large environmental impacts and countries with lighter ecological impacts but few social achievements (Fig. S1a) (Scherer et al. 2018). However, some countries are encouragingly escaping from this valley of trade-off. For instance, Vietnam managed to reach six social thresholds while only trespassing one biophysical boundary (O'Neill et al. 2018).

Yet, two-dimensional analyses (social axis vs. biophysical axis) remain difficult to use for comparison between countries or even for comparisons between years in a given country. If one wants to switch from GDP-based policies, an easy to handle in-

dex must be provided. Two dimensional indicators could therefore be under-used for public policy guidance as they can hardly help to evaluate country improvement in time. Using information available in the two-dimensional indicators (one social and one environmental axis), enables one to build one combined index. Such an index can then be easily used in public policies to estimate the gap between the current state of countries and the goal to reach, namely achieving all social standards within the planet boundaries, if it is ever possible. Yet, merging two dimensions into one results in a loss of information. It also makes the hypothesis of substitutability between social achievements and biophysical boundaries considered as a weak sustainability hypothesis (O'Neill 2012). Therefore, building a combined index should fulfil three criteria to be meaningful and useful (Meadows 1998) : 1) conserving as much information as possible from the initial indicators, 2) being used as a complement, not a replacement, of the set of social and biophysical indicators to ensure strong sustainability and 3) defining a target to reach.

The first issue is then to determine how to combine social and environmental information while losing as little information as possible and defining a target. Here, I propose an index based on quantitative and qualitative information about social achievements and biophysical impacts. In addition to qualitative information brought by threshold approaches (either below or above thresholds), it is also possible to account for quantitative data on social success and boundary overshoot. I then test the robustness of this index and its relevance compared to SDI, the most advanced socio-environmental index. Using the combined index SEI complementary to detailed social or environmental indicators, I finally question three broad issues, 1) are socio-environmental success and population density related, the population question being controversial since the long-standing debate on the role of population to achieve sustainability (Ehrlich and Ehrlich 2009, Crist et al. 2017), 2) does the "Easterlin paradox" exist when combining social and environmental indicators and 3) what social or environmental indicators drive the GDP threshold and does this threshold allow to reach a safe and just space for all ?

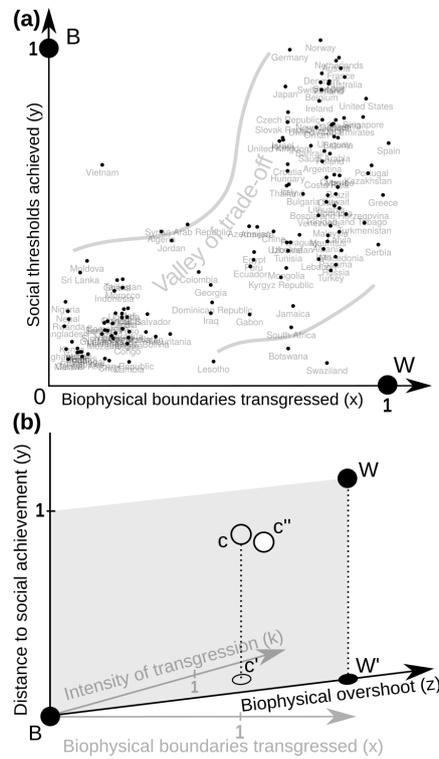


FIGURE S1 – A) Projection of countries using the number of social and biophysical reached thresholds. B corresponds to the optimum and W to the pessimism. The valley of trade-off corresponds to the location of most countries (95%) with either high social standards and many biophysical boundaries overshoot or few social achievements and few overshoot boundaries. B) 3D space with a qualitative dimension x based on biophysical thresholds and two quantitative dimensions, y the quantitative distance to social success and k based on the intensity of biophysical transgression. From x and k , a z axis summarising biophysical overshoot is obtained by reprojecting c' on (BW') . c is then reprojected (c'') on the grey plane (BWW') where B corresponds to the optimum, W to the pessimism and W' to the projection of W on z . SEI is calculated using the distance $[Bc'']$ standardised by $[BW]$.

Material and methods

Social and biophysical scores of countries

Spatial average

Values for each of the 11 social indicators (*life satisfaction, healthy life expectancy, nutrition, sanitation, income, access to energy, education, social support, democratic quality, equality and employment*) and each of the 7 biophysical indicators (*CO₂ emissions, phosphorus, nitrogen, blue water, embodied Human Appropriation of Net Primary Production (eHANPP), ecological footprint and material footprint*) were available from O'Neill et al. (2018) with their threshold (see details in Appendix 1). They mainly corresponded to 2011 values (see details in O'Neill et al. (2018)). Countries with less than 6 social indicators reported (out of 11) or less than 4 biophysical indicators reported (out of 7) were dropped. This results in a dataset composed by 151 countries with sufficient data to compute a combined socio-environmental index.

Temporal values

In addition to the available dataset described above, social and biophysical values were reconstructed for each social and biophysical indicator at different times steps for each country based on the same sources (Krausmann et al. 2013, Lenzen et al. 2013, Sachs et al. 2018; World Bank 2020). As all the data required were not available together for the same period with some years missing, even during the last two decades, accessible in-

formation was averaged to obtain social and biophysical scores at 3 time steps (2005, 2010, 2015) for each country. For each indicator, 2005 values correspond to the average of values between 2003 and 2007, 2010 values to the average of values between 2008 and 2012, and 2015 values to the average of values between 2013 and 2017. Because of data limitations, this could not be done for all of the 151 countries but for 135 countries. This step allows tracking of temporal changes in development pathways for the different countries.

Combined socio-environmental index

To account for both social thresholds and biophysical limits, social and biophysical scores were combined into one Socio-Environmental Index (SEI). For each country, a social score was calculated by combining each social indicator and a biophysical score was calculated by combining each biophysical indicator. Hereafter, a score corresponds to an average value, either social or biophysical, whereas an indicator always refers to a given social or biophysical indicator (as presented in Appendix 1).

SEI was constructed by integrating the intensity of biophysical transgression while keeping all qualitative information from the number of biophysical thresholds overshoot. The number of overshoot thresholds was kept and divided by the number of recorded biophysical indicators to give the qualitative x -axis (Fig. S1b). A k -axis was added to represent the quantitative component of biophysical boundaries. It corresponds to the mean of the overshoot for all biophysical indicator values above one (the overshoot being the difference between the threshold and the observed indicator). Simply put, if a country reaches but does

not go beyond several limits, $k = 0$. If this country does have some biophysical indicators above one, k equals the mean of the difference between one and each component above one.

To attribute the same weight to social success and biophysical overshoot, x and k were combined into a single z axis by re-projecting the position of a country from the plane (x, k) (c' in Fig. S1b) on the segment [BW]. This was done by transforming the coordinate system as follows (Eq. 1) :

$$z = \frac{\sqrt{\left(\frac{x+k}{2} - 0\right)^2 + \left(\frac{x+k}{2} - 0\right)^2}}{\sqrt{2}} \quad (1)$$

Social scores (y -axis) were obtained by adapting the modification proposed by Hickel (2019). For the nutrition indicator, as an overshoot can lead to social and health issues, all values above the threshold (2 700 kilo-calories per person per day) were set to one. However, for the other social indicators, instead of setting all values above threshold to one, the raw social values (i.e. not scaled by the threshold) were used to obtain, for each indicator, its distance to its maximal theoretic value. Those maximal values were easy to access as each indicator corresponds to a percentage or to an indicator with a bounded interval. The only exception was the healthy life expectancy for which the maximal observed value was used (Singapore = 75 yr). The social score was computed as the average of all distances between social indicators and their maximal values. By doing so, quantitative information was obtained for the social score while avoiding the shortcoming of equalising all indicators above threshold to one. This allows more accurate assessments of the actual social achievements. For instance, there were noteworthy differences between countries with a democratic quality of 0.8 (corresponding to the threshold and close to the value for the United States) and democracy largely above 0.8 (e.g. in Scandinavian countries). The same goes for the other social indicators. For clarity purposes, I used one minus the social score to set the optimal position B at $(0, 0, 0)$ in the (x, y, k) space (Fig. S1b).

For a country, represented by c in Fig. S1b, the SEI value is based on the distance [Bc''] in the euclidean space (y, z) . More precisely, the SEI value corresponds to the distance between c'' , the projection of c on the plane (y, z) , and B, divided by [BW] (Eq. 2). W is the worst position (social values low, high number of largely overshoot biophysical thresholds). To obtain an index increasing when approaching B, SEI was defined as one minus the previous computation :

$$SEI = 1 - \frac{\sqrt{(y-0)^2 + (z-0)^2}}{\sqrt{2}} \quad (2)$$

External socio-economic indices

The current mainstream socio-economic index to assess country success and to estimate (economic) welfare, Gross Domestic Product (GDP), was compared with SEI. Note that GDP is not directly present in the social performance indicators nor in the planet boundary indicators (Appendix 1). Sustainable development index (SDI) corresponds to the more advanced index aiming to account both for social and environmental scores (Hickel 2020) and represents a significant update of the Human Development Index (HDI). However, it accounts for a limited number of social and environmental variables and remains, by construction, directly linked to GDP. Relationship between SEI and HDI which corresponds to the primary index proposed as a complement to GDP is analysed in Appendix 2. Genuine Pro-

gress Indicator (GPI) was not used as it was available for only 17 countries and not for all the temporal periods considered (Kubiszewski et al. 2013). Finally, the relationship between SEI and population density was analyzed. UN temporal data GDP per capita based on purchasing power parity (PPP) in constant 2017 international dollar (Int\$) (United Nations Statistics 2020a). World GDP was taken from the World Bank (World Bank 2020), population density (from population data and country surface (United Nations Statistics 2020c; World Bank 2020)) and SDI (available at <https://www.sustainabledevelopmentindex.org/>) were used to calculate the averaged value for each time step (2005, 2010 and 2015) and for each country as described for social and biophysical scores.

Two separate analyses were conducted. First, the spatial pattern, i.e. the relationships between SEI and GDP, population or SDI with 2011 values was studied. To maximise sample size, 2010 averages of GDP, population density and SDI were used to analyse their spatial relationships with SEI. Second, a temporal analysis was conducted as the space-for-time hypothesis may mislead the interpretation of spatial relationships between SEI and economic activity, population or SDI (Damgaard 2019). The temporal pattern was thus analysed, i.e. I tested whether temporal changes in SEI were congruent in time with the link observed in space between SEI and GDP, population density or SDI. 2005-2015 changes for GDP, population density and SDI were used to maximise the number of countries and the time period considered. As GDP and population density had skewed distributions, they were log-transformed for subsequent analyses. Countries with density above 1000 hab.km^{-2} were removed as they correspond to islands and city-states hardly comparable with larger states in terms of per capita impact.

Statistical analyses

Spatial relationships between SEI and the socio-economic indices were analysed implementing a segmented regression (Muggeo 2008) to assess potential turning points in SEI along GDP, density or SDI gradients.

Temporal changes in SEI and in external indices were expressed as relative changes compared to 2005 values. Temporal relationships between SEI and the socio-economic indices were analysed using a multiple linear regression with the change in SEI between 2005 and 2015 as the response variable and change between 2005 and 2015 in the index considered (either GDP, density or SDI) in interaction with the base index value (2005 value) as explanatory variables.

Results

Relationship with GDP

Overall, SEI was robust to indicator removal (see robustness test in Appendix 2) and ranked countries with high and low GDP at the last places whereas middle income countries are often best ranked in SEI than in GDP per capita (Fig. S2 and see detail by score in Appendix 3). More particularly, in space, SEI displayed an increasing relationship with GDP for lower GDP values and then a negative relationship for higher GDP values (Fig. S3a) above Int\$6 830 (CI = [5 322, 7 938]) ($\text{slope}_1 = 0.08$, $\text{sd}_1 = 0.02$, $t_{\text{value}_1} = 5$, $p_{\text{value}_1} < 0.05$; $\text{slope}_2 = -0.21$, $\text{sd}_2 = 0.02$, $t_{\text{value}_2} = -12$, $p_{\text{value}_2} < 0.05$, $r^2 = 0.69$). This was due to the positive relationship between GDP and the biophysical score which is no

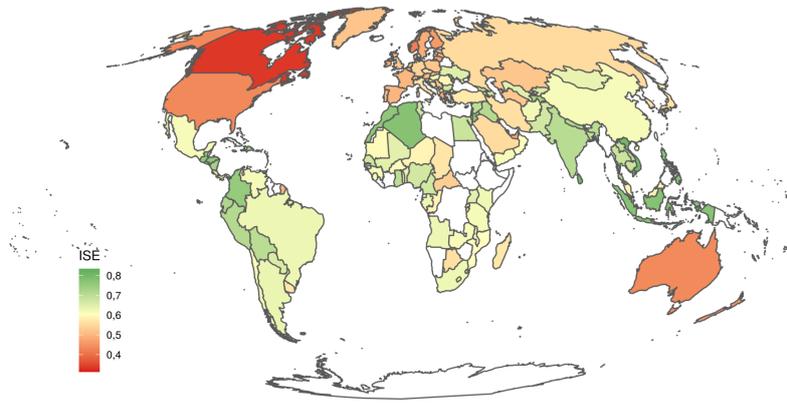


FIGURE S2 – Spatial distribution of SEI in the world. Red values correspond to low SEI and green values to high SEI.

longer compensated by the positive relationship between GDP and the social score (see Appendix 3).

The reverse relationship between SEI and GDP at low and high GDP values was confirmed by the temporal analysis. Change in SEI was significantly negatively related to GDP (slope = -0.01, sd = 0.01, tvalue = -2, pvalue = 0.08, $r^2 = 0.37$), positively related to GDP change (slope = 6.55, sd = 1.32, tvalue = 5, pvalue < 0.05) and negatively related to the interaction term between GDP and GDP change (slope = -0.75, sd = 0.14, tvalue = -5, pvalue < 0.05). Put differently, changes in SEI were positively related to changes in GDP when the initial GDP was low, but negatively related to GDP change when the initial GDP value was high (Fig. S3d and Appendix 4). The relationship was reversing at a GDP value equal to Int\$5 900 (see calculation details in Appendix 4). This threshold was in the confidence interval found by the spatial analysis and was already exceeded by 94 countries (Appendix 5) inhabited by 4 262 billion people in 2011.

The opposite relationship between SEI and GDP was due to two factors. The initial increasing relationship was due to the positive relationship between change in social achievements and change in GDP between 2005 and 2015 (slope = 3.35, sd = 1.19, tvalue = 3, pvalue < 0.05, $r^2 = 0.47$) (Fig. S4a). The negative relationship beyond the threshold was due to the negative relationship between change in social achievements and spatial GDP (slope = -0.11, sd = 0.02, tvalue = -5, pvalue < 0.05, $r^2 = 0.47$) along with the positive relationship between 2005-2015 change in biophysical overshoot and change in GDP (slope = 4.16, sd = 1.19, tvalue = 4, pvalue < 0.05, $r^2 = 0.16$) (Fig. S4d) as well as between change in biophysical overshoot and spatial GDP (slope = 0.10, sd = 0.02, tvalue = 4, pvalue < 0.05, $r^2 = 0.16$). In addition, all the highest SEI values were found for low to medium GDP per capita. Note that all negative GDP changes were linked to a decrease in the biophysical impact and almost all negative GDP changes were also linked to a decline in the social score.

Interestingly, the global GDP per capita (Int\$14 275 in 2011 (Fig. S3) and Int\$16 911 in 2019) was already above the turning points found in spatial and temporal relationships between SEI and GDP. Moreover, for most of the social indicators composing the social score, there were examples of countries above the threshold, albeit their GDP was lower or equal to SEI optimal GDP (Int\$5 900) (Appendix 6). The only exceptions were sanitation and democratic quality for which no country with a GDP around Int\$7 441 was close to the threshold. Furthermore, the SEI-optimal GDP corresponds to the point where most countries become unable to stay below the biophysical limits (Appendix 6). These results remain valid when the 2010 world GDP per capita

is used as a limit instead of the SEI-optimal GDP.

Relationship with population density

SEI showed a slightly positive relationship with population density in space (slope = 0.02, sd = 0.01, tvalue = 23, pvalue < 0.05, $r^2 = 0.04$) but not in time (Fig. S3b and e). In space, the slightly positive relationship was due to the low biophysical score which only appears in medium to highly densely populated countries (Appendix 3).

The absence of a temporal relationship was due to the absence of significant link between changes in social score and in population density (slope = 0.85, sd = 0.48, tvalue = 2, pvalue = 0.08, $r^2 = 0.01$) (Fig. S4b) as well as between change in social score and population density in space (slope = 0.01, sd = 0.02, tvalue = 1, pvalue = 0.65, $r^2 = 0.01$). Yet, a weak negative relationship between change in the biophysical impact and change in population density (slope = -1.76, sd = 0.58, tvalue = -3, pvalue < 0.05, $r^2 = 0.06$) (Fig. S4e). Confirming the absence of any strong relationship between proximity of the safe and just space for all and population density, social achievements were reached and biophysical indicators were respected both by countries with high or low population density (Appendix 6).

Relationship with SDI

SDI was strongly related to SEI in space (slope = 0.37, sd = 0.04, tvalue = 10, pvalue < 0.05, $r^2 = 0.42$) (Fig. S3c). Decoupling the analysis by social or biophysical scores (Appendix 3) shows two groups of countries. In the first one, the social score is well correlated to SDI but the biophysical score is not. In the second group, high social scores are reached at low SDI value, but the biophysical score is negatively related to SDI. Therefore, in each group, at least one of the two components of SEI is related to SDI leading to an overall correlation between SEI and SDI in space.

However, in time (Fig. S3f), change in SEI was significantly negatively related to SDI (slope = -0.08, sd = 0.02, tvalue = -4, pvalue < 0.05, $r^2 = 0.23$), not related to SDI change (slope = 0.07, sd = 0.08, tvalue = 1, pvalue = 0.35) and nor to the interaction term between SDI and SDI change (slope = 0.17, sd = 0.17, tvalue = 1, pvalue = 0.31). Negative changes in SDI were all related to an increase in the biophysical score whereas positive changes in SDI can be related either to a diminution or an increase in the biophysical score (Fig. S4f). Conversely, changes in SDI and in the social score were not related in any cases (Fig. S4c). In other words, many countries, while strongly changing between 2005

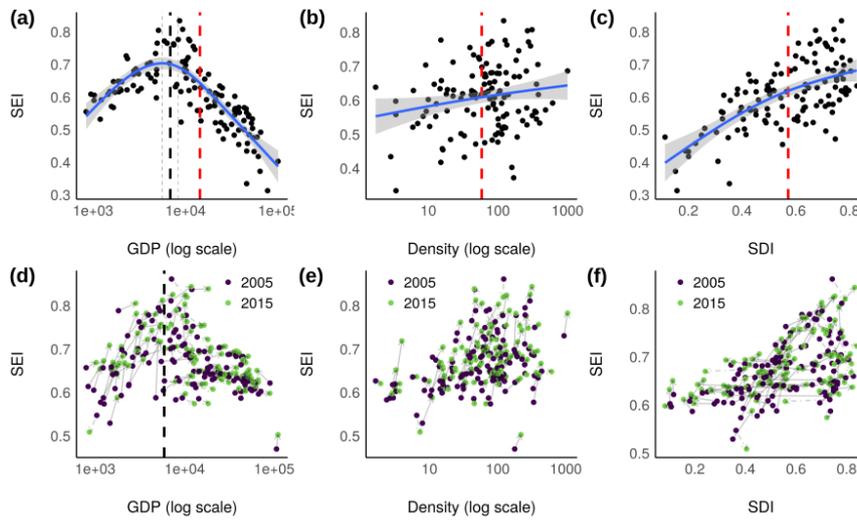


FIGURE S3 – Relationships in space and time between the socio environmental index and external indices. A) SEI values in 2011 related to GDP per capita (log values) B) SEI values in 2011 related to population density (log values). C) SEI values in 2011 related to SDI. Turning points are depicted by a black dashed line (with 95% CI) and red lines represent 2011 world values. D) SEI values in 2005 (purple dots) and 2015 (green dots) related to GDP per capita (log values). Arrows show temporal changes for each country. E) SEI values in 2005 (purple dots) and 2015 (green dots) related to population density (log values). F) SEI values in 2005 (purple dots) and 2015 (green dots) related to SDI.

and 2015 in SEI, were not changing in SDI. Conversely, many countries while strongly changing between 2005 and 2015 in SDI do not experienced important variations in SEI. In addition, as expected by construction, SDI was limited to take into account other biophysical limits than CO₂ emission and material footprint (Appendix 6).

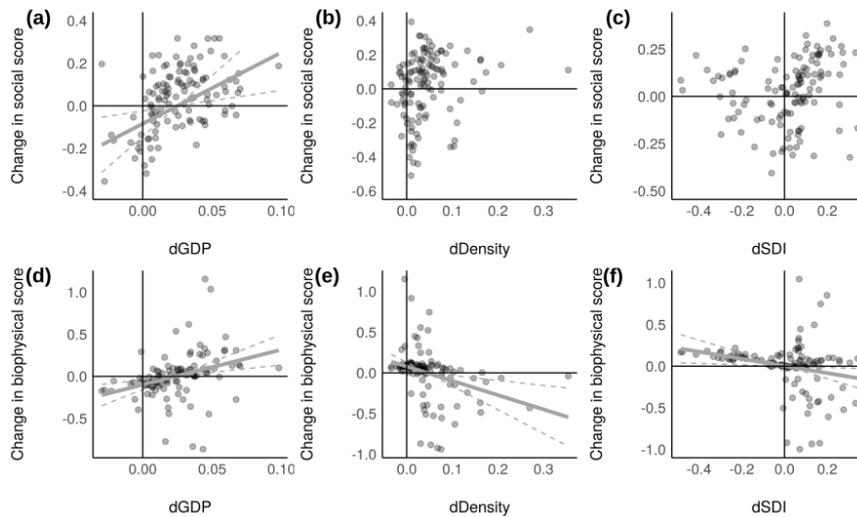


FIGURE S4 – Relationships between the changes in social score and in environmental score of SEI and changes in external indices between 2005 and 2015. A) Change in social score related to change in GDP per capita while controlling for GDP. B) Change in social score related to change in population density. C) Change in social score related to change in SDI. D) Change in biophysical score related to change in GDP per capita. E) Change in biophysical score related to change in population density. F) Change in biophysical score related to change in SDI. Dots correspond to partial residuals of the multiple regression models.

Discussion

Overall, this study demonstrates it is possible to merge into one index both social achievements and environmental overshoots. The pathway to sustainably between social foundations and environmental ceiling may be narrow (Wiedmann et al. 2020) but this study shows the possibility for each country to assess its current position in the safe and just place, to follow its historical pathway and to evaluate its evolution toward a good life within planet limits.

SEI and limits of SDI

SDI corresponds to the most advanced index measuring human development while accounting for CO₂ emission and material footprint (Hickel 2020). It was constructed to assess sustainable development whereas HDI was not accounting for any environmental impact due to human development. Evaluating social achievements in the light of most of the environmental degradation is crucial to establish an index measuring strong sustainability. In this study, the combined socio-environmental index SEI was explicitly constructed to qualitatively and quantitatively encompass all the social and biophysical thresholds defining the safe and just space (O'Neill et al. 2018). I show, by incorporating 5 additional biophysical boundaries, 7 additional social indicators and using distributive-based income indicator (Appendix 1), that SDI did not manage to encompass all the social and environmental impacts of human development. Furthermore, SEI matches the three required conditions to construct an effective socio-environmental index as it keeps most of the information from the initial indicators, it can be used as a complement of those indicators by summarising them into social and biophysical scores and it explicitly define a goal to attain (Fig. S1).

Revisiting the Easterlin paradox

Analyzing SEI in relation to GDP reinforced the claim that GDP fails to measure progress toward a truly sustainable state.

The results showed that above a given threshold, the socio-environmental index is negatively related to GDP not only in space but also in time, meaning one cannot be improved while the other increases. Furthermore the negative relationship at high GDP value is not only due to a degraded environment but also to a decline in social success.

Temporal analyses are a key to validate the existence of a GDP threshold and propose to quantify it. If the threshold can be approximated with spatial data for a given year, the shortcoming of space for time reasoning (Damgaard 2019) could have led to opposite interpretations. Yet, the temporal approach has confirmed qualitatively and quantitatively the spatial pattern. The results are consistent with previous findings from degrowth and steady state economy (SSE) works (Daly and Daly 1973, Kerschner 2010) but not with sustainable development (SD) expectations. SD and weak sustainability theories are based on the hypothesis of a Kuznet curve (Dasgupta et al. 2002, Dinda 2004) in which a GDP increase would negatively impact the environment at low GDP value but then would positively impact the environment beyond a threshold. It also makes the assumption that growth will benefit social indicators. One should therefore have observed a relationship between the combined index and a GDP negative or stable (if social gains compensated environmental losses) for low GDP values, followed by a positive relationship beyond the Kuznet minimum. In other words, the Kuznet-curve hypothesis would have resulted in a pattern opposite to the one observed in space and time. Degrowth and SSE promote the idea that GDP growth could (or not) be profitable for low income countries as GDP growth can be a reasonable approximation of increases in actual welfare and decent living standards in some developing countries (Rao and Min 2018). But contrary to SD, degrowth and SSE assume the social and environmental drawbacks will rapidly reverse the relationship above a given threshold, which is supported by the results.

More particularly, the existence of this GDP threshold for social achievements has been emphasized by the Easterlin paradox (Easterlin 1974, Welsch 2002, Majeed and Mumtaz 2017). Beyond a threshold already exceeded by many countries, non-economic well-being became decorrelated or even anti-correlated to GDP.

The most common explanation would be that environmental impacts (Otero et al. 2020) and social drawbacks of GDP increase become stronger than social gains, breaking the correlation between welfare and GDP or even reversing it as hypothesised by Max-Neef (1995). In line with this expectation, an increasing or stable link between GDP and SEI at low GDP values and a negative relationship beyond a threshold were observed, and more specifically, the change in social score was negatively linked with the GDP value.

Defusing the population bomb

Population number intensifies per capita impacts on the planet as stated by the equation $I = P \times A \times T$ in (Ehrlich and Holdren 1971, Daily and Ehrlich 1994), with I the environmental impact, P the population, A the affluence and T the technology. It also increases the cost required to achieve social foundations. Despite this mathematical intuition, the link between SEI and population density show that different levels of population density seem to be compatible with high and increasing values in socio-temporal indices, at least to a certain extent and in some countries. The absence of a negative relationship in time implies it is, in theory, possible to achieve social standards into planetary boundaries even in countries with increasing populations. In parallel, the results also show that a n important population is not required to achieve high social standards, as stated by the proponents of human capital (Eberstadt 2007), as countries with reduced density reached social thresholds as well as high density countries. Overall, population density seems not to be the main factor explaining low social or biophysical scores for many countries. Nonetheless, the relationship between the combined index and population density only stands for countries with population density below 1000 hab.km⁻² as there were no examples of non-city state countries beyond such a density. One can not exclude that population density could become a predominant factor in the transgression of boundaries at very high density as suggested by city-state values. Furthermore, planetary boundaries were downscaled at per capita values. Therefore, if one assumes fixed per capita values, increasing population in countries currently below boundaries at national level will results in overshooting limits. This could even be intensified if per capita values increase. On the contrary, reducing population in countries beyond limits at a national level could help them to come back into the planetary boundaries (Kopnina and Washington 2016). However, the time-scale required for such demographic changes (Bradshaw and Brook 2014, Ganivet 2020) makes the lowering of

per capita values an inevitable and more effecting tool.

A call for degrowth in the North

Most of the humanity is already living in countries with a GDP per capita higher than the threshold values for GDP found in the study, although all citizens from these countries do not receive the same share. Most of the social thresholds can be reached by countries with per capita income below the order of magnitude of GDP-threshold values. Moreover, staying such income values is even required in order not to exceed any planetary boundary. More than providing an exact GDP threshold value, this study emphasized that reaching a safe and just space for all requires redistribution of the current richness more than global GDP growth. There is currently enough, or even too much richness produced as GDP values of the best ranked countries as well as optimal GDP values to maximise the socio-environmental index are below the current global GDP per capita. A degrowth in the environmental impact, which might result in a GDP degrowth, is needed in order to downscale the impact of countries with large footprints into the safe and just space. Until now, observed GDP declines, while being linked to a diminution in the biophysical impact, were consequences of external pressures such as political troubles (e.g. Central African Republic) or economic crises (e.g. Spain, Italy, Greece). This prevents those countries from any social improvement. A degrowth in the environmental impact is also required to give some room for maneuver to countries which have not fulfilled social needs some of which potentially necessitating increases in energy, material and space uses (Krausmann et al. 2017, Wiedenhofer et al. 2020) (e.g. education, sanitation, access to energy, income and nutrition, see Hickel (2019)). Such a degrowth could also result for rich countries in an improvement of the social part of SEI (D'Alessandro et al. 2020), although the possibility to reverse unsustainable development pathways remains to be empirically demonstrated. But beyond GDP per capita, which emphasized inequalities between countries, analyzing relationships between the socio-environmental index and inequalities within countries should be considered, as those inequalities results both in social and environmental consequences (Thorbecke and Charumilind 2002, Rao 2014, Piketty and Chancel 2015).

References

See chapter 5.

Appendix

Supplementary material 1

Social indicators	
Indicators	Thresholds
Life satisfaction	6.5 on 0-10 Cantril ladder scale
Healthy life expectancy	65 years
Nutrition	2 700 kilo-calories per person per day
Sanitation	95% of people have access to improved sanitation facilities
Income	95% of people earn above US\$1.90 a day
Access to energy	95% of people have electricity access
Education	95% enrollment in secondary school
Social support	90% of people have friends or family they can depend on
Democratic quality	0.80 on -2.5 - 2.5 (approximated US/UK values)
Equality	70 on 0-100 scale (Gini index of 0.30)
Employment	94% employed
Biophysical indicators	
Indicators	Thresholds (per capita)
CO ₂ emissions	1.61 tCO ₂ .y ⁻¹
Phosphorus	0.89 kgP.y ⁻¹
Nitrogen	8.9 kgN.y ⁻¹
Blue water	574 m ³ .y ⁻¹
eHANPP	2.62 tC.y ⁻¹
Ecological footprint	1.72 gha.y ⁻¹
Material footprint	7.2 t.y ⁻¹

TABLEAU S1 – The 11 social and 7 biophysical indicators with their thresholds (modified from O’neill et al. 2018).

Supplementary material 2

Human Development Index and Index robustness

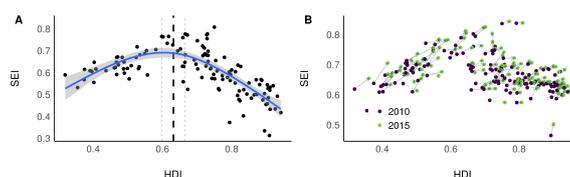


FIGURE S1 – Relationships in space and time between SEI and HDI. A) SEI values in 2011 related to HDI. The turning point is depicted by a black dashed line (with 95% CI). B) Change in SEI values between 2010 and 2015 related to HDI.

HDI values come from United Nations Statistics (2020b). SEI showed a relationship with HDI in space very close to the one found with GDP (Fig. S1). SEI was positively related with HDI (slope = 0.70, sd = 0.09, pvalue < 0.05, $r^2 = 0.58$) before 0.72 ± 0.02 and negatively above this threshold (slope = -2.17, sd = 0.17, pvalue < 0.05, $r^2 = 0.58$). Contrary to GDP, the threshold was not found in the temporal analysis (Fig. S1), meaning that changes in HDI and in SEI were not related.

There is an intrinsic link between HDI and GDP as GDP per capita is one of the measurements contained in HDI along with life expectancy and access to education. This explains the proximity in relationships found in space between SEI and HDI (Fig. S1) compared to SEI with GDP (Fig. S3). Differences explained by the incorporation of life expectancy and access to education in the social standards are probably strong enough to shift away from patterns found with GDP in time but not in space. The negative relationship between SEI and HDI due to environmental and social degradation linked to GDP increases, seems to be compensated by the increase in social standards (life expectancy and access to education) in time (positive relationship between change in the social score and change in HDI : slope = 0.68, sd = 0.14, tvalue = 5, pvalue < 0.05, $r^2 = 0.51$, non significant relationship between change in the biophysical score and change in HDI : slope = 0.13, sd = 0.17, tvalue = 1, pvalue = 0.46, $r^2 = 0.06$). However this was not true in space (negative relationship between change in the social score and spatial HDI : slope = -0.14, sd = 0.03, tvalue = -5, pvalue < 0.05, $r^2 = 0.51$, positive relationship between change in the biophysical score and spatial HDI : slope = 0.09, sd = 0.08, tvalue = 3, pvalue < 0.05, $r^2 = 0.06$), which explains the spatial pattern close to the relationship between SEI and GDP.

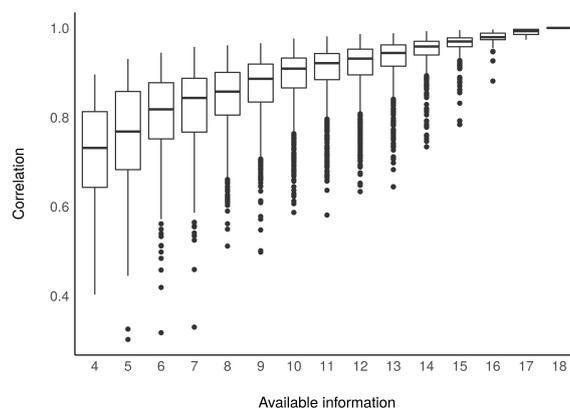


FIGURE S2 – Robustness analysis. SEI was computed after removing at least one social or biophysical indicator and the correlation between the recalculated index and the original SEI was assessed. Available information corresponds to the number of social and biophysical indicators kept for index calculation and ranges from 4 (2 social indicators required to compute the social score and two biophysical indicators required to compute the biophysical score, needed for index calculation) to 18 (all the 7 biophysical indicators kept and all the 11 social indicators kept).

Supplementary material 3

Spatial analysis between scores and GDP, population and SDI

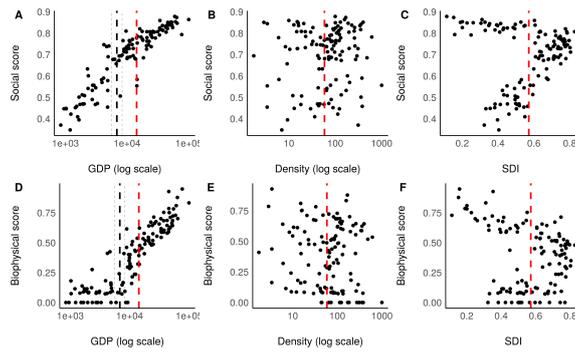


FIGURE S3 – Relationships between the social score and the environmental score of SEI and external indices in 2011. A) Social score related to GDP per capita (log values). The turning point in the relationship between SEI and GDP is depicted by a black dashed line (with 95% CI) and the red line represents the GDP value in 2011 for the world. B) Social score related to population density (log values). The red line represents the average density value in 2011 for the world. C) Social score related to SDI. D) Biophysical score related to GDP per capita (log values). E) Biophysical score related to population density (log values). F) Biophysical score related to SDI.

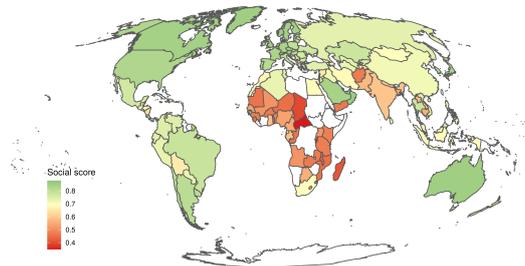


FIGURE S4 – Spatial distribution of the social score. Low values are displayed in red and high values in green.

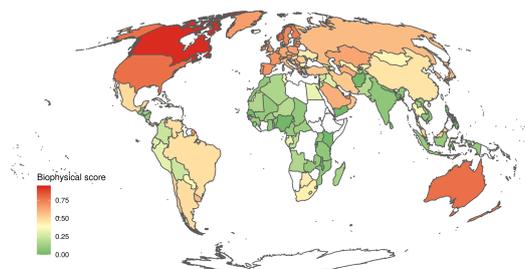


FIGURE S5 – Spatial distribution of the biophysical score. Low values (low impact) are displayed in green and high values (high impact) in red.

Supplementary material 4

Temporal change in indices and calculating GDP threshold in time

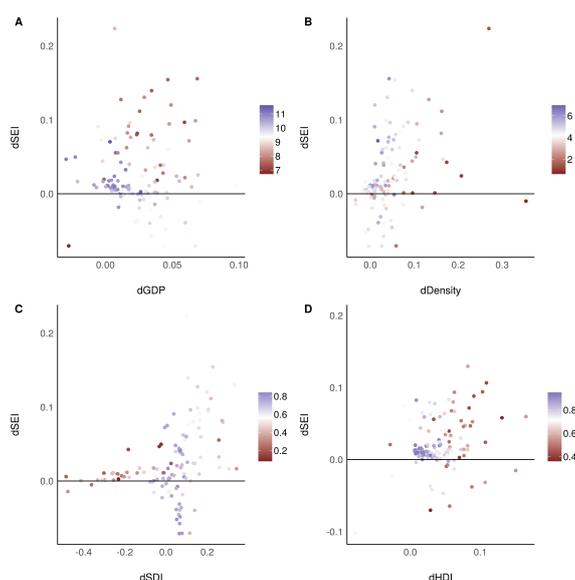


FIGURE S6 – Changes in SEI between 2005 and 2015 related to A) change in GDP, B) change in population density, C) change in SDI and D) change in HDI. The solid horizontal line corresponds to an absence of change in SEI and dot colors show the 2005 value in GDP, population density, SDI or HDI.

The model is constructed as follows (log value for GDP) :

$$\delta SEI = \alpha + \beta_1 GDP_{log} + \beta_2 \delta GDP_{log} + \gamma GDP_{log} : \delta GDP_{log} + \epsilon$$

with $\alpha = 0.11 \pm 0.08$, $\beta_1 = -0.01 \pm 0.01$, $\beta_2 = 6.55 \pm 2.59$, $\gamma = -0.75 \pm 0.28$ and $\epsilon = N(\mu, \sigma^2)$.

By definition, the total coefficient of the slope between δSEI and δGDP_{log} is $(\beta_2 + \gamma GDP_{log})$. So $\delta SEI(\delta GDP_{log}) = 0$ when $GDP_{log} = \frac{-\beta_2}{\gamma}$ therefore $GDP_{log} = 8.682$ and $GDP = 5\,897$.

Supplementary material 5

GDP thresholds

Country	2011 GDP per capita	GDP above 5 900 Int\$ (SEI temporal optimal)	GDP above 6 830 Int\$ (SEI spatial optimal)	GDP above 14 275 Int\$ (world GDP per capita in 2011)
Afghanistan	1792	No	No	No
Albania	9484	Yes	Yes	No
Algeria	13204	Yes	Yes	No
Angola	8016	Yes	Yes	No
Argentina	20003	Yes	Yes	Yes
Armenia	8465	Yes	Yes	No
Australia	46132	Yes	Yes	Yes
Austria	41446	Yes	Yes	Yes
Azerbaijan	16176	Yes	Yes	Yes
Bahrain	36372	Yes	Yes	Yes
Bangladesh	2772	No	No	No
Barbados	11870	Yes	Yes	No
Belarus	17918	Yes	Yes	Yes
Belgium	38130	Yes	Yes	Yes
Benin	1836	No	No	No
Bolivia	5331	No	No	No
Bosnia and Herzegovina	8961	Yes	Yes	No
Botswana	13376	Yes	Yes	No
Brazil	14831	Yes	Yes	Yes

Bulgaria	15112	Yes	Yes	Yes
Burkina Faso	1344	No	No	No
Burundi	719	No	No	No
Cambodia	2496	No	No	No
Cameroon	2494	No	No	No
Canada	42197	Yes	Yes	Yes
Cape Verde	6295	Yes	No	No
Central African Republic	909	No	No	No
Chad	1661	No	No	No
Chile	19705	Yes	Yes	Yes
China	10221	Yes	Yes	No
Colombia	11788	Yes	Yes	No
Comoros	1479	No	No	No
Congo	5875	No	No	No
Costa Rica	12366	Yes	Yes	No
Cote d'Ivoire	2444	No	No	No
Croatia	19813	Yes	Yes	Yes
Cuba	6928	Yes	Yes	No
Cyprus	27272	Yes	Yes	Yes
Czech Republic	26725	Yes	Yes	Yes
Democratic Republic of Congo	681	No	No	No
Denmark	43575	Yes	Yes	Yes
Djibouti	2590	No	No	No
Dominica	8944	Yes	Yes	No
Dominican Republic	11679	Yes	Yes	No
Ecuador	9985	Yes	Yes	No
Egypt	10737	Yes	Yes	No
El Salvador	7607	Yes	Yes	No
Equatorial Guinea	43841	Yes	Yes	Yes
Estonia	21997	Yes	Yes	Yes
Ethiopia	1199	No	No	No
Finland	38432	Yes	Yes	Yes
France	36691	Yes	Yes	Yes
Gabon	16403	Yes	Yes	Yes
Gambia	1669	No	No	No
Georgia	8946	Yes	Yes	No
Germany	43189	Yes	Yes	Yes
Ghana	3283	No	No	No
Greece	24349	Yes	Yes	Yes
Guatemala	6650	Yes	No	No
Guinea	1347	No	No	No
Guinea Bissau	1413	No	No	No
Haiti	1648	No	No	No
Honduras	4421	No	No	No
Hong Kong	44532	Yes	Yes	Yes
Hungary	20886	Yes	Yes	Yes
Iceland	36740	Yes	Yes	Yes
India	4768	No	No	No
Indonesia	8849	Yes	Yes	No
Iran	18024	Yes	Yes	Yes
Iraq	11484	Yes	Yes	No
Ireland	48980	Yes	Yes	Yes
Israel	29370	Yes	Yes	Yes
Italy	35151	Yes	Yes	Yes
Jamaica	7141	Yes	Yes	No
Japan	34979	Yes	Yes	Yes
Jordan	11615	Yes	Yes	No
Kazakhstan	21302	Yes	Yes	Yes
Kenya	2712	No	No	No
Kuwait	77126	Yes	Yes	Yes
Kyrgyzstan	4142	No	No	No
Laos	4401	No	No	No
Latvia	18428	Yes	Yes	Yes

Lebanon	16230	Yes	Yes	Yes
Lesotho	2346	No	No	No
Liberia	820	No	No	No
Libya	12893	Yes	Yes	No
Lithuania	20243	Yes	Yes	Yes
Luxembourg	54031	Yes	Yes	Yes
Macedonia	11321	Yes	Yes	No
Madagascar	1347	No	No	No
Malawi	1102	No	No	No
Malaysia	19390	Yes	Yes	Yes
Mali	1500	No	No	No
Malta	23871	Yes	Yes	Yes
Mauritania	3104	No	No	No
Mauritius	16483	Yes	Yes	Yes
Mexico	15210	Yes	Yes	Yes
Moldova	4892	No	No	No
Mongolia	9484	Yes	Yes	No
Montenegro	15747	Yes	Yes	Yes
Morocco	7226	Yes	Yes	No
Mozambique	925	No	No	No
Myanmar	3884	No	No	No
Namibia	8203	Yes	Yes	No
Nepal	2189	No	No	No
Netherlands	44591	Yes	Yes	Yes
New Zealand	32057	Yes	Yes	Yes
Nicaragua	4189	No	No	No
Niger	799	No	No	No
Nigeria	5136	No	No	No
North Korea	1718	No	No	No
Norway	80623	Yes	Yes	Yes
Oman	44454	Yes	Yes	Yes
Pakistan	4464	No	No	No
Palestine	4863	No	No	No
Panama	16762	Yes	Yes	Yes
Paraguay	7377	Yes	Yes	No
Peru	10044	Yes	Yes	No
Philippines	5851	No	No	No
Poland	21837	Yes	Yes	Yes
Portugal	25133	Yes	Yes	Yes
Puerto Rico	33981	Yes	Yes	Yes
Qatar	155533	Yes	Yes	Yes
Romania	17174	Yes	Yes	Yes
Russia	23130	Yes	Yes	Yes
Rwanda	1449	No	No	No
Saint Lucia	10255	Yes	Yes	No
Sao Tome and Principe	3179	No	No	No
Saudi Arabia	48470	Yes	Yes	Yes
Senegal	2123	No	No	No
Serbia	12463	Yes	Yes	No
Seychelles	21545	Yes	Yes	Yes
Sierra Leone	1479	No	No	No
Singapore	61672	Yes	Yes	Yes
Slovakia	22483	Yes	Yes	Yes
Slovenia	26004	Yes	Yes	Yes
South Africa	11838	Yes	Yes	No
South Korea	32225	Yes	Yes	Yes
Spain	31600	Yes	Yes	Yes
Sri Lanka	8918	Yes	Yes	No
Sudan	3669	No	No	No
Swaziland	7389	Yes	Yes	No
Sweden	42079	Yes	Yes	Yes
Switzerland	58686	Yes	Yes	Yes
Syria	5979	Yes	No	No

Taiwan	38565	Yes	Yes	Yes
Tajikistan	3111	No	No	No
Tanzania	2227	No	No	No
Thailand	13318	Yes	Yes	No
Togo	1227	No	No	No
Trinidad and Tobago	29745	Yes	Yes	Yes
Tunisia	10437	Yes	Yes	No
Turkey	17919	Yes	Yes	Yes
Turkmenistan	16518	Yes	Yes	Yes
Uganda	1890	No	No	No
Ukraine	10333	Yes	Yes	No
United Arab Emirates	65307	Yes	Yes	Yes
United Kingdom	34971	Yes	Yes	Yes
United States	49675	Yes	Yes	Yes
Uruguay	17211	Yes	Yes	Yes
Uzbekistan	7396	Yes	Yes	No
Venezuela	17746	Yes	Yes	Yes
Vietnam	4786	No	No	No
Yemen	4088	No	No	No
Zambia	3205	No	No	No
Zimbabwe	1515	No	No	No

TABLEAU S2 – Countries above SEI-optimal GDP thresholds and above 2011 world GDP.

Supplementary material 6

Indicators and GDP

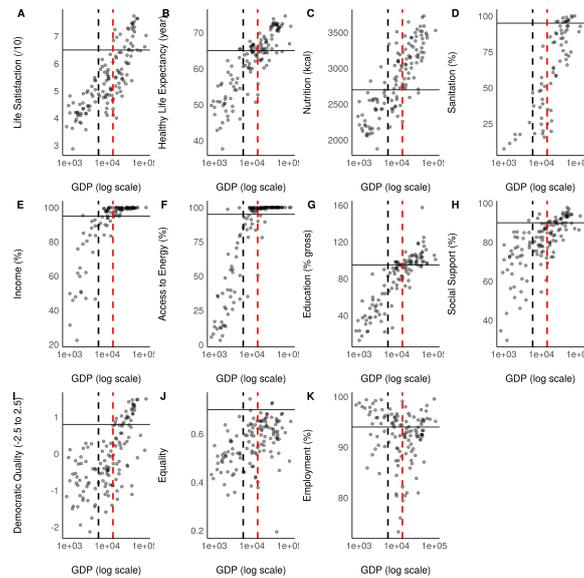


FIGURE S7 – Relationships between social indicators and GDP in 2010-2011. The black dashed line represents optimal GDP according to SEI (Int\$5 900) and the red dashed line world GDP per capita in 2010 (Int\$14 275). To the exception of sanitation, for each indicator at least one country reached the indicator threshold while having a GDP lower than optimal GDP.

Indicators and population density

Indicators and SDI

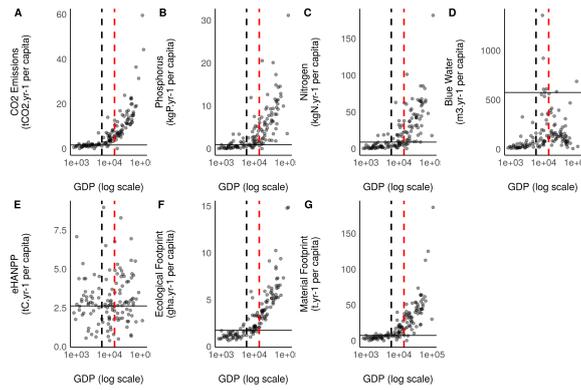


FIGURE S8 – Relationships between biophysical indicators and GDP in 2010-2011. The black dashed line represents optimal GDP according to SEI (Int\$5 900) and the red dashed line world GDP per capita in 2010 (Int\$14 275). Limits in CO2 emissions, ecological footprint and material footprint were inevitably trespassed when countries had GDP higher than optimal GDP.

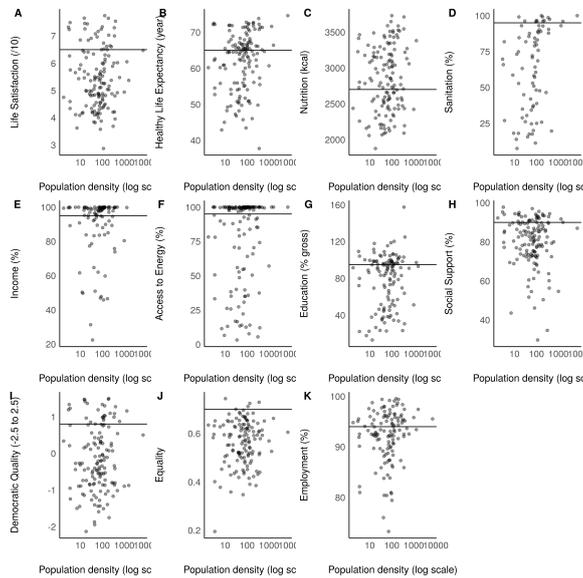


FIGURE S9 – Relationships between social indicators and population density in 2010-2011. Healthy life expectancy and sanitation are positively related to population density and for each indicator, high and low density countries can reach the threshold.

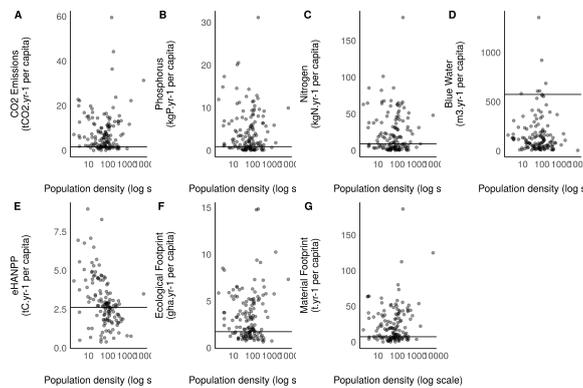


FIGURE S10 – Relationships between biophysical indicators and population density in 2010-2011. For each indicator, high and low density countries can reach the threshold and eHANPP is even negatively related to population density.

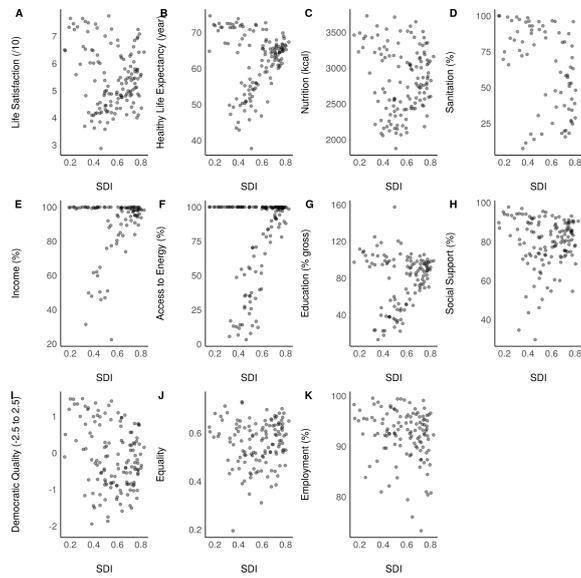


FIGURE S11 – Relationships between social indicators and SDI in 2010-2011.

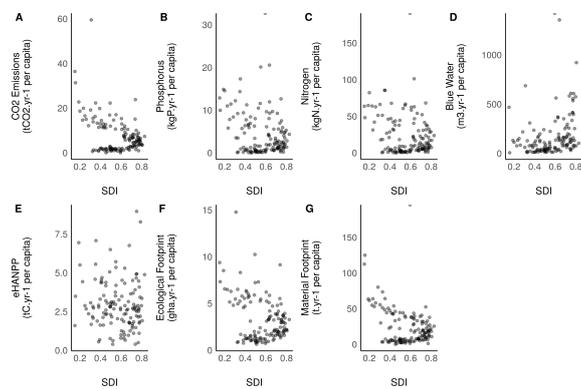


FIGURE S12 – Relationships between biophysical indicators and SDI in 2010-2011.

Can sustainable development halt the biodiversity decline in France ?

Stanislas Rigal^{1*}

¹ ISEM, Université de Montpellier, CNRS, IRD, EPHE, Montpellier, France

*Corresponding author, email : stanislas.rigal@umontpellier.fr

This manuscript will be shortly submitted

Abstract

As biodiversity is experiencing a severe decline over the past decades, conservation biology has sought to identify the main threats affecting species and ecosystems. The role of the development model that induce such drivers has been less questioned by conservationists and specifically the ability of sustainable development (SD) to halt biodiversity decline remain rarely test empirically. In this study, we test the relationships between biodiversity, social well-being and economy and analyse them with regard to SD vs beyond-growth theories (BGT). We then analyse discrepancies between SD imaginary, that should in theory be praised by most citizens, and willingness of political change as well as resistance actions that engage citizens against the current development model. Finally, we study the effect of biodiversity offsetting as the most tangible policy for biodiversity in SD, versus the amount of natural areas to reverse biodiversity decline. We found that empirical relationship between biodiversity, social well-being and economy are mostly similar to what is expected from BGT and opposite to SD expectations. Consequently citizens' willingness for change and resistance are most important both as a defence in relatively protected areas and as a proactive behaviour in degraded areas, while biodiversity offsets seems to be ineffective to compensate biodiversity loss resulting from development projects and therefore to tackle biodiversity crisis compare to the preservation of natural areas. Our results question the theoretical underpinnings as well as the practical effectiveness of SD both for biodiversity conservation and people well-being, and highlight the need to reconstruct the development paradigm from empirical evidence.

Introduction

Biodiversity is declining worldwide and France is not an exception with more than 17% of threatened species (IUCN, 2020). Conservation policies have been enforced to halt this decline from first national parks in 1965 to the most recent law for the reconquest of biodiversity in 2016. Yet, biodiversity is still declining since then (Commissariat général au développement durable, 2019). The effects of direct anthropogenic pressures in explaining such a decline are more and more understood, but how they are themselves driven by the underlying economic model and whether this model can reverse its current effects on biodiversity is far less questioned in biological conservation.

The Meadows's report (Meadows et al. 1972) highlighted the incompatibility between continuing economic development and protecting the integrity of the planet. However, the emergence of the ideology of sustainable development (SD) initiated by the Brundtland Report (Brundtland et al. 1987) has suggested that pursuing development and protecting the environment were compatible targets. Based on an equivalence between the environment, society and economy (Fig. S1a), SD could, in theory, be reached if three major underlying hypotheses (Fig. S1b) can be verified. First, SD assumes the existence of an Environmental Kuznets Curve (EKC) (Kaika and Zervas 2013a), i.e. a U-shape relationship between wealth of countries and state of biodiversity. This is expected as tertiary sector should overtake primary and secondary sectors, allowing for a decoupling between economic activities and their negative consequences on biodiversity, and as wealthier countries should have the possibility to invest more in biodiversity conservation (Dietz and Adger 2003). The empirical tests of EKC focusing on biodiversity as

the environmental component, however, mainly concluded on its over simplicity (Mills and Waite 2009), and global data even argue against the existence of such a curve (Otero et al. 2020). Second, SD does not question the need for economic growth, as it is believed that economic growth is needed to increase human well-being, but it rather distinguishes between pernicious and sustainable growths (Brundtland et al. 1987). The underpinning of sustainable or green economic growth concept is the possibility of an absolute decoupling between economic growth and energy/material flows extracted from Earth, but empirical analyses have shown that such a possibility is hardly observed (Parrique et al. 2019). Third, SD considers that the environment must be preserved for the sake of humankind, since it is the supplier of natural resources whose regeneration capacity must be protected. This point was taken up and developed by the notion of ecosystem services (Sarukhán et al. 2005) which corresponds to free services or benefits that people obtain from ecosystems, either costly or even impossible to replace by technological ways.

Along side the mainstream discourse proposing SD as the solution to halt biodiversity decline, multiple other economic theories have suggested more transformative changes based on a different view of the imbrications between economy, society and the environment. Among them, beyond-growth theories (BGT) whose main movements are degrowth (Latouche 2009), agrowth (van den Bergh 2011), steady-state (Daly and Daly 1973) and post-development (Demaria and Kothari 2017), have criticised the postulate according to which economic growth could be part of the solution to the biodiversity crisis. Post-development emerged as a critic from south countries against the capitalist and Western notion of development (Gerber and Raina 2018). The three other movements come from Western countries; degrowth advocates for a reduction in the input and output flows of material and energy as well as for a more equitable society; a steady-state economy could (or not) be the result of degrowth once a stabilisation level would be reached; agrowth suggests that the focus on growth should be abandoned since it is a pernicious indicator. Considering the last three movements (degrowth, steady state and agrowth) are the most reliable in a Western context (and therefore in France), one can summarise their proposal as an acknowledgement that economy is only a part of society which, itself, totally depends on the environment to exist and operate (Fig. S1d). Therefore, beyond some thresholds (Fig. S1e), pursuing economic growth would eventually result in a stagnation or a decline in social well-being as socio-environmental drawbacks will eventually outweigh material or economic well-being benefits, resulting in the paradox emphasised by Easterlin (1974). Furthermore, as the economic growth is fundamentally based on an increase of material and energy flows, a growing economy will always negatively affect biodiversity either locally or abroad, depending on the share of imported goods and services. Finally, the social well-being should also admit some limits as the society can be understood as being a metabolism in which secondary and tertiary sectors can only be built on the energetic surplus of the primary sector (Kallis 2013, Sorman and Giampietro 2013). Therefore a endless growing society would eventually negatively impact the environment.

Individually, the relationships either between economy and the environment (Cole 1999, Marques et al. 2019), social well-being and the environment (Dietz et al. 2009, Abraham et al. 2010, McShane et al. 2011), or economy and social well-being (Brenner 1987, Fanning and O'Neill 2019) have been analysed and discussed with a wide variety of indicators and at various scales. Given the intrinsic links between those three factors, they

have also been jointly analysed (Michalos 1997, Richmond et al. 2005, Hickel 2020). To our knowledge, however, they have not been tested together at a definite national scale using a direct measurement of biodiversity loss and relying on both spatial and temporal data. The diversity of socio-economic and environmental pathways in different countries makes it difficult to interpret analyses based on worldwide data and to translate country's differences in economy, well-being and conservation into a general relationship between those components. An analysis by region of given country can help to limit the variability of covariates to derive such a relationship but assumes that a variability still exists and therefore requires a high number of within country replicates. French metropolitan departments are well indicated to meet these specifications due to their number and to the availability of data as France is an founding member of the Organisation for Economic Co-operation and Development (OECD) for which local data on economy and social-wellbeing are monitored for a long time.

In addition to the socio-economic aspects, evaluating the current state of biodiversity can be challenging as a common indicator of biodiversity health does not exist. Using only a spatial snapshot could also be misleading because a low conservation state can result both from a human-induced degradation at a recent temporal scale or from long-term historical processes. Therefore, the state of biodiversity can be better estimated using a temporal approach (Wolkovich et al. 2014) highlighting the trends in the biodiversity indicator rather than its spatial values. As common birds can be considered as umbrella species indicating the state of biodiversity, one of the most used biodiversity indicators in the European Union is the Specialist Common Bird Indicator (SCBI) (Gregory et al. 2003). It measures the abundance of birds from farmland, woodland and human settlements and its spatial accuracy as well as its temporal cover allow to derive local temporal trends of this indicator.

Beyond economic theories, SD's first objective is to provide a development that meets the needs of the present. It should then produce a social consensus, in addition to actually tackle biodiversity decline. Yet, parts of society (e.g. political parties citizen movement, NGOs) advocate for more transformative changes to tackle the biodiversity crisis. Whether they are in opposition or not with capitalism, Green parties are often the institutional representatives thanks to which citizens in representative democracies, such as in France, can expressed their willingness for political change, in particular to address the issue of biodiversity decline (Larson et al. 2015, Cazalis and Prévot 2019). While transformative changes are not made through institutional ways as long as parties promoting those changes will be out of power, environmental defence is locally embodied by a diversity of resistance actions from petitions to sabotage (Martinez-Alier 2021). We hypothesise that willingness and resistance actions to tackle biodiversity decline will be high where the relatively good state of biodiversity should encourage to protect it (Cazalis and Prévot 2019) and willingness will also be high in places where biodiversity is deeply affected and environmental condition became less tolerable (Inglehart 1995). That being said, if SD's promises of increasing well-being have been kept, willingness of change and resistance should be less important where social well-being is high (Fig. S1c), whereas in the other case (BGT), willingness of change and resistance should increase with social well-being (Fig. S1f), in addition to the expected link with biodiversity state.

Indeed, one of the major points that illustrates the gap between SD and the valuation system of those counter-movements of resistance are the "Imposed Large Unnecessary Projects"

(ILUP) (Sibertin-Blanc 2019). In the vision of SD, those projects, as they fulfil legal environmental obligations, are part of the sustainable growth. More specifically, the goal to prevent net loss of biodiversity is expected to be achieved via biodiversity offsetting that consist in compensating biodiversity losses resulting from development projects by gains elsewhere (Calvet et al. 2015). Theory behind biodiversity offsetting assumes that ecosystems are interchangeable as part of a natural capital, adopting the weak sustainability view. However the effectiveness of these offsets has been questioned from practical results to ethical perspectives based on strong sustainability (Moreno-Mateos et al. 2015, Weissgerber et al. 2019). In the vision of BGT, the development projects confirm the unsustainability of the current model by highlighting that the economic system is entropic (Georgescu-Roegen 1971), and therefore always requires new energy and material supplies to operate (Joseph 2019) and even more to grow. Therefore, we hypothesise that the dynamic of biodiversity should be positively affected by offsets if most of the theoretical expectations from SD are observed in the empirical data (Fig. S1c). Conversely, the state of biodiversity should worsen with biodiversity offsetting as being no sufficient to cover the initial loss if the theoretical expectations from BGT are confirmed with the empirical data (Fig. S1f).

In this study, we question SD's performance to tackle biodiversity crisis in the French context, using trend in common birds and main socio-economic indicators in the French metropolitan departments. To do so, we empirically test the relationships between economy, social well-being and the state of biodiversity in the light of the expected relationships from SD vs. BGT. We then analyse the convergence and discrepancies between the current development and citizens' willingness and resistance. Finally, we study the observed effectiveness of SD's main tangible response to biodiversity crisis, i.e. biodiversity offsetting, in actually addressing biodiversity loss compare to preserving natural areas.

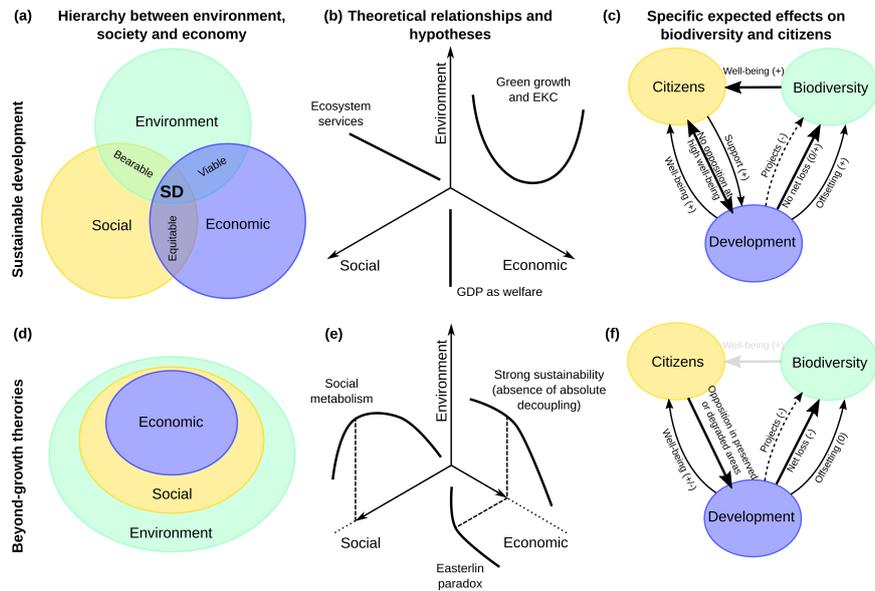


FIGURE S1 – Hierarchy and theoretical relationships between the environment, social well-being and economy according to sustainable development (SD) vs beyond-growth theories (BGT). (a) Assuming the equivalence between the environment, social well-being and economy, SD is defined as the intersection of the three poles. (b) Economic and social development are expected to be highly correlated, while social well-being also depends on the ecosystem services supplied by the environment. Economy has to grow to shift from pernicious to sustainable growth that should eventually have positive consequences on the environment according to the Environmental Kuznets Curve (EKC). (c) As impacting development projects are counterbalanced by biodiversity offsetting, the resulting effect of development on biodiversity should be null or even positive. As well-being from biodiversity is not affected by development and the latter increase citizen well-being, development model and projects should be praised by citizens with less and less opposition. (d) Conversely, for BGT, the environment encompasses the whole society whose economy is only a part. (e) Therefore, above some thresholds a growing economy does not increase well-being and leads to an oversized society that unsustainably extracts natural resources in the absence of absolute decoupling. (f) Specifically, development projects leads to a net loss of biodiversity as offsetting does not compensate project degradation. As well-being from biodiversity weakens with biodiversity decline and as no all development project are made for citizens' well-being, citizens' opposition should growth to protect preserved areas and modify the development model in degraded areas to reverse damages.

Material and methods

Untangling relationships between biodiversity, economy and social well-being

Biodiversity indicator

We used the Specialist Common Bird Index (SCBI) which is one of European biodiversity indicators selected by the European Environmental Agency and the French administration (Commissariat général au développement durable, 2019) as the proxy for biodiversity trend. This index is built as a multispecies index reflecting the trends in the common bird species that are specialist for farmland, forest and urban habitats.

We calculated SCBI for each department in mainland France using the French Breeding bird Survey between 2001 and 2017. Specifically, we used the classification of bird habitats produced by the Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN 2018) to select woodland, farmland human settlement specialists. The number of specialist species in each department ranged from 21 to 57 which enables to compute SCBI values for each year and each departments. To do so, we used a Generalised Linear Model (GLM) with abundance as response variable and year and site as explanatory variables with a quasi-poisson family to handle zero-inflated count data (Fontaine et al. 2020). Slopes of SCBI were calculated using a linear regression in each department and the significant trends (for 47 departments) were used as biodiversity indicator in subsequent analyses.

Economic score

All the data used to compute economic and social indices are freely available no the Organisation for Economic Co-operation and Development (OECD) https://www.oecd-ilibrary.org/urban-rural-and-regional-development/data/oecd-regional-statistics_region-data-en. For France, the OECD denomination large regions correspond the region (22 metropolitan units before 2015 and 12 units since) and small regions correspond to the departments (95 metropolitan units).

We used the GDP per capita in constant price in local currency (euros) between 2000 and 2018 to compute the mean GDP by departments and the temporal trend in GDP by departments defined as the slope of the linear regression between GDP per capita and year in each department.

To assess the composition of GDP beyond its value, we used the Global Added Value detailed by activities to calculate the share of each of the three main sectors, namely primary (added value from agriculture, forestry and fishing), secondary (added value from industry including energy, manufacturing and construction) and tertiary (distributive trade, repairs, transport, accommodation, food services; information and communication; financial and insurance activities; real estate activities; professional, scientific, technical, administrative and support service activities; public administration, compulsory service, education and human health; other services).

To reduce the number of dimensions and extract one economic axis, we applied a PCA to the five following variables : mean GDP per capita, GDP trend, share of the first sector, share of the

second sector, share of the third sector. The first axis of the PCA captured 60.5% of the total variance and distinguished rich and mostly terrestrial departments with active growth from poorer departments with mostly a mostly primary- or secondary-based economy (see supplementary material 1). This first axis was used as the economic score in subsequent analyses.

Social well-being

We used the components of the regional well-being from the OECD, available by department for life expectancy (life expectancy at birth), access to healthcare (active physicians for 1000 inhabitants), jobs (unemployment rate) and security data (motor vehicle theft for 10 000 inhabitants), and by region for education (share of labour force with at least secondary education), air quality (air pollution : level of PM2.5), life satisfaction (self-evaluation of life satisfaction) and social support (perceived social network support).

To reduce the number of dimensions and extract one social axis summarising the well-being, we applied a PCA to the eight following variables : life expectancy, access to healthcare, jobs, security, education, air quality, life satisfaction and social support. The first axis of the PCA captured 35.9% of the total variance and distinguished high well-being departments from departments with a low well-being (positive contribution of life expectancy, access to health care, education, life satisfaction and social support, and negative contribution of lack in security, unemployment and air pollution (see supplementary material 1). This axis was used as social well-being in subsequent analyses.

Willingness of change, resistance and environmental data

We assess the level of involvement for environmental protection of the population using two different aspects : the expressed willingness to address environmental crises and the actual actions against unsustainable development.

The expressed willingness of change, i.e. to address environmental crises (both climate and biodiversity), was estimated using the share of votes for the Green Party. Following (Cazalis and Prévot 2019), we used the data from the 2012 general election and from the 2014 European election which are the most recent election in which a green party candidate was clearly identifiable (Eva Joly as the candidate of "Europe Ecologie Les Verts" in 2012, and the list "Europe Ecologie Les Verts" in 2014). For each department, the expressed willingness to address environmental crises corresponds to the percentage of votes cast (without blank votes) in favour of the green party.

The actual resistance actions against unsustainable development were assessed through the number of grassroots struggles against useless projects, made available by the online newspaper Reporterre. These data can be found on the dedicated website (<https://lutteslocales.gogocarto.fr/>). The number of struggle by department was standardised by the demography of each department and expressed as a number of struggle per inhabitant.

To assess the environmental conditions of each department for interpreting the distribution of willingness of change and resistance actions, we distinguish between the levels of naturalness and degradation. We evaluate the level of naturalness independently from biodiversity indicator by using the percentage of natural area of ecological interest, flora and fauna (ZNIEFF)

for each department. ZNIEFF are inventories of remarkable natural areas with a patrimonial value and are divided in two types. ZNIEFF I are reduced and ecologically homogeneous areas with at least on rare or threatened species or habitat. ZNIEFF II correspond to large natural and weakly modified areas that can encompass ZNIEFF I. ZNIEFF maps are made available by the Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN 2021). Surface area of ZNIEFF II and ZNIEFF I outside ZNIEFF II was computed from these map for each department and divided by the surface area of the department to obtain the percentage of ZNIEFF. The level of anthropogenic degradation was obtained through the Global Human Footprint (GHF) (Venter et al. 2016) which summarises eight pressures grouped in five classes (infrastructure : extent of build areas, roads, railways, waterways ; agriculture : crops, pastures ; population density ; light pollution). Two global snapshots were made for years 1993 and 2009 and we used the most recent map (2009) to assess the average of GHF over each department (see maps and relationships between ZNIEFF and GHF in supplementary material 2).

Biodiversity offsetting

For each development project that has necessitated soil artificialisation, French regulation imposes a three step framework which aims to limit the environmental impacts by avoiding environmental degradation, reducing what can not be avoid and compensate impacts that have not been avoided or reduced. Biodiversity offsetting therefore correspond to the final step of this framework and should counterbalance the impacts by rehabilitation, restoration or creation of natural habitats. biodiversity offsetting is expecting to maintain or improve the state of biodiversity compared to what it was before the development project. Biodiversity offsetting was introduced in 1976, first reports available were from 1997 and they have been systematically reported since 2016. Overall, data about 5 152 offsets are available and mapped by Centre d'études et d'expertise sur les risques, l'environnement, la mobilité et l'aménagement (CEREMA 2021), as surface areas (surface offsets : 4 235), lines (line offset : 231), points (point offsets : 330) or at the commune level (commune offsets : 356). We calculated the offset area per department by multiplying the average area (per surface offset) by the number of line, point and commune offsets, and adding this area to the total area of surface offsets. We then divided the offset area by the department surface area to obtain the percentage of offset area by department. To limit the influence of high values due to the skewness in the distribution, we used the square root of biodiversity offsetting percentage in subsequent analyses (see maps in supplementary material 2).

Statistical analyses

An exploration of non-linearity in the relationships between biodiversity indicator, social well-being and economic scores was performed using a method able to detect non-linearity based on second order polynomials proposed by (Rigal et al. 2020) (and confirmed using segmented regressions (Muggeo 2008), see supplementary material 3).

We use multiple regressions to analyse relationships between willingness of change or resistance actions and social well-being and environmental conditions (naturalness and degradation). To do so, willingness of change or resistance actions were set as the response variable, and social well-being, environmental conditions and interaction between social well-being and en-

environmental conditions as the explanatory variables. We use local regressions (LOESS) to display the distribution of willingness of change and resistance actions as a function of social well-being and environmental conditions (naturalness and degradation, see checking of models assumptions in supplementary material 4).

We also use multiple regressions to analyse relationship between biodiversity indicator and naturalness and offsets. Biodiversity indicator was set as the response variable and naturalness, offsets and interaction between naturalness and offsets as explanatory variables. LOESS was also used to display the distribution of biodiversity indicator as a function of naturalness and offsets.

Results

Relationships between biodiversity, economy and social well-being

Most departments (43 out of 47 significant trends) have experience a decline in SCBI (Fig. S2). Social well-being was the highest in the south-western part of France while economic score was mostly concentrated in Paris and the surrounding departments as well as in departments with the greatest urban areas.

Overall, we found a negative relationship between biodiversity indicator (SCBI) and economic score (slope = $-1.7 \cdot 10^{-3}$, sd = $0.7 \cdot 10^{-3}$, tvalue = -2.4 , pvalue = 0.02, adjusted $r^2 = 0.10$). We found no significant linear or non-linear relationships between biodiversity indicator and social well-being (slope = $-0.4 \cdot 10^{-3}$, sd = $0.9 \cdot 10^{-3}$, tvalue = 0.4, pvalue = 0.69, adjusted $r^2 = 0$). Social well-being increases then decrease with economic score, forming a concave relationship (first order : coefficient = 0.01, sd = 0.01, tvalue = 0.1, pvalue = 0.90; second order : coefficient = -0.07 , sd = 0.03, tvalue = -2.2 , pvalue = 0.03, $r^2 = 0.03$). Social well-being reaches an optimum for mid values of the economic score (0.08).

Willingness of change and resistance actions

Willingness of change to tackle environmental crises appears to be high in both places, southern and western parts of France and around Paris. It is low to very low in the North-East. Resistance actions have taken place in most departments (88 among 94 mainland departments) but were more numerous relatively to the population in the South, in particular in the Pyrenees (South-West) and the Alps (South East), and in Brittany (West).

We found that willingness of change was positively related to anthropogenic degradation, naturalness and social well-being (Tab. S1). Resistance actions were positively related to naturalness, negatively related to degradation and interaction between degradation and social well-being had a negative effect (Tab. S1). Contour plots (Fig. S3) display those relationships, with a bimodal distribution in willingness of change along naturalness gradient.

Biodiversity offsetting vs. naturalness

We found that biodiversity indicator was negatively related to biodiversity offsetting, and positively related to naturalness (Tab. S2, Fig. S4).

Response	Explanatory	Estimate	Std. error	t value	p-value	Adjusted r^2
Willingness of change (% of green votes)						0.47
	Naturalness	0.24	0.08	2.96	< 0.05	
	Degradation	0.37	0.09	4.00	< 0.05	
	Social well-being	0.68	0.09	7.98	< 0.05	
	Naturalness : Social well-being	-0.01	0.09	-0.14	0.88	
	Degradation : Social well-being	-0.10	0.11	-0.87	0.38	
Resistance actions (number of struggles per inhab)						0.20
	Naturalness	0.22	0.10	2.17	< 0.05	
	Degradation	-0.29	0.11	-2.59	< 0.05	
	Social well-being	0.19	0.11	1.81	0.07	
	Naturalness : Social well-being	0.14	0.12	1.18	0.24	
	Degradation : Social well-being	-0.27	0.13	-1.99	< 0.05	

TABLEAU S1 – Effects of anthropogenic degradation and social well-being on willingness of change and resistance actions. Coefficient estimates (*Estimate*), standard errors (*Std.error*), associated *tvalue* and significance level (*p – value*).

Response	Explanatory	Estimate	Std. error	t value	p-value	Adjusted r^2
Biodiversity indicator						0.17
	Offset	-0.47	0.18	-2.60	< 0.05	
	Naturalness	1.18	0.51	2.31	< 0.05	
	Offset : Naturalness	1.15	0.57	2.01	< 0.05	

TABLEAU S2 – Effects of biodiversity offsetting (square root) and naturalness on biodiversity indicator. Coefficient estimates (*Estimate*), standard errors (*Std.error*), associated *tvalue* and significance level (*p – value*).

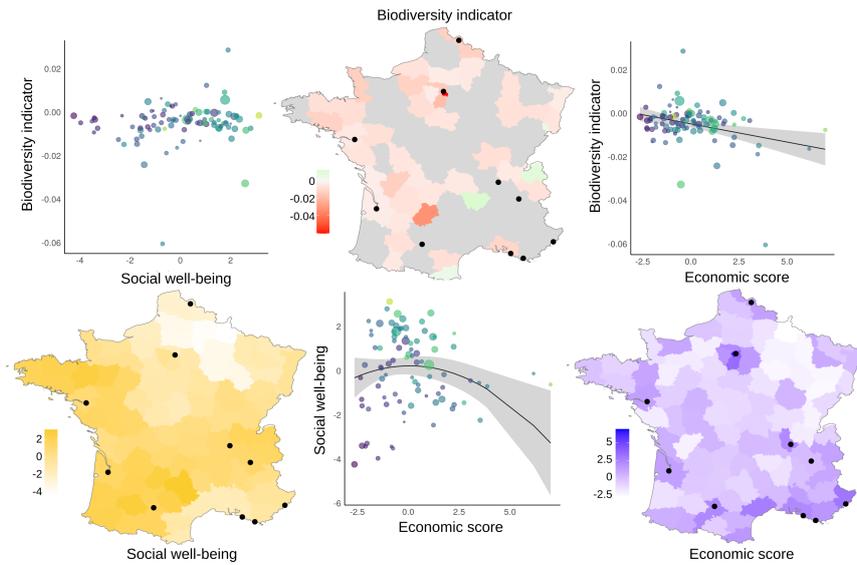


FIGURE S2 – Distribution of biodiversity indicator (Specialist Common Bird Index), economic score and social well-being and relationships between those indices. On maps, when not enough data were available, departments are shown in grey and the 10 most populated urban areas are represented by black dots. On charts, colours of dots correspond to the share of votes for the green party and dot size represents the number of active local opposition to great and useless projects. Significant relationships are shown by black lines with confidence intervals in grey.

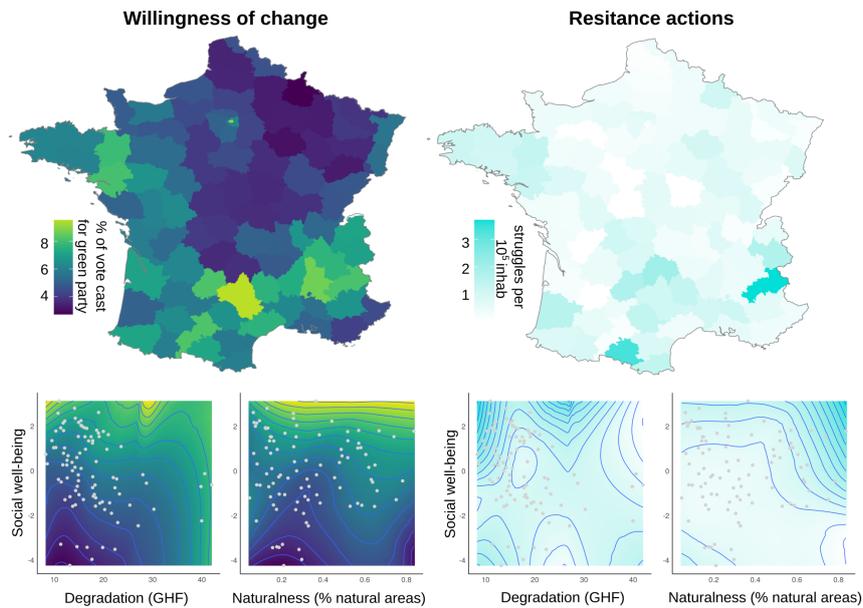


FIGURE S3 – Distribution of willingness of change measured as percentage of green votes, and resistance action as grassroot struggles per inhabitant, and contour plots with anthropogenic degradation (Global Human Footprint) and naturalness (% of natural areas of ecological interest). Grey dots represent departments coordinates and contours correspond to values of the third variable : share of green vote and struggles per inhabitant, respectively.

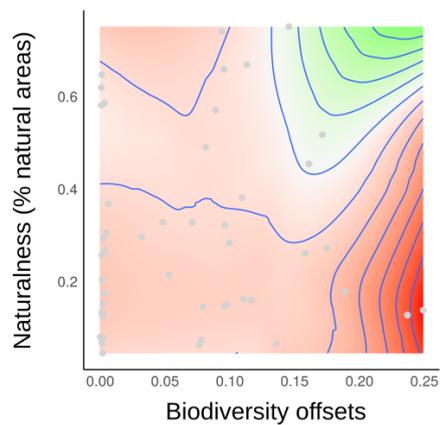


FIGURE S4 – Contour plot of biodiversity indicator (Specialist Common Bird Index) as a function of naturalness (% natural areas of ecological interest) and biodiversity offsetting (scaled values). Grey dots represent departments coordinates and contours correspond to values of the third variable : biodiversity indicator.

Discussion

We tested the performance of sustainable development to tackle the biodiversity decline using the example of France. We unravel the relationships between biodiversity, social well-being and economy from empirical data were more similar to what has been predicted by BGT compared to relationships expected from SD. This had direct consequences on citizens' willingness for change and resistance to development projects, in particular as biodiversity offsetting seems to be ineffective to tackle biodiversity crisis compare to the preservation of natural areas.

Biodiversity trends were negative in most places and negatively related to economic score, i.e. biodiversity has declined even more in the departments with growing and tertiary economy. This is the opposite to what is expected by the dematerialisation under SD, in particular EKC (Kaika and Zervas 2013a) for which the replacement of extractive or building activities by services should decouple economic activities from their negative impact on the environment. The other assumption supporting EKC, an increasing amount of investments into conservation as wealth increases, should not strongly differ between departments, because such investments are mainly supported by the state. Thus, even if all EKC assumptions can not be tested, we found no overall support for EKC hypothesis on biodiversity in France. On the contrary, the negative relationship between biodiversity indicator and economic score is in line with previous finding that focus on the material intensity of economy growth and the effect of tertiary sector on the environment (Kaika and Zervas 2013b) and has been anticipated by BGT with substantial supports already found at local to international scale (Marques et al. 2019, Otero et al. 2020). An other explanation would be that French departments are all on the left side of the EKC, where economy is still not enough developed and where a negative relationship between environmental variables, including biodiversity, is expected with economic score. In such a case, more growth would be need to fall on the right side of the EKC where more economy means a better state for biodiversity. But SD would still be hardly reached as social well-being already declines with the highest observed economic values.

Social well-being followed a non-linear relationship as economic score increased, resulting in higher well-being at mid economic values. This corresponds to what has been observed over time for several Western countries since Easterlin (1974), and more recently with other well-being indices such as the Genuine Progress Index (GPI) (Kubiszewski et al. 2013). Whereas the Easterlin paradox emphasised the decoupling between economic growth and well-being, the relationship found in this study even shows an anticorrelation between economic score and social well-being at high economic scores. This means that above a social optimum at mid economic values, any increase in the economic part would result not only in a stabilisation but in a decline of social well-being. This is in line with the relationship found in time between GDP and the Genuine Progress Index (GPI) which also showed an optimum for GDP due to a negative correlation between GPI and GDP when the latter has continued to increase (Kubiszewski et al. 2013).

Social well-being and biodiversity trend were not directly linked beyond their own relationship with economic score. As highlighted at the global scale, human well-being can increase in parallel to a decline in biodiversity which has been referred to as the environmentalist's paradox (Raudsepp-Hearne et al. 2010). On the other hand a local scale, well-being has been recurrently linked to experiment of nature (Cervinka et al. 2012, Delgado et

al. 2013, Passmore and Howell 2014) that should have weakened where biodiversity declined. More particularly, in our study, at least two components of the social score could have been related to biodiversity, life expectancy and life satisfaction (Grinde and Patil 2009, Shanahan et al. 2015, Richardson et al. 2016). But these two components are driven but multiple other sociological factors (e.g. poverty, inequalities) that could have weakened the expected relationship. The other social well-being components were not expected to be directly related to biodiversity and altogether, this can explain the absence of relationship between social well-being and biodiversity dynamics.

If social well-being was not directly link to biodiversity trend, it was positively related to willingness of change to tackle the environmental crises, together with environmental degradation and naturalness. This could be explain by two different pro-

cesses, in departments with high well-being, high naturalness and low degradation (e.g. in South West), people want to avoid more socio-environmental degradations and preserve what is the ground of their well-being, and in departments beyond a given level of degradation (e.g. Paris and nearby), whatever the level of well-being, people want a change to stop or reverse the degradation as previously observed (Inglehart 1995). In other places with low social well-being (e.g. in North East), people already want to improve their well-being by acting on other factors than the environment. This is confirmed by looking at the relationship between economic score and willingness of change (see supplementary material 3) that was positive but with the highest willingness of change either in departments with mid economic values or with a very high economic activity. The striking point is the quasi absence of expressed willingness in the economically less developed departments which are also the ones with the lowest social well-being. The environmental impacts of economy could also help to understand the high willingness of change in departments with a high economic activity and high degradation for which the socio-environmental drawbacks outweighed the well-being gains from economic growth.

Unlike willingness of change, resistance actions against development projects were not directly related to social well-being but negatively linked to environmental degradation and positively related to naturalness. Different factors could explain these patterns. Resistance actions took place in departments with high naturalness where new development projects took place. In particular, in department with high social well-being and low degradation, people defend their well-being (Martinez-Alier 2003) and its natural basis which explain the negative effect of interactive term between social well-being and degradation on resistance action. In department with high degradation and low naturalness, there is fewer areas to defend and people are more de-

pending on the workings of the current system and therefore less prone to engage in resistance actions. This is confirmed by the concave relationship between resistance actions and economic score positively related at low economic values but negatively related at high economic values (see supplementary material 3). Overall, SD fails to win citizens' support, in particular in relatively preserved areas (where willingness of change and resistance are strong) and in the most degraded ones (where willingness of change is high).

Biodiversity offsetting which corresponds to empirical applications of SD and natural capital theories was negatively related to biodiversity trend, whereas areas with a high level of naturalness were the only places with stable or even positive trends. The lack of effectiveness of biodiversity offsetting can be explained by several practical and theoretical challenges (Bull et al. 2013, Bigard et al. 2020). First, practical limitations could bias the actual level of compensation, e.g. planned offsets may not be fully realised in the field, compensation can be insufficient due to underestimation of negative effects (Matthews and Endress 2008). Moreover, theoretical flaws are a priori limiting their potential effectiveness, e.g. the equivalence between gained habitats and biodiversity loss remain to be demonstrated and offsets are mostly realised to counterbalanced the destruction of protected species' habitat and therefore do not account for ordinary biodiversity (Norton 2009). Overall, our results highlight not only that theoretical expectations of SD are inadequate, but also practical policies of SD are ineffective to halt and reverse biodiversity decline as well as to provide a desirable model for citizens.

References

See chapter 6.

Appendix

Supplementary material 1

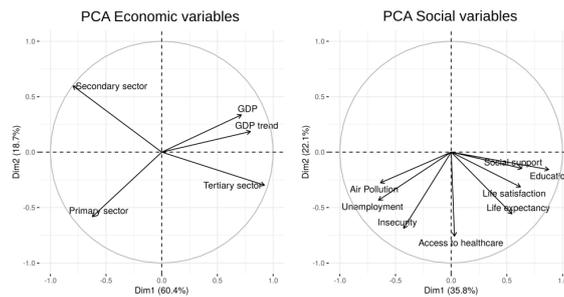


FIGURE S1 – Contribution of economic and social variables to the first two PCA axes. The first axis of the first PCA is considered as the economic score and the first axis of the second PCA is considered as the social well-being score.

Supplementary material 2

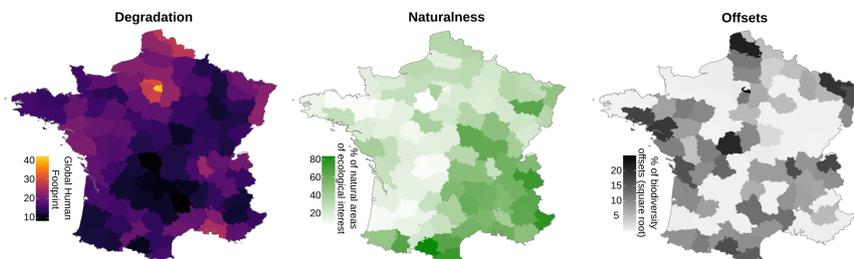


FIGURE S2 – Distribution of environmental conditions (degradation and naturalness) and biodiversity offsets.

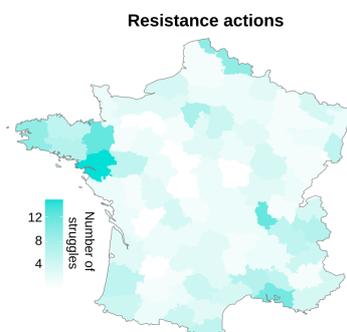


FIGURE S3 – Resistance action not standardised by inhabitant, measured as the number of grassroots struggles per department.

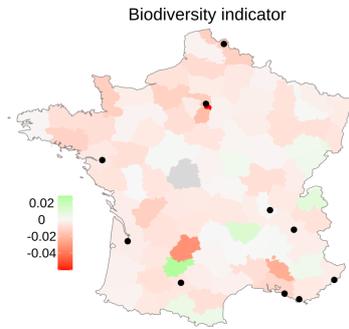


FIGURE S4 – Distribution of biodiversity trends including non-significant local trends. When not enough data were available, departments are shown in grey and the 10 most populated urban areas are represented by black dots.

Supplementary material 3

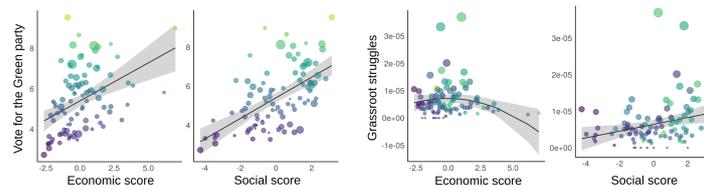


FIGURE S5 – Relationships between green votes or struggles and the social and economic scores. Colours of dots correspond to the share of votes for the green party and dot size represents the number of active local opposition to great and useless projects. The significant relationships are shown by black lines with confidence intervals in grey.

We found that the percentage of green votes was positively related to the economic score (slope = $3.8 \cdot 10^{-3}$, $sd = 0.8 \cdot 10^{-3}$, $tvalue = 4.5$, $pvalue < 0.05$, adjusted $r^2 = 0.18$) and the social well-being (slope = $5.3 \cdot 10^{-3}$, $sd = 0.7 \cdot 10^{-3}$, $tvalue = 7.0$, $pvalue < 0.05$, adjusted $r^2 = 0.34$). Conversely, the number of grassroots struggles was only positively related to the social well-being (slope = $9.2 \cdot 10^{-7}$, $sd = 3.5 \cdot 10^{-7}$, $tvalue = 2.6$, $pvalue < 0.05$, adjusted $r^2 = 0.06$) but linked to the economic score via a concave relationship (first order : coefficient = $-0.3 \cdot 10^{-7}$, $sd = 3.5 \cdot 10^{-7}$, $tvalue = -0.1$, $pvalue = 0.92$; second order : coefficient = $-2.5 \cdot 10^{-7}$, $sd = 1.2 \cdot 10^{-7}$, $tvalue = -2.1$, $pvalue < 0.05$, $r^2 = 0.02$). Note that such a concave relationship is also found using the number of grassroots struggles unstandardised by the population (see Fig. S5).

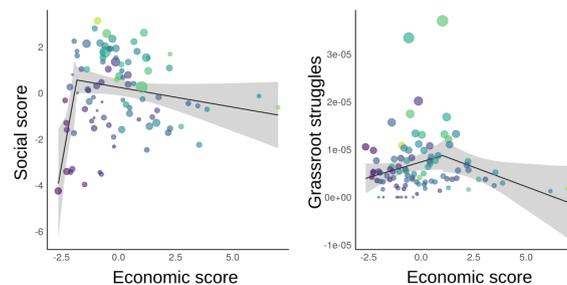


FIGURE S6 – Segmented regressions on the non-linear relationships found between the social well-being and the economic score, and between the number of grassroots struggles and the economic score. Colours of dots correspond to the share of votes for the green party and dot size represents the number of active local opposition to great and useless projects. The significant relationships are shown by black lines with confidence intervals in grey.

Social well-being vs economic score (slope 1 = 5.4, $sd = 2.1$, $tvalue = 2.5$, $pvalue < 0.05$; slope 2 = -5.6, $sd = 2.2$, $tvalue = -2.6$, $pvalue < 0.05$, adjusted $r^2 = 0.13$). Grassroot struggles vs economic score (slope 1 = $1.3 \cdot 10^{-6}$, $sd = 0.8 \cdot 10^{-6}$, $tvalue = 1.7$, $pvalue = 0.09$; slope 2 = $-3.0 \cdot 10^{-6}$, $sd = 1.1 \cdot 10^{-6}$, $tvalue = -2.7$, $pvalue < 0.05$, adjusted $r^2 = 0.04$).

We found that number of grassroots struggles was positively related to the percentage of green votes (slope = $1.2 \cdot 10^{-4}$, $sd = 0.4 \cdot 10^{-4}$, $tvalue = 2.9$, $pvalue < 0.01$, adjusted $r^2 = 0.08$).

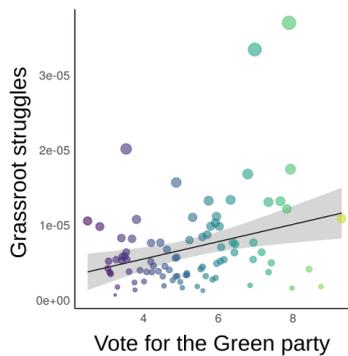


FIGURE S7 – Relationships between grassroots struggles and score of the Green party. Colours of dots correspond to the share of votes for the green party and dot size represents the number of active local opposition to great and useless projects. The significant relationship is shown by the black line with confidence intervals in grey.

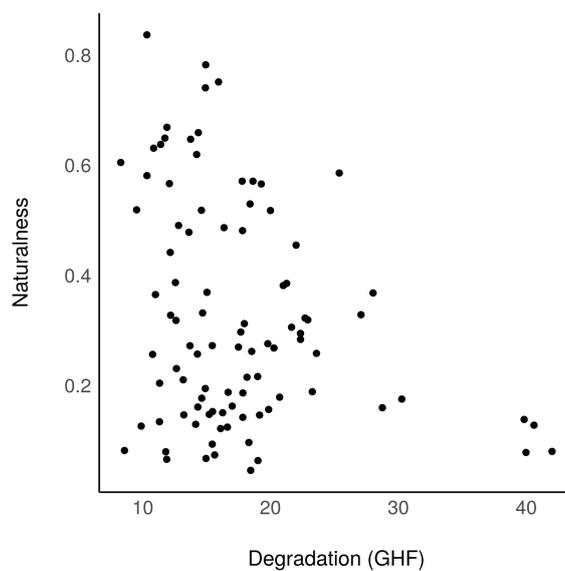


FIGURE S8 – Correlation between naturalness (% of natural areas of ecological interest) and environmental degradation (Global Human Footprint). Note that there is a negative but not strong correlation (Pearson correlation = -0.28, $t = -2.81$, $df = 92$, $pvalue < 0.05$).

Supplementary material 4

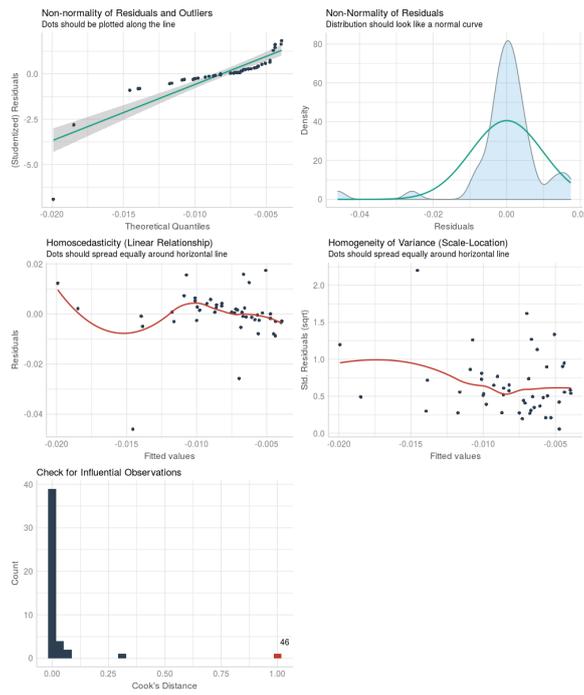


FIGURE S9 – Checking of model assumptions for biodiversity indicator as a function of economic score.

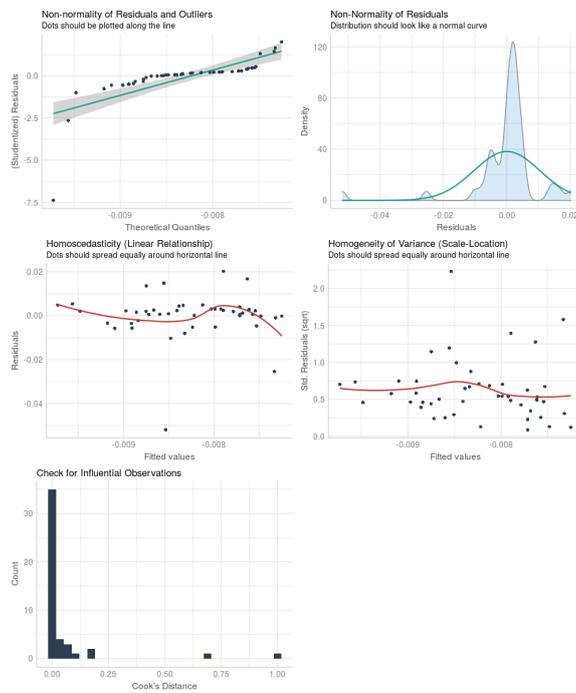


FIGURE S10 – Checking of model assumptions for biodiversity indicator as a function of social well-being.

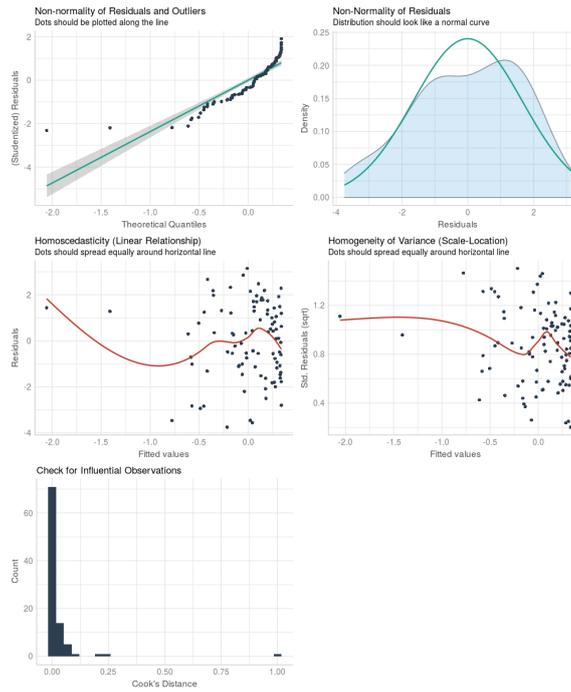


FIGURE S11 – Checking of model assumptions for social well-being as a function of economic score.

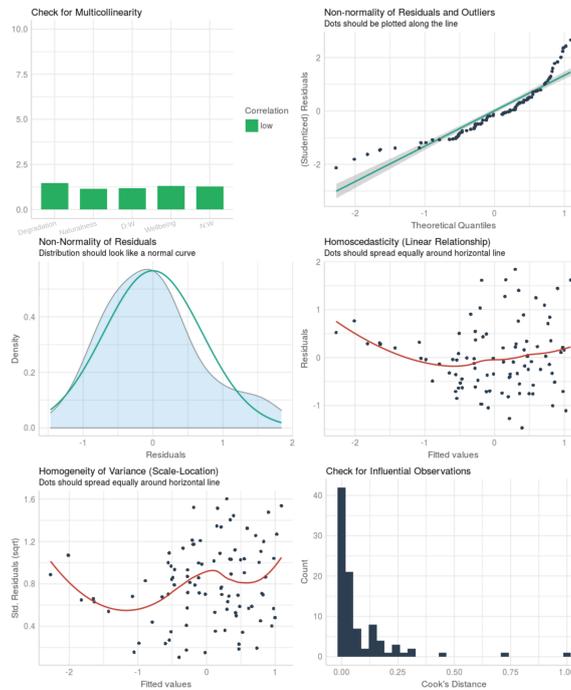


FIGURE S12 – Checking of model assumptions for willingness of change as a function of environmental condition and social well-being.

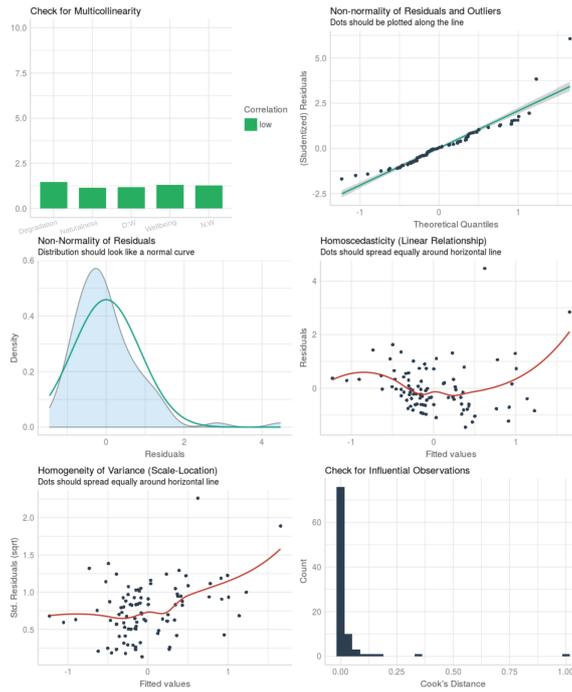


FIGURE S13 – Checking of model assumptions for resistance actions as a function of environmental condition and social well-being.

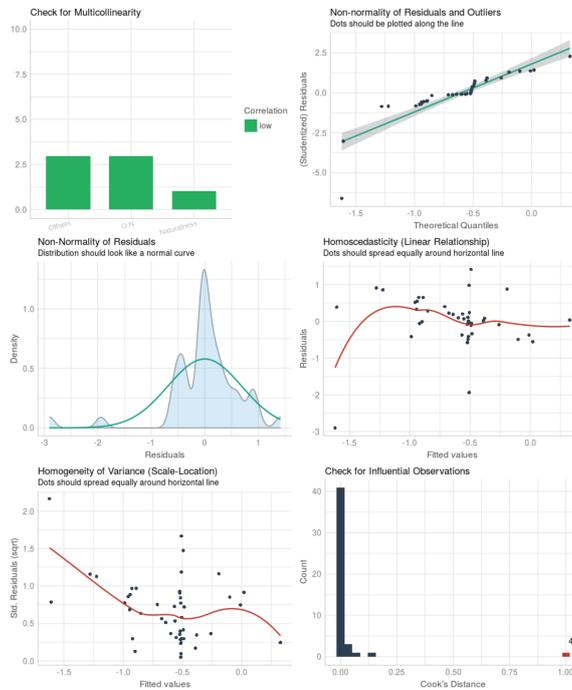


FIGURE S14 – Checking of model assumptions for biodiversity indicator as a function of environmental condition and biodiversity offsets.

