



**HAL**  
open science

# Priorisation des enjeux de la biodiversité dans un contexte de planification territoriale

Thibaut Ferraille

► **To cite this version:**

Thibaut Ferraille. Priorisation des enjeux de la biodiversité dans un contexte de planification territoriale. Biodiversité. Université de Montpellier, 2024. Français. NNT : 2024UMONG002 . tel-04646724

**HAL Id: tel-04646724**

**<https://theses.hal.science/tel-04646724>**

Submitted on 12 Jul 2024

**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 Ecologie et biodiversité

École doctorale GAIA

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE, UMR 5175)

## Priorisation des enjeux de la biodiversité dans un contexte de planification territoriale

Présentée par Thibaut FERRAILLE

Le 19 janvier 2024

Sous la direction de John D. THOMPSON

et le co-encadrement de Christian KERBIRIOU, Charlotte BIGARD, Fabien CLAIREAU et Eric DURAND

### Devant le jury composé de

François ISSELIN-NONDEDEU, Maître de conférences Université de Tours, CITERES

Thomas SPIEGELBERGER, Directeur de recherche INRAE, LESSEM

Marianne COHEN, Professeure Sorbonne Université Faculté des Lettres, Médiations

Céline CLAUZEL, Professeure Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne, LADYSS

Vincent DEVICTOR, Directeur de recherche CNRS, ISEM

Pierre BIEUZEN, Agence Régionale de la Biodiversité en Occitanie

Rapporteur

Rapporteur

Examinatrice

Examinatrice

Examineur & Président

Membre invité



UNIVERSITÉ  
DE MONTPELLIER



## REMERCIEMENTS

---

Pour commencer, je souhaite remercier les membres du jury de thèse **François ISSELIN-NONDEDEU, Thomas SPIEGELBERG, Marianne COHEN, Céline CLAUZEL, Vincent DEVICTOR et Pierre BIEUZEN** pour avoir accepté de juger ce travail de thèse. J'adresse également mes sincères remerciements aux membres de mon comité de suivi **Ophélie RONCE, Ana RODRIGUES et Marthe LUCAS** pour votre temps et pour m'avoir permis de faire le point et de prendre du recul sur mes travaux. Je remercie également les membres de mon comité technique **Bruno ANDRES, Marc SCHWAGER, Luis DE SOUSA, Pierre BIEUZEN et Candice HUET** qui m'ont aidé à orienter le début de mes travaux sur le bon chemin à suivre.

Tout naturellement, je souhaiterais remercier mes encadrants pour leur suivi et leur accompagnement tout au long de la thèse. Merci à **Fabien CLAIREAU** qui m'a offert l'opportunité de me former au sein de Naturalia Environnement à travers un stage, une année d'apprentissage et enfin ces trois années de thèse. Merci pour ta rigueur, tes conseils, ton implication et ton soutien qui m'a aidé à me redonner confiance et à me motiver. Merci à **John THOMPSON** pour avoir accepté de diriger ma thèse, d'avoir toujours été disponible et réactif, pour ta bienveillance, tes encouragements et ta précieuse aide dans l'écriture des manuscrits. Merci à **Christian KERBIRIOU** pour ton temps, ton optimisme et pour tous les déclics qui chaque fois m'ont fait énormément avancer et m'ont remotivé. Merci à **Charlotte BIGARD** pour ton temps, la pertinence de tes propositions et ton recul sur le sujet. Enfin merci à **Eric DURAND** pour ta reprise du flambeau dans la même bienveillance et lignée que Fabien et pour ton recul opérationnel et naturaliste du sujet.

Je remercie **Naturalia Environnement** et le **ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de l'Innovation** qui m'ont financé à travers le dispositif CIFRE. Je remercie également le **CEFE** pour m'avoir accueilli et plus particulièrement le **département Dynamique et Conservation de la Biodiversité** et **l'équipe Nature, Conservation et Sociétés**. Je remercie la **Station Marine de Concarneau** de m'avoir accueilli ponctuellement à travers les invitations de Christian.

Je remercie toutes les personnes avec qui j'ai collaboré, échangé, qui m'ont aidé à avancer lors de mes travaux. Merci donc à **Charlotte ROEMER** pour notre collaboration sur le sujet de planification des enjeux Chiroptères en France. Je remercie également **Lucas DUBUS** pour ses travaux de stage qui ont apporté une pierre à l'édifice. Merci aux services techniques des trois intercommunalités avec qui j'ai pu échanger au cours de la thèse, **Anne GUILLOUËT** et **Yann-Gaël LARGILLET** de la Communauté de communes de Brocéliande, **Stéphane GILBERT** et **Ludovic LUCAS** de la Communauté d'Agglomération de La Rochelle et **Amandine PLANTE** et **Carine VIDAL-DIEUDONNE** de la Communauté de commune du Lodévois-Larzac. Merci à toutes les personnes avec qui j'ai échangé sur l'aménagement du territoire et les outils : **Véronique VENTRE**, notamment lors des **GT de l'UPGE** et au **GT de l'ARB Occitanie**. Merci à toutes les personnes que j'ai sollicitées sur le sujet des données d'observation : **Benoit FONTAINE, Eric BRUNO, Mathieu LAGARDE, Paul FROMAGE, François SIORAT, Annegret NICOLAI, Solène ROBERT, Floriane FLACHER-GELSIN, Jean DAVID, Fanny LEPAREUR, Marion HARDEGEN** et **Joël**

**KAMBOUM NGUEUKO**. Merci à toutes les personnes avec qui j'ai échangé sur les données et méthodologies relatives aux traits fonctionnels : **Cécile ALBERT, Gabrielle MARTIN, Eric GARNIER, Cyrille VIOLLE, Aurèle TOUSSAINT, Lucie MAHAUT, Clara MARINO, Yohan SAHRAOUI, Jean-Pierre MOUSSUS, Jérémy FROIDEVEAUX**. Merci aux personnes avec qui j'ai échangé sur les données environnementales : **Sophie MORIN, Vanessa SELLIN, Josselin GIFFARD, Karine PRINCE, Alexis JOLY et Carlo REGA**. Merci aux personnes que j'ai sollicitées concernant les outils de modélisation spatiale : **Isabelle WITTE, Nicolas WYLER, Martin SCHLAEPFER, Samuel ALLEAUME, Boris LEROY, Nicolas DUBOS, Olivier GIMENEZ, Thibaut COUTURIER, Florence MATUTINI, Yves BAS, Guillaume PAPUGA et Gustave FRADIN**. Enfin, je remercie les partenaires de l'étude sur la distribution des Chiroptères de Guadeloupe présentée dans la thèse : **Simon GERVAIN, Béatrice IBENE et Régis GOMES**.

Je remercie beaucoup tous les collègues de **Naturalia Environnement**, du **CEFE** et de la **Station Marine de Concarneau** pour ces moments conviviaux et d'échanges.

Je remercie énormément tous **mes amis** et toute **ma famille** pour tous ces bons moments partagés, votre soutien indéfectible et la motivation que vous me donnez ! Plus particulièrement en lien direct avec ce travail, merci à **ma mère, Stéphane et Elodie** pour vos relectures.

# SOMMAIRE

---

<b>REMERCIEMENTS .....</b>	<b>3</b>
<b>SOMMAIRE .....</b>	<b>5</b>
<b>SIGLES ET ACRONYMES .....</b>	<b>7</b>
<b>AVANT-PROPOS .....</b>	<b>9</b>
<b>INTRODUCTION .....</b>	<b>13</b>
1. <i>L'aménagement du territoire et l'érosion de la biodiversité .....</i>	<i>14</i>
2. <i>Concilier l'aménagement du territoire et la biodiversité .....</i>	<i>15</i>
3. <i>L'évaluation environnementale stratégique : cadre réglementaire pour anticiper les impacts de l'artificialisation .....</i>	<i>20</i>
4. <i>Prise en compte de la biodiversité dans l'aménagement du territoire – Pratiques et limites associées .....</i>	<i>21</i>
5. <i>Outiller de manière opérationnelle les diagnostics de biodiversité des évaluations environnementales stratégiques .....</i>	<i>27</i>
6. <i>Problématique et objectifs de la thèse .....</i>	<i>28</i>
<b>PARTIE 1 – INFORMER LES ACTEURS DE LA PLANIFICATION TERRITORIALE A L'AIDE DE LA MODELISATION SPATIALE.....</b>	<b>31</b>
1. <i>Besoin d'outiller et d'informer les acteurs sur les enjeux de biodiversité .....</i>	<i>32</i>
2. <i>Les outils de modélisation spatiale aux services des diagnostics de biodiversité .....</i>	<i>33</i>
<b>CHAPITRE 1 – LES OUTILS DE SPATIALISATION DE LA BIODIVERSITE .....</b>	<b>35</b>
1. <i>Les approches de spatialisation des composantes de la biodiversité .....</i>	<i>35</i>
2. <i>Cas d'étude – Guide sur la prise en compte des Chiroptères dans les projets d'aménagement en Guadeloupe .....</i>	<i>40</i>
<b>CHAPITRE 2 – LA PRIORISATION SPATIALE DES ENJEUX DE BIODIVERSITE .....</b>	<b>43</b>
1. <i>Les outils de priorisation spatiale de Planification Systématique de la Conservation (SCP) ...</i>	<i>43</i>
2. <i>Cas d'étude – Spatialiser les enjeux et les vulnérabilités des Chiroptères face aux pressions de l'aménagement du territoire en France métropolitaine .....</i>	<i>47</i>
<b>PARTIE 2 – CONFRONTER LA MODELISATION SPATIALE AUX EVALUATIONS ENVIRONNEMENTALES STRATEGIQUES .....</b>	<b>55</b>
1. <i>L'intercommunalité : une échelle stratégique pour une planification opérationnelle .....</i>	<i>56</i>
2. <i>Trois territoires d'études pour évaluer l'adéquation des outils de modélisation spatiale .....</i>	<i>58</i>
<b>CHAPITRE 3 – INFLUENCE DES SOURCES DE DONNEES SUR LA PRIORISATION DES ENJEUX DE LA BIODIVERSITE .....</b>	<b>61</b>
1. <i>Introduction .....</i>	<i>63</i>
2. <i>Methods.....</i>	<i>64</i>
3. <i>Results.....</i>	<i>71</i>

4.	<i>Discussion</i> .....	76
5.	<i>Perspectives: operational implementation by SEA stakeholders</i> .....	78
<b>CHAPITRE 4 – ETABLIR DES PRIORITES A MULTIPLES FACETTES POUR LA CONSERVATION DE LA BIODIVERSITE .....</b>		<b>81</b>
1.	<i>Introduction</i> .....	83
2.	<i>Methods</i> .....	85
3.	<i>Results</i> .....	90
4.	<i>Discussion</i> .....	94
5.	<i>Conclusion</i> .....	96
<b>DISCUSSION ET PERSPECTIVES .....</b>		<b>99</b>
1.	<i>Vers un cadre méthodologique « opérationnel » de diagnostic des enjeux de biodiversité .</i>	100
2.	<i>Quelles étapes supplémentaires pour obtenir une méthodologie opérationnelle ?</i> .....	106
3.	<i>Développer une « Systematic Mitigation Planning » à l'aide de la modélisation spatiale....</i>	109
4.	<i>Penser une planification du territoire dans un contexte plus large</i> .....	111
5.	<i>Comment transcrire les diagnostics de biodiversité dans les décisions politiques ?</i> .....	113
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>		<b>115</b>
<b>ANNEXES.....</b>		<b>153</b>
<b>ANNEXES CHAPITRE 1 .....</b>		<b>154</b>
<b>ANNEXES CHAPITRE 2 .....</b>		<b>160</b>
<b>ANNEXES CHAPITRE 3 .....</b>		<b>166</b>
<b>ANNEXES CHAPITRE 4 .....</b>		<b>181</b>
<b>ANNEXES GENERALES.....</b>		<b>191</b>
<b>RESUME .....</b>		<b>216</b>

## SIGLES ET ACRONYMES

---

**ABC** : Atlas de Biodiversité Communale

**APB** ou **APPB** : Arrêtés de protection de biotope

**BBOP** : Business and biodiversity offset programme

**CDB** : Convention sur la diversité biologique

**CEFE** : Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive

**CERCA** : Connaître, Eviter, Réduire, Compenser

**CESCO** : Centre d'Écologie et des Sciences de la Conservation

**CIFRE** : Conventions industrielles de formation par la recherche

**CNRS** : Centre national de la recherche scientifique

**DDT(M)** : Direction départementale des territoires (et de la mer)

**DREAL** : Direction régionale environnement aménagement et logement

**EE** : Evaluation environnementale

**EIE** ou **EIA en anglais** : Etude d'impact environnementale

**ENS** : Espaces naturels sensibles

**EPCI** : Etablissement Public de Coopération Intercommunale

**ERC** : Eviter, Réduire, Compenser

**EES** ou **SEA en anglais** : Evaluation environnementale stratégique

**GPS** : Global Positioning System

**INPN** : Inventaire national du patrimoine naturel

**INRAE** : Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement

**LULC** : Land-Use Land-Cover

**MNHN** : Museum National d'Histoire Naturelle

**NNL** : No net loss

**OSO** : Occupation du Sol

**PAPI** : Programmes d'actions de prévention des inondations

**PLU** : Plan local d'urbanisme

**PLUi** : Plan local d'urbanisme intercommunale

**PPPs** : Politiques, plans et programmes

**SCAP** : Stratégie nationale pour les aires protégées

**SCoT** : Schéma de cohérence territoriale

**SCP** : Systematic conservation planning

**SDM** : Species distribution models

**SRADDET** : Schémas régionaux d'aménagement, de développement durable et d'égalité des territoires

**SRCE** : Schéma régionale de cohérence écologique

**SINP** : Système d'information de l'inventaire du patrimoine naturel

**SRCE** : Schéma régional de cohérence écologique

**TVB** : Trame verte et bleue

**IUCN** ou **IUCN en anglais** : Union internationale pour la conservation de la nature

**UMR** : Unité Mixte de Recherche

**UPGE** : Union Professionnelle du Génie Ecologique

**ZAN** : Zéro artificialisation nette

**ZNIEFF** : Zone naturelle d'intérêt écologique, faunistique et floristique





## **AVANT-PROPOS**

---

Ces travaux de recherche se sont réalisés dans le cadre d'une thèse « CIFRE » au sein de l'UMR 5175 CEFÉ au CNRS à Montpellier et en partenariat avec Naturalia environnement, bureau d'études en ingénierie écologique et l'UMR 7204 CESCO au MNHN.

La genèse de cette thèse vient de Naturalia Environnement et est basée sur un constat de manque de prise en compte de la biodiversité dans le cadre des évaluations environnementales en particulier sur l'évitement des impacts. Ces constats sont partagés par l'ensemble des parties prenantes de la filière du génie écologique (UPGE), de l'Autorité Environnementale et de la recherche académique. Ainsi, il est apparu les besoins de requestionner la séquence « Eviter-Réduire-Compenser », évaluer les outils existants voire en développer afin qu'ils puissent répondre à ce manque de manière scientifique.

Ces travaux de recherche proposent donc un cadre méthodologique pour les acteurs de la planification territoriale (aménageur, collectivité territoriale, bureau d'étude, service de l'état) afin de mieux prendre en compte la biodiversité, notamment durant la phase d'évitement. Cette méthodologie vise à prendre en compte un maximum de contraintes opérationnelles, être reproductible et adaptable aux contextes variés pour son appropriation par les parties prenantes.

Cette thèse s'inscrit donc dans une approche de recherche-action dont l'objectif est de partager les outils et connaissances de la recherche avec les outils opérationnels de l'aménagement du territoire.

Cet objectif représente le fil conducteur de cette thèse avec comme défi de confronter les outils de recherche aux contraintes opérationnelles de l'aménagement du territoire. Les enjeux étaient alors de valoriser des méthodologies et concepts scientifiques pour 1) répondre aux besoins opérationnels des acteurs, 2) améliorer les connaissances en science de la conservation pour une meilleure application de la séquence ERC par l'usage de la modélisation et 3) élargir le spectre de la biodiversité généralement ciblée.

Pour répondre à cette problématique, j'ai abordé dans mes recherches plusieurs disciplines telle que la géographie de l'environnement, l'écologie et la biologie de la conservation. Ces travaux se basent principalement sur les concepts de l'écologie statistique, spatiale, fonctionnelle et de la conservation. Par ailleurs, les principes de la « sciences ouvertes » ont également été au cœur de ces travaux de recherche à travers des efforts particuliers dans l'utilisation de données, méthodes et logiciels libres d'accès ainsi que la valorisation de l'ensemble des travaux en libre accès.

Au cours de la thèse plusieurs productions scientifiques ont été réalisées. Dans le cadre de ces travaux de thèse deux articles ont été soumis/publiés dans des revues internationales :

- Ferraille, T., Kerbiriou, C., Bigard, C., Claireau, F., Thompson, J.D., 2023. Integrating biodiversity assessments into local conservation planning: the importance of assessing suitable data sources. Peer Community Journal, Ecology 3. <https://doi.org/10.24072/pcjournal.331>
- Ferraille T., Kerbiriou C., Bigard B., Claireau F. Durand E., Thompson J.D. A data-driven approach to multi-facet prioritization of biodiversity in regional conservation planning. en soumission, Conservation Science and Practice.

Dans le cadre de la collaboration avec Naturalia Environnement, deux articles ont également été soumis/publiés dans des revues internationales (disponibles en Annexe générale) :

- Claireau, F., Kerbiriou, C., Charton, F., Braga, C.D.A., Ferraille, T., Julien, J.-F., Machon, N., Allegrini, B., Puechmaille, S.J., Bas, Y., 2021. Bat Overpasses Help Bats to Cross Roads Safely by Increasing Their Flight Height. *Acta Chiropterologica* 23. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2021.23.1.015>
- Ferraille, T., Lhérondel, C., Claireau, F., en soumission. Can green bridges benefit for bat populations? *Acta Chiropterologica*.

Enfin, deux communications orales ont été réalisées lors de colloques internationaux :

- Ferraille, T., 2022. Exploring a strategy of avoidance for key functional biodiversity areas in land use planning. Ecology and Evolution: New perspectives and societal challenges - SFE2, GfÖ, EEF. Metz, France.
- Ferraille, T., 2022. Exploration of overall biodiversity assessments into land-use planning. INTECOL2022. Genève. Suisse.



## **INTRODUCTION**

---

## 1. L'aménagement du territoire et l'érosion de la biodiversité

L'aménagement du territoire, dans le monde, joue un rôle crucial dans la gestion de l'utilisation des terres en attribuant une vocation aux espaces d'un territoire et en guidant leur utilisation (Desjardins, 2021; Ligtenberg et al., 2004). Il résulte de politiques d'aménagement qui consistent à faire des choix et à établir des priorités parmi des objectifs nombreux et parfois difficiles à concilier tels que l'environnement et l'économie (Colsaet et al., 2018; Desjardins, 2021). Or ces dernières décennies, les politiques ont largement été menées au détriment de l'environnement et ont engendré un accroissement de l'artificialisation (Güneralp et al., 2020; Seto et al., 2011) avec de plus en plus d'espaces naturels, agricoles et forestiers remplacés par des espaces artificialisés (Béchet et al., 2017). Cette artificialisation prend diverses formes : linéaire (par ex., les réseaux de transports) et surfacique (par ex., les zones d'habitation et industrielles) et, différentes natures : temporaire (par ex., les carrières d'extraction) et permanente. En Europe, les zones urbaines représentent la majorité de l'artificialisation (EEA, 2017). En France métropolitaine, l'artificialisation des espaces naturels et agricoles entre 2006 et 2014 représentait 6 120 km<sup>2</sup>, équivalant à la superficie d'un département (Fosse et al., 2019) et plus de 9% des espaces étaient artificialisés en 2018 (Figure 1) (Agreste, 2021).

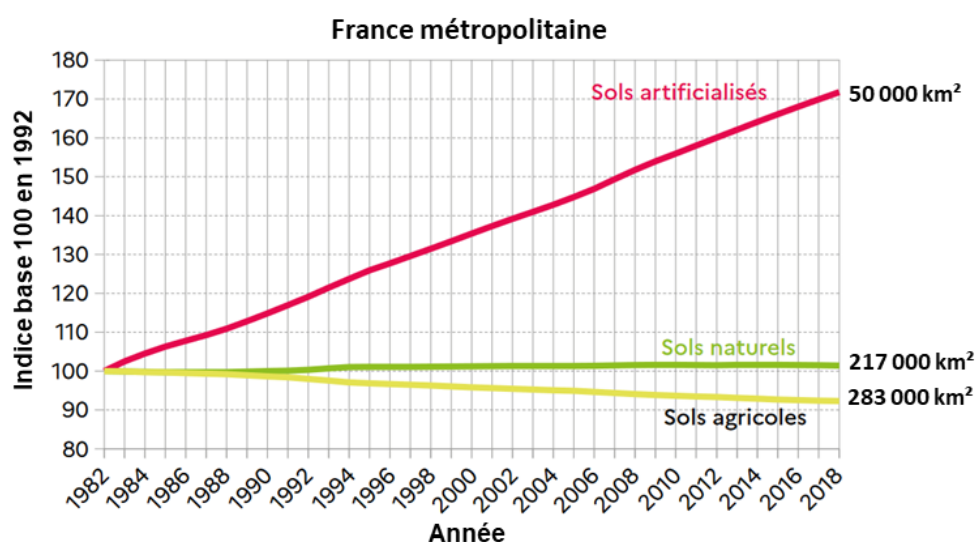


Figure 1. Evolution des superficies selon le type d'occupation du sol. La stabilité relative de sols naturels est liée à l'échange de sols en défaveur des sols agricoles. La balance des échanges est toujours défavorable aux sols agricoles et favorable aux sols artificialisés (Agreste, 2021).

Aujourd'hui l'artificialisation est considérée comme l'une des causes majeures d'érosion de la biodiversité (IPBES, 2019; Maxwell et al., 2016). La biodiversité est définie par la Convention sur la diversité biologique comme étant « *la variabilité par les organismes vivants de toutes origines [...] cela comprend la diversité au sein des espèces, entre les espèces et les écosystèmes* » (Nations Unies, 1992). En effet, l'artificialisation engendre un changement des types d'habitats disponibles, de leurs configurations et leurs connectivités, changeant significativement l'abondance et la composition des espèces (Di Marco et al., 2018; Gibb et Hochuli, 2002; McKinney, 2002; Simkin et al., 2022). La réduction et la fragmentation des habitats d'espèces et d'habitats naturels entraîne un déclin des populations et l'extinction d'espèces (Horváth et al., 2019; Lino et al., 2019; Mcdonald et al., 2008), en particulier des

espèces spécialistes au profit des espèces généralistes et d'espèces exotiques (Aronson et al., 2014; Humphrey et al., 2023; McKinney, 2006). Par ailleurs, les impacts indirects vont bien au-delà des zones urbanisées (Seto et al., 2012; van Vliet, 2019) comme l'illustre la pollution lumineuse engendrée par les éclairages artificiels (Hölker et al., 2021). Une homogénéisation biotique ainsi est constatée impliquant une augmentation de la similarité de la biodiversité (McKinney, 2006; Olden et Rooney, 2006; White et al., 2018). Ainsi, l'intensité et l'étendue spatiale de l'empreinte humaine sur les écosystèmes planétaires est telle (Eric W. Sanderson et al., 2002; Venter et al., 2016) que cette érosion est considérée comme la 6<sup>ème</sup> crise d'extinction de masse (Barnosky et al., 2011; Cowie et al., 2022). Or, il est reconnu que réduire ces impacts sur les écosystèmes est essentiel pour l'avenir de l'humanité (Cardinale et al., 2012).

## 2. Concilier l'aménagement du territoire et la biodiversité

### 2.1. Besoin de préserver la biodiversité au-delà des espaces protégés

Face aux constats de dégradation de l'environnement, les premières mesures internationales de protection de la biodiversité ont été mises en place au début du XX<sup>ème</sup> siècle puis plusieurs phases de prise de conscience se sont succédées. Dans les années 1990, avec notamment la Convention sur la diversité biologique (CDB) au Sommet de Rio en 1992, qu'un nombre croissant de mesures ont été mises en œuvre pour freiner l'érosion de la biodiversité (Bigard, 2018). Des politiques d'aménagement du territoire ont alors commencé à définir explicitement la conservation de la biodiversité comme l'un de leurs objectifs (Bigard, 2018) ; et dont un des principaux étendards de la conservation de la biodiversité est la politique des aires protégées (Godet et Devictor, 2018).

Plus récemment, des objectifs internationaux ont été fixés parmi lesquels l'objectif 11 d'Aichi de la COP-10 CDB qui a été atteint avec plus de 17% des milieux terrestres et 10% des milieux marins couverts par des aires protégées en 2020 (CDB COP-10, 2010). Le nouvel objectif ambitieux « 30 by 30 » défini à la CBD COP-15 (2022) vise à étendre la couverture des aires protégées à 30% des zones terrestres et marines d'ici 2030. Cet objectif figure également dans la nouvelle stratégie de l'Union européenne pour la biodiversité (European Commission, 2020) et la stratégie de la France pour les aires protégées à horizon 2030 (SCAP, 2021) ajoutant que 10 des 30% devront être des zones strictement protégées.

Pour répondre aux besoins des politiques des aires protégées est apparue la discipline scientifique de Planification Systématique de la Conservation (SCP, *Systematic Conservation Planning*) (Margules et Pressey, 2000) qui a réalisé plusieurs constats sur celles-ci. Les aires protégées ont majoritairement été construites de manière *ad hoc*, en considérant l'esthétique des paysages, la présence d'espèces et d'habitats emblématiques ainsi que des zones avec des conflits économiques et politiques marginaux (Arponen, 2012; Jenkins et al., 2015; Léonard et al., 2020; Venter et al., 2018). De plus, bien que l'objectif 11 d'Aichi de couverture des aires protégées ait été atteint en 2022, leur qualité et leur efficacité doivent être considérablement améliorées (UNEP-WCMC et UICN, 2021). En effet, la communauté scientifique s'accorde à dire que les qualités écologiques des zones sélectionnées prévalent à leur surface. De nombreux travaux ont ainsi été menés pour identifier les emplacements



optimaux pour préserver la biodiversité (Allan et al., 2022; Belote et al., 2021; Di Minin et al., 2016; Léonard et al., 2021; Montesino Pouzols et al., 2014; Witté et al., 2018).

Les stratégies des aires protégées circonscrites à des espaces limités questionnent néanmoins sur le devenir des espaces restants, soit les 70% restants dans le cas du « 30 by 30 ». En effet, la majorité des usages et des pressions sur la biodiversité se concentre en-dehors des zones protégées aux statuts de protection les plus forts. Par ailleurs dans ces zones, la biodiversité peut comporter des enjeux majeurs de conservation et être nécessaire à la viabilité d'un grand nombre d'espèces et au bon fonctionnement des écosystèmes. Par conséquent, il s'avère nécessaire de mettre en œuvre des politiques qui intègrent les enjeux de biodiversité au sein des vastes paysages habités et productifs (Allan et al., 2022; Di Minin et al., 2016; Firehock et Walker, 2015; Scolozzi et Geneletti, 2012; Silva et Wheeler, 2017; Simkin et al., 2022; Underwood, 2011).

En France, la responsabilité première de la préservation de l'environnement est du ressort de l'Etat. Elle s'est ensuite étendue à l'ensemble des acteurs de l'aménagement du territoire (c.-à.-d., les maîtres d'ouvrage et les collectivités territoriales) à travers l'application et la mise en œuvre d'une série de lois et de stratégies (stratégies nationales pour la biodiversité, lois de réforme territoriale, lois Grenelles ...). Trois outils ont été mis en place afin d'aller dans ce sens :

- La séquence « Éviter-Réduire-Compenser » (ERC) (*mitigation hierarchy*, en anglais) pour limiter les impacts des projets d'aménagement (loi de protection de la nature du 10 juillet 1976<sup>1</sup>) ;
- La Trame verte et bleue (TVB) (*green infrastructure*, en anglais) pour intégrer les enjeux de maintien et de renforcement de la fonctionnalité des milieux naturels (loi « Grenelle II » du 12 juillet 2010<sup>2</sup>) et
- Le Zéro Artificialisation Nette (ZAN) qui vise à limiter l'artificialisation des sols (loi « Climat et résilience » du 22 août 2021<sup>3</sup>).

Dans le cadre de cette thèse, nous ciblons sur les territoires dans la zone transition entre les zones naturelles et urbanisées, qui peuvent concentrer une biodiversité élevée et des pressions fortes. Ces espaces font l'objet de nombreux usages et sont peu ou pas réglementés par des périmètres de protection (par ex., réserves naturelles, arrêté de protection de biotope). Plus particulièrement, cette thèse s'inscrit dans le cadre de la planification de l'aménagement du territoire<sup>4</sup> qui vise à réduire les impacts de l'artificialisation à travers l'utilisation de l'outil de la séquence ERC (Figure 2).

---

<sup>1</sup> Loi n°76-629 du 10 juillet 1976 relative à la protection de la nature

<sup>2</sup> Loi n°2010-788 du 12 juillet 2010 portant engagement national pour l'environnement

<sup>3</sup> Loi n° 2021-1104 du 22 août 2021 portant lutte contre le dérèglement climatique et renforcement de la résilience face à ses effets

<sup>4</sup> Appelée également planification territoriale, traduit une vision politique dans un projet de territoire, l'objectif principal est de faire émerger des projets de construction et d'aménagement tout en préservant et améliorant le cadre de vie des citoyens.

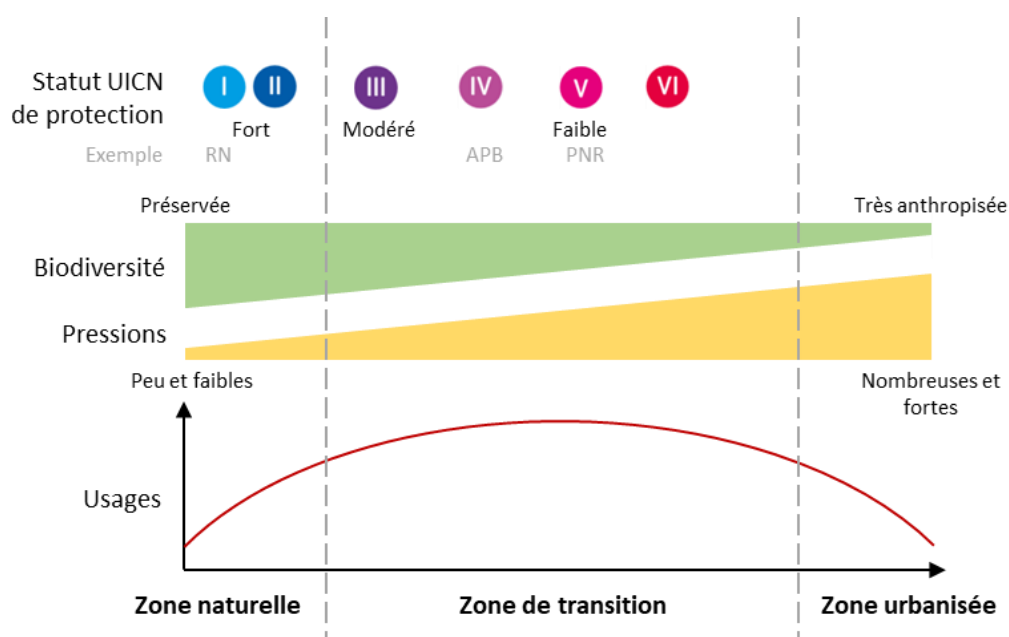


Figure 2. Cadre conceptuel de la thèse défini à la transition entre les zones naturelles et urbanisées décrites par les statuts de protection des espaces réglementés (UICN France, 2013), la biodiversité et les pressions d'usages. Exemples de périmètre de protection : Réserve Naturelle (RN), Arrêté de Protection de Biotope (APB), Parc Naturel Régional (PNR).

## 2.2. L'évaluation environnementale, un cadre réglementaire pour limiter contre les impacts de l'aménagement du territoire

Pour limiter les impacts de l'aménagement du territoire sur la biodiversité, de nombreux pays ont adopté des politiques incitatives ou contraignantes de protection de la biodiversité, à destination des acteurs de l'aménagement du territoire, qui s'inscrit dans le cadre des évaluations environnementales (EE) (BBOP, 2012). L'EE est un processus itératif qui tente de concilier les besoins d'aménagement avec la préservation de l'environnement et de la biodiversité (Maron et al., 2018). Introduit aux Etats-Unis en 1972, la *Mitigation hierarchy* est un outil visant à réduire les impacts de l'aménagement du territoire selon le principe « pollueur-payeur ». Par la suite, des standards et lignes directrices de l'outil ont été produits par le *Business and Biodiversity Offsets Programme* (BBOP), à propos notamment des étapes qui composent la séquence ou son objectif d'atteindre aucune perte nette de biodiversité (NNL, *No Net Loss*) (BBOP, 2012; Maron et al., 2018, 2016).

En France, la séquence « Éviter-Réduire-Compenser » (ERC) est un outil réglementaire introduit par la loi de protection de la nature du 10 juillet 1976. Cet outil a été complété et son application renforcée dans les années 2010 (loi Grenelle de l'environnement de 2010, loi biodiversité de 2016). La séquence ERC est basée sur un état initial<sup>5</sup> de la biodiversité qui hiérarchise les enjeux écologiques utilisé ensuite pour évaluer les impacts potentiels des projets d'aménagement du territoire. Par la suite, la séquence ERC est mise en œuvre à travers plusieurs étapes dans l'objectif final de réaliser un projet

<sup>5</sup> Etat observé de la biodiversité sur une période et une aire géographique données en amont de la réalisation du projet" (Afnor, 2023)

de « moindre impact » (Figure 3) (CGDD, 2018, 2013). La première étape de la séquence est l'évitement. Elle doit garantir l'absence totale d'impact (évitement d'opportunité, géographique, technique et temporel) et doit ainsi être menée le plus en amont possible (c.-à-d., dès la phase de conception). Par la suite, les impacts n'ayant pas pu être évités doivent être diminués par des mesures de réduction (solution technique pendant la construction ou l'exploitation). Enfin, les impacts résiduels significatifs doivent être contrebalancés par des mesures de compensation (restauration écologique, récréation ou gestion d'habitats naturels, de communauté d'espèces et de réseaux écologiques). Elles suivent les principes d'équivalence écologique, de proximité fonctionnelle, de pérennité et d'efficacité, dont l'objectif de résultat doit garantir une « absence de perte nette de biodiversité, voire un gain de biodiversité ». Une dernière étape de plus en plus considérée consiste à proposer des mesures d'accompagnements qui peuvent consister à compléter des mesures afin de renforcer leur pertinence et/ou leur efficacité. Ainsi, la séquence ERC est maintenant généralement considérée à travers ces cinq étapes « Connaître-Éviter-Réduire-Compenser-Accompagner », formant alors la séquence CERCA (Padilla et al., 2020).

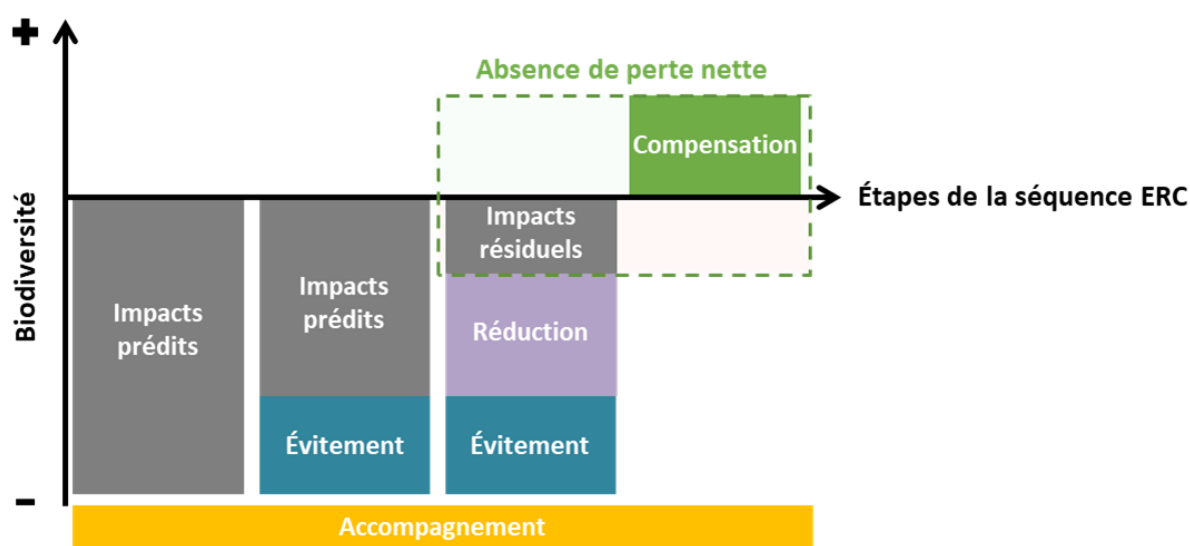


Figure 3. Schéma « théorique » de la séquence ERC, inspiré de CGDD (2018).

La séquence ERC évalue les impacts de l'aménagement des territoires à travers deux cadres réglementaires qui opèrent à des échelles différentes :

- L'étude d'impact sur l'environnement (EIE), communément appelée « étude d'impact » (*Evaluation Impact Assessment, EIA*) est un cadre de planification à l'échelle d'un site qui évalue et anticipe les impacts des projets de leurs variantes (Mandelik et al., 2005), défini en France comme les projets de travaux, de construction ou d'aménagement (Article L. 122-1 du code de l'environnement).
- L'évaluation environnementale stratégique (EES) (*Strategic Environmental Assessment, SEA*) suit le même processus d'évaluation, appliqué aux plans, programmes et politiques (PPPs) (Noble et Nwanekezie, 2017).

En France, l'EES s'applique aux « Plans et programmes » tels que le SRADDET<sup>6</sup>, le PAPI<sup>7</sup> et le Plan local d'urbanisme (PLU) (Article L. 122-4 du code l'environnement). C'est donc un cadre qui amène les enjeux environnementaux à être considérés par les processus de décision au même titre que les considérations socio-économiques (Partidario, 2015). Par conséquent, la séquence ERC est un outil de prise en compte de la biodiversité dans l'aménagement du territoire tout au long d'un gradient allant de la dimension opérationnelle des projets à celle stratégique des PPPs qui offre respectivement une meilleure possibilité d'anticiper les impacts de l'aménagement du territoire (Figure 4).

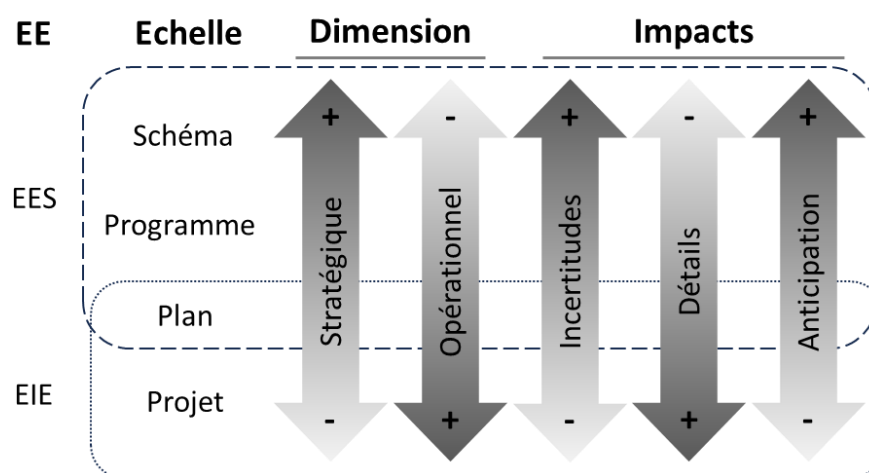


Figure 4. Comparaison des approches de l'étude d'impact (EIE) et de l'évaluation environnementale stratégique (EES) dans le cadre des évaluations environnementales (EE) des « plans et programmes » et projets d'aménagement en France, adaptée de Sheate (2016) dans Bigard (2018).

<sup>6</sup> Schémas régionaux d'aménagement, de développement durable et d'égalité des territoires

<sup>7</sup> Programmes d'actions de prévention des inondations

### Encart 1. Acteurs de l'évaluation environnementale en France et ciblés par la thèse

L'évaluation environnementale (EE) implique un réseau d'acteurs multiples (Figure 5). Les acteurs de l'aménagement, c'est-à-dire, les collectivités territoriales à l'échelle de la planification territoriale et les aménageurs à l'échelle des projets, sont au cœur de l'EE à travers les projets, plans et programmes qu'ils portent. Dans le cadre de cette thèse nous nous concentrons sur les **principaux acteurs de la planification territoriale** qui regroupent les collectivités territoriales, les bureaux d'études, les associations et les services de l'état.

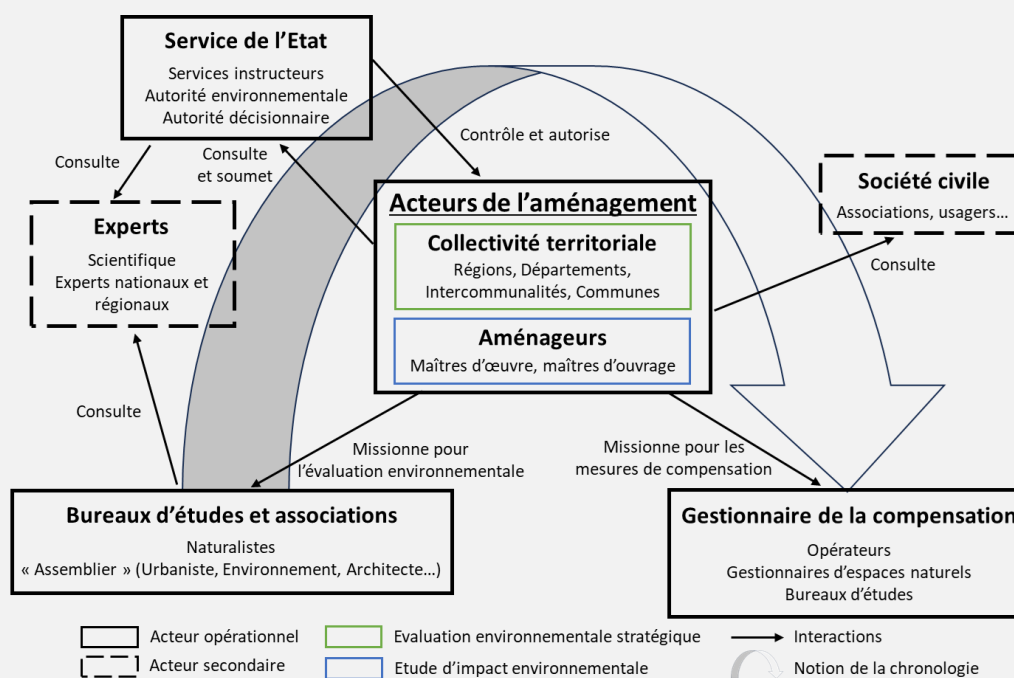


Figure 5. Organisation générale des acteurs de l'évaluation environnementale en France, adaptée de Bigard (2018).

### 3. L'évaluation environnementale stratégique : cadre réglementaire pour anticiper les impacts de l'artificialisation

Aujourd'hui malgré une amélioration de l'application de la séquence ERC avec le temps (Bigard et al., 2017b; CGEDD, 2019), de nombreux manques persistent (Bougrain Dubourg et Férey, 2020; Levrel et al., 2018; Mechin et Pioch, 2019; Pope et al., 2013) notamment concernant son application qui diffère des schémas théoriques (Bigard et al., 2018) (Figure 7). En effet, l'évitement, étape la plus importante et la plus efficace pour assurer une NNL, reste le parent pauvre de la séquence ERC (Bigard et al., 2017a; Guillet et al., 2019; Jacob et al., 2016; Phalan et al., 2018). Les évaluations environnementales comportent de nombreuses confusions sémantiques puisque des mesures de réduction sont souvent définies comme des mesures d'évitement ou de compensation, ce qui réduit nécessairement leur réelle efficacité (Bigard et al., 2017a). Par ailleurs, les performances de la compensation sont très largement remises en cause par la communauté scientifique (Figure 7, a, b, c,

d) (Bezombes et al., 2019; Jacob et al., 2015; May et al., 2017; Moreno-Mateos et al., 2015; Quétier et al., 2014; Weissgerber et al., 2019).

Parmi les raisons de ces manques figure l'échelle d'application de la séquence ERC qui est principalement celle des projets (études d'impact) (Autorité environnementale, 2017; CGEDD, 2019). Cette approche projet par projet rend la réalisation des objectifs particulièrement difficile à remplir (Bigard, 2018; Tallis et al., 2015). Les états initiaux des études d'impact restent majoritairement cantonnés au niveau local des projets alors que les impacts paysagers tels que la fragmentation des habitats et les connectivités écologiques sont évalués dans un second plan (Bigard et al., 2017a, 2017b; Gontier et al., 2006; Saenz et al., 2013). Par ailleurs, l'application de la séquence ERC à la fin du processus, « *developing first, then assessing the ecological damage* » (Bergès et al., 2020) limite énormément les mesures d'évitement possibles, on parle alors de « micro-évitement » (Figure 7, a) (Bigard et Leroy, 2020; CGDD, 2021; Dantec, 2017; Guillet et al., 2019; Jacob et al., 2015). Enfin, la NNL nécessite de réfléchir à l'échelle spatiale (aire d'étude, proximité fonctionnelle...) et temporelle (durée des impacts, décalage entre pertes et gains...) des impacts (Levrel et al., 2018; Padilla, 2018; Regnery, 2017).

L'EES assure une réelle anticipation des impacts et des étapes de la séquence ERC à l'échelle de la planification territoriale (Bigard et al., 2017a; Bigard et Leroy, 2020; Noble et Nwanekezie, 2017). Bigard et al. (2020) parlent même de « *Systematic Mitigation Planning* » par analogie avec la SCP. Cette complémentarité de l'EES et de l'EIE devrait contribuer à améliorer la mise en œuvre de la séquence ERC, permettant d'adopter une approche stratégique de l'étape d'évitement (Bigard et al., 2020, 2017a; Bougrain Dubourg et Férey, 2020; Jacob et al., 2015; Phalan et al., 2018) et de la compensation (Dantec, 2017). Par ailleurs, l'échelle de l'EES permet d'évaluer les continuités écologiques (Tarabon et al., 2020) et les impacts cumulés des projets (Whitehead et al., 2017) qui entraînent « *death by a thousand cuts* » (Hawke, 2009). L'évaluation des impacts dans le cadre de l'EES est d'autant plus importante en France que les petits projets non soumis à EIE représentent près de la moitié de l'artificialisation (Agréste, 2015; Virely, 2017).

#### **4. Prise en compte de la biodiversité dans l'aménagement du territoire – Pratiques et limites associées**

La biodiversité est *a priori* un concept simple, mais elle est néanmoins vaste et peut être décrite par plusieurs facettes (structure, composition, fonction) à différentes échelles (génétique, population, communauté, écosystème, paysage) (Noss, 1990). Le réel défi consiste à le mesurer de la manière la plus pertinente pour les utilisateurs (Purvis et Hector, 2000; Tatoni et al., 2020). En France, l'article 110-1 du code de l'environnement reprend la définition de la biodiversité de la CDB. Puis de nombreux guides aiguillent la manière de mesurer ce concept dans le cadre de diagnostic de biodiversité à travers de multitudes choix qui simplifie cette définition complexe (par exemple, (AFB, 2017; Bezombes, 2017; CGEDD, 2020; Cherrier et Rouveyrol, 2021; DREAL PACA, 2017; Horellou et al., 2014; Papet et Vanpeene, 2020; Sordello et al., 2013). La biodiversité est généralement considérée à travers une

approche axée sur les espèces, habitats<sup>8</sup> et espaces qui sont inscrits sur des listes réglementaires ou d'enjeux et reconnus comme ayant une grande valeur de conservation (Figure 7, e).

### Encart 2. Définition des termes utilisés dans le cadre de la thèse

Dans le cadre de cette thèse, nous utilisons les termes suivants :

- Le **diagnostic de biodiversité** définit l'identification des enjeux de biodiversité d'un territoire. Ces enjeux sont obtenus en utilisant les connaissances de répartition et la représentativité de la biodiversité (par ex., espèce ou habitat), la valeur de conservation (par ex., risque d'extinction, rôle fonctionnel) et les sensibilités aux pressions (combinaison de la résistance et la résilience) qui permettent de hiérarchiser les enjeux. Le terme de « diagnostic » est également utilisé dans le cadre de la Trame Verte et Bleue (TVB), des stratégies des aires protégées (SCAP) alors que dans le cadre de l'évaluation environnementale, le terme « état initial » est communément utilisé.
- Une **composante de biodiversité** est une espèce, un habitat, un biotope et un écosystème.
- Une **facette de biodiversité** est un prisme d'observation qui influence la manière de décrire la biodiversité, elle permet de caractériser les composantes de la biodiversité.

En France, différents espaces sont utilisés comme des sources d'information sur la biodiversité et les enjeux au sein des territoires, particulièrement dans le cadre des EES (ARB Occitanie, 2020; Bigard et al., 2020; Bigard et Leroy, 2020; Taton et al., 2020). Des espaces réglementés en vue de conserver la biodiversité<sup>9</sup> fournissent des informations différentes en fonction de leur nature et de leur réglementation amenant à des « efficacités de gestion » diverses (allant de l'exclusion de toute activité humaine aux stratégies de gestions durables) (21 types d'espace, UICN France, 2013). Or, tous ces espaces ne sont pas nécessairement pertinents pour représenter les enjeux spatiaux de biodiversité (Taton et al., 2020). De plus, comme énoncé précédemment, ces espaces peuvent résulter de positionnement *ad hoc* (Léonard et al., 2020). Ils informent alors de manière non-uniforme des enjeux de biodiversité et leur efficacité reste à améliorer (Maxwell et al., 2020; Rodrigues et al., 2004; Rodrigues et Cazalis, 2020; Sinclair et al., 2018). D'autres périmètres d'inventaire sont utilisés en vue d'améliorer les connaissances sur la distribution de la biodiversité en France. Les zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique (ZNIEFF) délimitent des secteurs remarquables du patrimoine naturel français et ont pu servir notamment de base afin de délimiter des espaces protégés notamment dans le cadre du réseau Natura 2000<sup>10</sup>. Deux types de zones sont distinguées, les ZNIEFF

<sup>8</sup> Habitats naturels ou d'espèces

<sup>9</sup> Différentes catégories de protection de ces espaces existent (réglementaire, contractuelle, maîtrise foncière, convention internationale) qui sont gérées à différentes échelles (communale à internationale).

<sup>10</sup> Vise à conserver ou à rétablir des habitats naturels et semi-naturels et des espèces à forts enjeux de conservation en Europe (Rouveyrol and Leroy, 2021).

de type I<sup>11</sup> et de type II<sup>12</sup> qui définissent des zones aux valeurs patrimoniales plus élevées et ayant un degré d'artificialisation plus faible que ceux des milieux environnants. L'inventaire des ZNIEFF fait preuve d'une certaine homogénéité en suivant une méthodologie nationale, déclinée régionalement avec une certaine disparité (Couderchet et Amelot, 2010; Horellou et al., 2014). Par conséquent, l'ensemble des espaces précédemment évoqués fournissent une vision incomplète des enjeux de biodiversité d'un territoire. Ils informent principalement sur des zones à enjeux de biodiversité connues, qui sont définies par des objectifs propres à chaque type d'espaces et sont sujets à des choix politiques (Figure 7, e) (Tatoni et al., 2020).

Généralement, les diagnostics se concentrent sur les espèces et habitats les plus à enjeux de conservation telles que les espèces protégées, rares, endémiques, menacées ou patrimoniales (Figure 7, e) (Di Minin et al., 2016; Godet et Devictor, 2018; Le Berre et al., 2019; Léonard et al., 2021; Montesino Pouzols et al., 2014; Ollivier et al., 2020; Sahlean et al., 2020). Les mesures ERC des EIE sont principalement orientées afin de limiter les impacts sur les espèces, habitats d'espèces et habitats naturels protégés et patrimoniales<sup>13</sup> (Bigard et al., 2017a; Bull et al., 2016; Dantec, 2017; Gontier et al., 2006; Guillet et al., 2019; Tatoni et al., 2020). En France, l'EIE est largement guidée par la procédure réglementaire de « demande de dérogation espèces protégées »<sup>14</sup> (Quétier et al., 2014; Rodriguez et al., 2018). Néanmoins, ces espèces et habitats ne représentent qu'une très faible proportion de l'ensemble des espèces et habitats inventoriées sur les sites d'études (Bigard et al., 2017a; Guillet et al., 2019; Regnery et al., 2013). Par ailleurs, les EES utilisent généralement les données d'occupation du sol comme bases à l'évaluation des habitats naturels et des connectivités écologiques, or, les données disponibles sont peu adaptées et imprécises (Tatoni et al. 2020 ; cf. chapitre 1). Les données d'observations naturalistes peuvent alors fournir des informations supplémentaires mais sont en réalité rarement mobilisées (ARB Occitanie, 2020; Tatoni et al., 2020). Néanmoins, l'utilisation de ces données brutes offre une vision imparfaite de répartition des espèces avec notamment des zones qui présentent des déficits d'informations naturalistes (Witté et Touroult, 2017) liés à différents biais (cf. section suivante).

Il est recommandé d'adopter une approche multi-taxa pour les diagnostics de biodiversité (Albert et al., 2017; Critchlow et al., 2022; Kujala et al., 2018c; Meurant et al., 2018; Opdam et al., 2008; Sahraoui et al., 2017; Thomassen et al., 2011). Les inventaires des EIE se concentrent sur un certain nombre de groupes taxonomiques (Amphibiens, Chiroptères, Flore, Mammifères terrestres,

---

<sup>11</sup> Unité écologique homogène abritant obligatoirement une espèce dite "déterminante" dont la valeur patrimoniale est plus élevée que le milieu environnant (espèce caractéristique, remarquable ou rare).

<sup>12</sup> Milieux naturels avec une cohésion élevée composés d'une combinaison d'unités écologiques aux caractéristiques homogènes et distinctif du milieu du territoire régional par son contenu patrimonial plus riche et son degré d'artificialisation plus faible

<sup>13</sup> Les habitats des espèces protégées le sont également par extension (L411-1 du code de l'environnement). Certains habitats naturels (par ex., classification EUNIS des habitats européens) sont protégés dans certains cadres, par exemple Natura 2000.

<sup>14</sup> Lorsque la réalisation d'un projet porte atteinte à des espèces protégées ou à leur habitat, une dérogation spéciale doit être obtenue par le responsable du projet. Le projet doit alors remplir plusieurs conditions pour pouvoir réaliser cette procédure (L411-1 du code de l'environnement).



Arthropodes, Oiseaux, Reptiles) dont les proportions d'espèces protégées sont très variables (Guillet et al., 2019). La disparité entre les groupes taxonomiques est sans équivoque, quasi-aucun Odonate, Orthoptère ou Papillon n'est protégé alors que tous les Chiroptères le sont (listes des espèces protégées, art. L.411-1 du Code de l'environnement). Par ailleurs, les Arthropodes comparativement aux Vertébrés sont sous-représentés dans les politiques de conservation et les EIE (Godet et Devictor, 2018; Iorio et al., 2022; Leandro et al., 2017). Les taxons d'Arthropodes traditionnellement inventoriés (c.-à-d., Odonates, Orthoptères et Papillons) sont peu représentatifs de leur réelle diversité et de la diversité des milieux naturels qu'ils utilisent (par ex., surreprésentation des milieux ouverts et sous-représentation des milieux forestiers littoraux) (Iorio et al., 2022; Leandro, 2023; Leandro et al., 2017). De plus, le sol et ses fonctionnalités restent très largement négligées dans les diagnostics de biodiversités et leur étude se résume généralement à une étude des surfaces impactées par l'aménagement du territoire ou l'étude de la fonctionnalité des zones humides (Béchet et al., 2017; Calvaruso et al., 2019; Cerema, 2019a).

Par ailleurs, la biodiversité dite « ordinaire » s'avère très peu prise en compte dans l'aménagement du territoire (Guillet et al., 2019; Regnery et al., 2013). Elle est relative à l'ensemble des espèces communes, non menacées, non protégées dont le niveau de « banalité » est caractérisé en fonction de trois critères : l'aire de distribution, la taille de la population et le degré de spécialisation (Godet, 2010) (Figure 6). Pellegrin et al. (2018) proposent d'ajouter aux non remarquables les caractères suivants : « être peu complexe et se structurer sur une dépendance forte aux activités humaines dans son histoire et son fonctionnement actuel » mais suggèrent que ces notions restent hautement subjectives et dépendent de l'échelle spatio-temporelle considérée. Ces espèces façonnent ainsi le monde qui nous entoure (Gaston et Fuller, 2008), assurant un rôle essentiel dans le bon fonctionnement des écosystèmes (Gaston et Fuller, 2008; Smith et al., 2003; Solan et al., 2004; van Schalkwyk et al., 2019) et s'avèrent essentielles au maintien des espèces menacées et protégées (Gaston et Fuller, 2008). La biodiversité ordinaire fournit également de nombreux services écosystémiques (Neeson et al., 2018; Tardieu et al., 2015). Or les populations de nombreuses espèces ordinaires déclinent (Arntzen et al., 2017; Bowler et al., 2019; Hallmann et al., 2021; Julliard et al., 2004), il est alors essentiel de les prendre en compte avant qu'elles se retrouvent menacées (Godet, 2010; Neeson et al., 2018).

		Aire de distribution			
		Vaste		Restreinte	
Taille de la population	Grande à un endroit	Commune partout	Abondante sur une grande aire de distribution mais dans un habitat particulier	Localement abondante dans beaucoup d'habitats mais restreinte géographiquement	Localement abondante dans un habitat particulier mais restreinte géographiquement
	Petite partout	Largement distribuée et présente dans beaucoup d'habitats mais en abondance toujours faible	Largement distribuée mais toujours en faible abondance et dans un habitat particulier	Présente dans beaucoup d'habitats mais toujours en faible abondance et restreinte géographiquement	Rare partout
		Généraliste	Spécialiste	Généraliste	Spécialiste
		Degré de spécialisation à l'habitat			

Espèce :  ordinaire  extraordinaire

Figure 6. Définition de la biodiversité ordinaire selon une vision écologique, adapté de Rabinowitz (1981) dans Godet (2010).

Dans les cadres d'aménagement du territoire et de biologie de la conservation, les diagnostics de biodiversité s'attardent généralement sur une sélection d'espèces supposée être représentative d'un ensemble plus large telles que les espèces parapluie<sup>15</sup>, indicatrice<sup>16</sup>, emblématique<sup>17</sup>, cible<sup>18</sup> ou focale<sup>19</sup> (Albert et Chaurand, 2018; Meurant et al., 2018; Roberge et Angelstam, 2004). Le choix de ces espèces est bien souvent réalisé à dire d'expert guidé par les connaissances et les données existantes disponibles et la capacité à mobiliser les acteurs des territoires (Albert et Chaurand, 2018). Néanmoins, l'efficacité de ces approches a été peu étudiée et révèle des réponses ambivalentes en fonction des espèces et des milieux considérés (Branton et Richardson, 2011; Johnson et al., 2017; Lindenmayer et Westgate, 2020; Wang et al., 2021). Par ailleurs, des métriques et des indices restent couramment utilisés en biologie de la conservation pour décrire les communautés d'espèces tels que la richesse, la diversité alpha, bêta et gamma (Iknyan et al., 2014). Certaines métriques centrées sur les espèces peuvent indirectement inclure d'autres composantes de la biodiversité par exemple, la rareté influence la richesse fonctionnelle, la spécialisation et l'originalité des assemblages (Leitão et al., 2016; Mouillot et al., 2013).

Néanmoins, ces approches taxonomiques considèrent généralement un unique pan de la biodiversité (Noss, 1990) qui peut alors négliger des zones de grande valeur pour d'autres composantes de la biodiversité (Cernansky, 2017; Díaz-García et al., 2017; Guilhaumon et al., 2015; Toussaint et al., 2021). Les fonctionnalités des écosystèmes s'avèrent généralement faiblement prises en considération dans le cadre de l'aménagement du territoire. En France, les fonctionnalités écologiques sont

<sup>15</sup> Espèce unique au besoin de grandes portions d'habitat continue supposer englober ceux de d'autres espèces

<sup>16</sup> Espèce typique d'un type d'habitat ou de conditions environnementales et utilisées pour suivre leur évolution

<sup>17</sup> Espèce charismatique utilisée pour attirer l'attention et la sympathie du grand public

<sup>18</sup> Sélection d'une ou quelques espèces pour représenter les espèces locales

<sup>19</sup> Ensemble d'espèces choisies pour être les plus vulnérables aux pressions dans différents habitats

principalement évaluées dans le cadre de l'aménagement du territoire sous le prisme des continuités écologiques dans le cadre de la politique TVB (Chaurand, 2017; MEDDE, 2014; Sordello et al., 2017) et sont encore largement sous-estimées lors des états initiaux des EIE (Bigard et al., 2017b; Rodriguez et al., 2018). Or, (Honeck et al., 2020) définit la TVB de manière multidimensionnelle à travers trois « piliers » (c.-à-d., facette) : la diversité des espèces et des habitats, les services écosystémiques et la connectivité du paysage.

Par ailleurs, la facette fonctionnelle de la biodiversité peut être décrite en considérant les traits fonctionnels et les préférences écologiques des espèces qui déterminent la réponse des organismes à l'environnement (McGill et al., 2006; Tsianou et Kallimanis, 2020; Violle et al., 2007). De la même manière, la biodiversité peut être décrite à travers la facette phylogénétique des espèces qui permet d'évaluer le potentiel évolutif des espèces (Bennett et al., 2014; Cadotte et al., 2013; Mazel et al., 2018). Ainsi, ces facettes fonctionnelles et phylogénétiques ont été utilisées pour évaluer les priorités de conservation et ont révélé des incongruences spatiales plus ou moins importantes (Arnan et al., 2017; Brumm et al., 2021; Devictor et al., 2010; Kondratyeva et al., 2019).

Par conséquent, l'application actuelle de la séquence ERC ne permet pas de couvrir la biodiversité dans son ensemble et n'atteint pas ses objectifs (Figure 7) (Bigard et al., 2018; Weissgerber et al., 2019). Il est nécessaire d'adopter une approche plus holistique de la biodiversité qui se doit d'être multi-taxa et multi-facettes (Brumm et al., 2021; Cadotte et Tucker, 2018; Critchlow et al., 2022; Kujala et al., 2018c) tout en anticipant la mise en œuvre de la séquence ERC (Bigard et Leroy, 2020; CGDD, 2021, 2017).

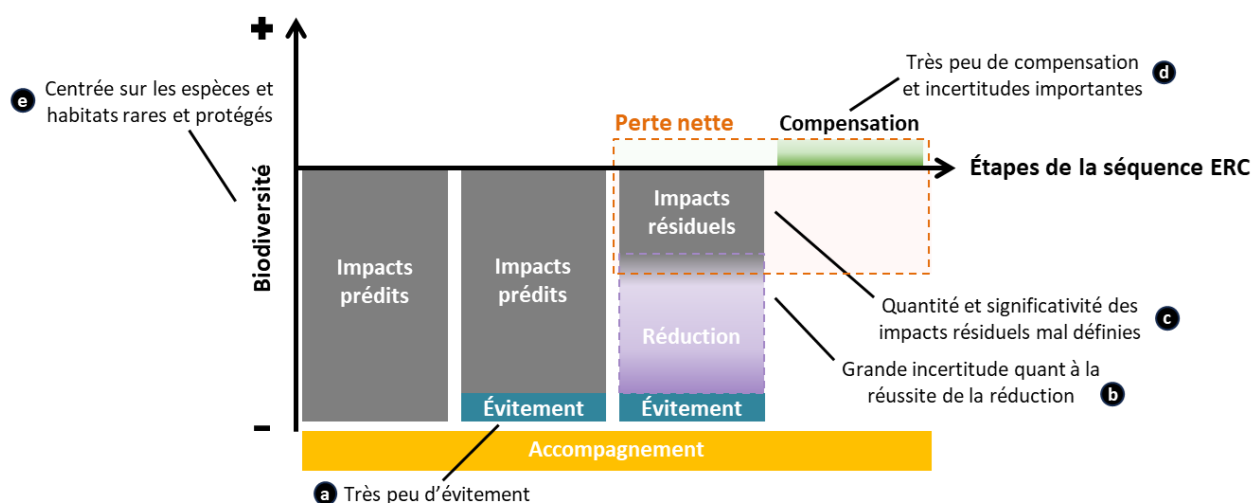


Figure 7. Schéma « observé » de l'application actuelle de la séquence ERC, adapté de Bigard et al. (2018). Références des éléments a, b, c, d et e dans le manuscrit.

## **5. Outiller de manière opérationnelle les diagnostics de biodiversité des évaluations environnementales stratégiques**

L'EES nécessite un diagnostic de biodiversité qui informe des enjeux de biodiversité au sens large sur la totalité du territoire afin d'anticiper, ajuster et limiter les impacts de l'aménagement du territoire. Toutefois, les EES sont actuellement considérées comme de mauvaise qualité avec des marges importantes de progrès (CGEDD, 2019; Padilla, 2017). Parmi les raisons évoquées figure que l'EES des plans et programmes est plus récente et semble plus abstraite que l'EIE des projets d'aménagement (CGEDD, 2019). Les acteurs de la planification territoriale disposent également de compétences techniques et de sources de financement limitées pour correctement intégrer la biodiversité (ARB Occitanie, 2020; Bigard, 2018; Phalan et al., 2018). Par ailleurs, l'EES ne dispose d'aucun outil adapté pour réaliser des diagnostics de biodiversité qui répondent spécifiquement aux objectifs de l'ERC ; des outils utilisés à d'autres fins sont alors réorientés tels que la TVB (Bigard et Leroy, 2020; Dey et Renault, 2012). Pour réaliser les diagnostics de biodiversité, les EES utilisent généralement des ressources bibliographiques et rarement des données de biodiversité (ARB Occitanie, 2020; Bigard et Leroy, 2020). Ainsi, les diagnostics de biodiversité de l'EES présentent des lacunes et des visions partielles des enjeux de biodiversité.

Divers outils de modélisation spatiale ont servi à élaborer des diagnostics de biodiversité spatialement exhaustifs afin d'orienter des politiques d'aménagement du territoire (Tableau 1). Ces outils fournissent les moyens de spatialiser différentes composantes et facettes de la biodiversité telles que la distribution des espèces, les connectivités écologiques, la distribution et la structure des habitats ou même les services écosystémiques. En raison de la complexité de la biodiversité et de ses multiples facettes, des outils de priorisation spatiale ont également été utilisés afin de synthétiser ces informations. Ces études révèlent un potentiel important des outils de modélisation spatiale pour améliorer la prise en compte de la biodiversité dans la planification territoriale. Néanmoins, ces méthodologies paraissent aux acteurs de l'EE comme très pertinentes mais encore peu accessibles et complexes à mettre en œuvre (Tatoni et al., 2020). Par conséquent, il est aujourd'hui nécessaire que la modélisation spatiale puisse être décantonnée de la recherche.

Toutefois, dans le cadre de l'ESS, rares sont les études qui questionnent la gestion et l'utilisation des bases de données pour transposer les méthodologies utilisées à d'autres territoires. En effet, la disponibilité de ces données pour les acteurs de la planification territoriale est souvent limitée en raison de leur sensibilité ou de leur propriété. Malgré le développement croissant de programmes de données en libre accès, il est nécessaire d'être particulièrement vigilant lors de leur utilisation (Costello et Wiczorek, 2014; Gonzalez et al., 2023; Hughes et al., 2021; Tittensor et al., 2014) puisque la qualité des données influence énormément les résultats (Canbek, 2022; Sanders et Saxe, 2017). Ainsi, l'incertitude des analyses doit être évaluée avant même d'accorder une confiance aux résultats (Rocchini et al., 2021).

Tableau 1. Synthèse bibliographique non systématique, à titre illustrative, des méthodologies de spatialisation des composantes de la biodiversité et de priorisation pour informer les politiques de l'aménagement du territoire.

Echelle / Politique		Composante de la biodiversité (Noss, 1990)			Priorisation des enjeux	
		Structure	Composition	Fonction		
Projet	ERC (EIE)	-	Froidevaux et al., en soumission	Bergès et al., 2020; Tarabon et al., 2020, 2019a, 2019b	-	
	Planification	ERC (EES)	Bigard et al., 2020	Baker et al., 2021; Bigard et al., 2020; Kiesecker et al., 2010; Kujala et al., 2015; Lagabrielle et al., 2010; Plummer et al., 2020; Saenz et al., 2013; Underwood, 2011; Vaissière et al., 2021; Virtanen et al., 2022; Whitehead et al., 2017	Papet et Vanpeene, 2020; Sahraoui et al., 2021, 2017; Tarabon et al., 2021; Tulloch et al., 2019	Bigard et al., 2020; Kujala et al., 2015; Lagabrielle et al., 2010; Tulloch et al., 2019; Virtanen et al., 2022; Whitehead et al., 2017
		TVB	Honeck et al., 2020; Sanguet et al., 2023	Honeck et al., 2020; Huang et al., 2018; Sanguet et al., 2023	Albert et al., 2017; Beier et al., 2011; Clauzel et Bonnevalle, 2019; Clauzel et Godet, 2020; Honeck et al., 2020; Huang et al., 2018; Matutini et al., 2018; Sahraoui et al., 2021; Sanguet et al., 2023	Honeck et al., 2020; Sanguet et al., 2023
	SCP	Almenar et al., 2019; Kujala et al., 2018	Almenar et al., 2019; Ducros et al., 2023; Jalkanen et al., 2020; Kiesecker et al., 2010; Lagabrielle et al., 2010; Montesino Pouzols et al., 2014; Palacio et al., 2021; Scolozzi et Geneletti, 2012; Tang et al., 2021; Underwood, 2011; Visalli et al., 2020	Albert et al., 2020; Almenar et al., 2019; Clauzel et Godet, 2020; Semeraro et al., 2021; Tulloch et al., 2015	Ducros et al., 2023; Kujala et al., 2018; Lagabrielle et al., 2010; Montesino Pouzols et al., 2014; Tang et al., 2021; Visalli et al., 2020	

## 6. Problématique et objectifs de la thèse

Cette thèse vise à développer un cadre méthodologique de priorisation spatiale extrapolé à l'ensemble d'un territoire, répétable et modulable en fonction des enjeux de biodiversité afin d'améliorer la conciliation de l'aménagement du territoire et la biodiversité à travers l'information fournie aux acteurs de la planification territoriale. Nous nous posons la question générale suivante : comment les méthodologies de modélisation peuvent-elles permettre de spatialiser les composantes et facettes de biodiversité et hiérarchiser les priorités de conservation à partir de bases de données librement accessibles ?

Dans cette optique, il est d'abord nécessaire d'informer les acteurs des composantes de la biodiversité de manière explicite et spatialement exhaustive afin de pouvoir examiner de manière claire les enjeux de conservation de la biodiversité.

Dans la partie 1, nous abordons la question suivante à travers deux cas d'études : quelles sont les méthodologies de modélisation pour répondre aux besoins de spatialisation des composantes de

biodiversité et de hiérarchisation des enjeux de biodiversité des acteurs de la planification de l'aménagement du territoire ?

- Dans le chapitre 1, nous introduisons des approches de spatialisation de composante de la biodiversité puis utilisons la modélisation spatiale pour informer les acteurs sur la distribution d'espèces dans le cadre de l'élaboration d'un guide de prise en compte des Chiroptères dans l'aménagement du territoire en Guadeloupe.
- Puis dans le chapitre 2, nous présentons les outils de priorisation spatiale de la Planification Stratégique de la Conservation (SCP) et les utilisons pour aider les décideurs de la planification territoriale à intégrer les enjeux de conservation et de vulnérabilité des Chiroptères face à des pressions d'aménagement.

Dans la partie 2, nous abordons la question suivante : ces outils de modélisation spatiale répondent-ils aux besoins opérationnels des Evaluations Environnementales Stratégiques (EES) ? Pour y répondre, nous confrontons ces méthodologies sur le territoire de trois collectivités territoriales intercommunales françaises aux contextes socio-écologiques contrastés. Un élément clé dans cette étude concerne l'intégration de plusieurs groupes taxonomiques couramment utilisés lors des inventaires naturalistes des évaluations environnementales.

- Dans le chapitre 3, nous évaluons l'influence de différentes sources de bases de données sur la modélisation spatiale des enjeux de biodiversité dans le cadre des EES. Pour ce faire, nous évaluons l'adéquation en termes de quantité et qualité de données dans trois bases de données en libre accès pour modéliser la distribution des espèces de neuf groupes taxonomiques. Puis pour les oiseaux et les papillons, nous explorons l'influence du contenu des bases de données sur les résultats de SDM et de priorisations spatiales. Enfin, nous analysons l'influence d'une approche basée sur les données libres d'accès sur les biais engendrés sur la communauté d'espèce utilisée pour la priorisation spatiale.
- Enfin, dans le chapitre 4, nous évaluons la complémentarité et la faisabilité de l'adoption d'une approche multi-facette pour définir les priorités spatiales de la biodiversité. Nous étudions ainsi trois groupes taxonomiques (Flore, Papillons et Oiseaux) et quatre facettes (« liste d'espèces prioritaires », « espèces menacées », « spécificité fonctionnelle » et « spécificité phylogénétique ») de biodiversité. Nous évaluons la faisabilité et les biais de cette approche multi-facette de la biodiversité basée sur des données libres d'accès. Puis, nous analysons la complémentarité des cartes de conservation prioritaires produites entre chaque groupe taxonomique et chaque facette de biodiversité.

Enfin, dans la discussion et les perspectives de cette thèse, nous discutons du cadre méthodologique adapté à la prise en compte de la biodiversité dans la planification territoriale et présentons des perspectives à ce travail.



**PARTIE 1 – INFORMER LES ACTEURS DE LA PLANIFICATION  
TERRITORIALE A L'AIDE DE LA MODELISATION SPATIALE**

---



## 1. Besoin d'outiller et d'informer les acteurs sur les enjeux de biodiversité

Un besoin majeur pour la préservation de la biodiversité est d'informer, de sensibiliser et d'impliquer les acteurs de la planification territoriale (Bigard et al., 2020; Lagabrielle et al., 2010). Le cadre réglementaire contraint les aménageurs à considérer la biodiversité dans leurs projets afin de limiter les impacts négatifs de ces derniers. Dans ce contexte, l'état initial constitue un socle fondamental pour déterminer les impacts et construire l'ensemble des mesures visant à concilier la biodiversité et l'urbanisation, conformément à l'objectif de la séquence ERC. Ce diagnostic doit éclairer les acteurs sur la distribution et les enjeux de la biodiversité sur leur territoire. Ce processus devrait avoir lieu dès les phases de conception de la planification territoriale et des projets d'aménagement afin de pouvoir les orienter aux mieux (CGDD, 2021, 2017; Padilla et al., 2020). Il doit également pouvoir alerter l'autorité environnementale sur des zones particulièrement sensibles et vulnérables. Néanmoins, les lacunes en termes de connaissances sur la totalité d'un territoire entravent considérablement la phase de planification et de fait, l'anticipation et l'évitement des impacts des projets d'aménagement sur la biodiversité (Phalan et al., 2018).

En France, une grande variété d'informations et de données sur la biodiversité sont librement accessibles. L'INPN<sup>20</sup> regroupe à l'échelle nationale de nombreuses informations : des données d'observations (SINP national<sup>21</sup>), les statuts et programmes d'évaluation et de conservation des espèces, des cartographies et référentiels des habitats et les listes des espaces protégés, réglementaires et d'intérêts. D'autres sources d'informations sont également mises à disposition par des structures régionales (régions administratives, SINP régionaux<sup>22</sup>) et des structures de recherche (CESBIO, MNHN). Toutefois, ces données de biodiversité fournissent des informations qualitatives et spatialement hétérogènes, ce qui les rend difficilement utilisables par les acteurs.

Par ailleurs, les ressources (humaines, budgets, matériels...) dont disposent les acteurs de la planification territoriale sont limitées, réduisant alors la qualité des diagnostics de biodiversité (Phalan et al., 2018). Les collectivités en charge de la planification territoriale manquent souvent de compétences en matière d'expertise de biodiversité, disposent de peu de méthodes et outils adéquats et les sources de financement sont restreintes pour intégrer la biodiversité (ARB Occitanie, 2020; Bigard, 2018; Chaurand, 2017). De plus, les parties prenantes en charge des études écologiques (bureaux d'étude et associations) disposent rarement des compétences en modélisation pour valoriser les données disponibles. Ainsi, les diagnostics de biodiversité au sein des documents de planification territoriale peuvent présenter des lacunes pour définir, spatialiser et hiérarchiser les enjeux de biodiversité (Bigard et al., 2020). Cela a été également souligné par divers acteurs lors des groupes de travail "Intégration de la biodiversité dans la planification territoriale" organisés suite aux travaux de

---

<sup>20</sup> Inventaire national du patrimoine naturel : plateforme de diffusion des connaissances de biodiversité françaises à l'échelle nationale (<https://inpn.mnhn.fr/>)

<sup>21</sup> Système d'information de l'inventaire du patrimoine naturel. Au niveau national, gestion des données de référence et des données transmises à la plateforme nationale, validation nationale des données, et partage des données par l'INPN (<https://sinp.naturefrance.fr/>)

<sup>22</sup> Au niveau régional, animation des réseaux d'acteurs, validation régionale des données, gestion et diffusion des données propre à chaque région

l'ARB Occitanie (2020). Par ailleurs, les autorités environnementales, aux moyens humains très réduits pour évaluer les projets (Autorité environnementale, 2022, 2016), disposent de peu d'outils cartographiques pour exploiter les données en leur possession. Face à ces limites, il est nécessaire de fournir des outils visant à informer efficacement les acteurs de la planification territoriale (Bigard et Leroy, 2020; Froidevaux et al., en soumission; Gontier et al., 2006; Phalan et al., 2018).

Deux types de besoins sont distinguables pour élaborer des diagnostics de biodiversité et informer les acteurs des enjeux de biodiversité sur leur territoire :

- Le premier besoin consiste à spatialiser différentes composantes de la biodiversité (par ex. les espèces, les écosystèmes) et groupes taxonomiques pour informer les acteurs sur leur distribution dans le territoire.
- Puis, en raison de la complexité de synthétiser un nombre important d'information spatiale de biodiversité avec des enjeux pouvant varier (par ex., espèces hiérarchisées par leur rareté), un seconde besoin est de prioriser spatialement les enjeux de biodiversité sur le territoire.

## 2. Les outils de modélisation spatiale aux services des diagnostics de biodiversité

Bien que les experts jouent un rôle précieux dans l'aide à la décision, il s'avère difficile de produire des diagnostics de biodiversité objectifs, répétables et librement accessibles (Bennett et al., 2023; Caley et al., 2014; Meyer et al., 2015; Sousa-Baena et al., 2014). Les outils de modélisation spatiale peuvent se révéler alors être de formidables moyens de spatialiser les composantes de la biodiversité à travers des prédictions quantitatives spatialement explicites. Ces outils fournissent des résultats automatisables qui permettent d'itérer des scénarios et répéter les analyses temporellement et spatialement. Par ailleurs, les outils de modélisation spatiale de la biodiversité, développés en écologie du paysage, écologie spatiale, biologie de la conservation ainsi qu'en planification stratégique de la conservation (Guisan et Zimmermann, 2000; Margules et Pressey, 2000; Scott et al., 2002) ont déjà pu faire leurs preuves pour éclairer les décisions de l'aménagement du territoire (Tableau 1).

Nous présentons dans cette partie l'utilisation de la modélisation spatiale des enjeux de biodiversité comme outil d'aide à la décision pour les acteurs de l'aménagement :

- **Chapitre 1** – Nous présentons trois approches de modélisation utilisées pour spatialiser des composantes de la biodiversité : la télédétection, la modélisation des continuités écologiques et les modèles de distribution et d'habitat favorable (SDM). Puis nous illustrons à travers un cas d'étude l'utilisation des SDM pour informer les aménageurs, les collectivités territoriales et l'autorité environnementale sur les potentiels conflits entre les aménagements et la distribution des espèces. L'objectif est de modéliser la distribution des espèces de Chiroptères de Guadeloupe pour améliorer leur prise en compte dès l'amont des études d'impact des projets d'aménagement.
- **Chapitre 2** – Nous présentons les outils de priorisation spatiale des enjeux de biodiversité. Puis, nous illustrons une manière d'utiliser ces outils pour aider aux décisions lors de la planification stratégique de l'aménagement du territoire. L'objectif est de développer une méthodologie reproductible de spatialisation des enjeux de conservation des Chiroptères et de leur vulnérabilité à l'échelle régionale en France.



# Chapitre 1 – Les outils de spatialisation de la biodiversité

---

## 1. Les approches de spatialisation des composantes de la biodiversité

### 1.1. La télédétection

La télédétection<sup>23</sup> présente un potentiel considérable pour fournir des connaissances sur la biodiversité, d'une manière homogène sur de larges zones, à partir de données spatiales régulièrement actualisées (Albert et al., 2020; Gillespie et al., 2008; Kerr et Ostrovsky, 2003). Ces enregistrements à distance présentent un vrai gain de temps par rapport aux observations sur le terrain (Kerr et Ostrovsky, 2003) et offrent différentes manières d'informer sur la biodiversité.

Une première approche consiste à utiliser la télédétection pour cartographier la biodiversité. Elle peut permettre de détecter et suivre des espèces à travers la discrimination de certaines espèces floristiques (par ex., espèces envahissantes) ou l'utilisation des GPS pour suivre un nombre réduit d'individus d'espèces faunistiques (Gillespie et al., 2008; Pettorelli et al., 2018; Reddy, 2021). Les produits de la télédétection fournissent certaines variables essentielles de la biodiversité (EBV) (Paganini et al., 2016; Skidmore et al., 2021) qui sont des données fondamentales au suivi de la biodiversité mondiale (Pereira et al., 2013). Ces produits sont également couramment utilisés pour discriminer l'occupation et l'utilisation des sols communément appelés « Land-Use Land-Cover » (LULC). Néanmoins, les LULC tel que Corine Land Cover (Büttner, 2014) ou l'Occupation des Sols (OSO) du CES de Theia (Inglada et al., 2018; Thiérion et al., 2017), sont peu adaptés ou imprécis pour informer directement sur la biodiversité (classes naturelles peu détaillées et résolution spatiale insuffisante). Face au besoin d'outiller les politiques de protection de la nature en France, un programme national de cartographie des habitats naturels et semi-naturels (CARHAB), à l'échelle de 1 :25000, a été initié lors la stratégie nationale pour la biodiversité 2011-2020, et devrait s'achever d'ici 2025 (Aussel et al., 2023). Ces LULC peuvent servir à évaluer les valeurs écologiques des milieux (Albert et al., 2020). Par exemple Vaissière et al. (2021) ont calculé des scores écologiques théoriques des zones humides dans le cadre de scénarios de compensation sur la Métropole de Grenoble.

Une autre approche vise à utiliser les données de télédétection pour modéliser la répartition de la biodiversité (Gillespie et al., 2008; Jetz et al., 2019; Pettorelli et al., 2018). La télédétection peut permettre d'obtenir des modèles de diversité (alpha et bêta) (Reddy, 2021), basés sur l'hypothèse de corrélation entre l'hétérogénéité des paysages et la diversité en espèce (Rocchini et al., 2018, 2016). Des caractéristiques de biodiversité peuvent également être modélisées telles que les fonctions des écosystèmes (Pettorelli et al., 2018) en utilisant par exemple le NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) pour approximer la productivité végétale (Tucker, 1979). Enfin, la télédétection fournit des

---

<sup>23</sup> Méthode qui permet d'obtenir des informations sur des objets en recueillant et en analysant des données sans contact direct entre l'instrument utilisé et l'objet analysé (Agence spatiale européenne, <https://www.esa.int/>)

informations indispensables pour modéliser la distribution des espèces (Gillespie et al., 2008; Guisan et al., 2017) à travers par exemple des données topographiques, climatiques et celles précédemment décrites (Guisan et al., 2017; Jetz et al., 2019).

## 1.2. La modélisation des continuités écologiques

La modélisation des continuités écologiques vise à évaluer le fonctionnement des réseaux écologiques, c'est-à-dire des zones où vivent, se déplacent et se reproduisent les espèces (Taylor et al., 1993). Le paysage écologique est décomposé en trois éléments : les « noyaux » qui servent d'habitats aux espèces, connectés par des « corridors » qui assurent le déplacement des espèces à travers la « matrice paysagère » (Bennett, 1999). La cartographie de l'occupation du sol sert de base et doit permettre de décrire les caractéristiques du paysage pour l'espèce étudiée (Fletcher et al., 2019).

Différentes approches permettent d'évaluer les continuités écologiques (Fletcher et Fortin, 2018). La connectivité structurelle du paysage est une première approche qui utilise des métriques caractérisant la configuration et la composition du paysage (Fletcher et Fortin, 2018). Elles se concentrent généralement sur les distances entre les parcelles du paysage, leur superficie et leur juxtaposition (Fletcher et Fortin, 2018). Différents outils permettent de calculer facilement ces métriques tels que Fragstats (McGarigal, 1995) ou Conefor (Saura et Pascual-Hortal, 2007). Or, ces métriques prédisent assez mal les déplacements et la répartition des espèces (Fletcher et Fortin, 2018).

Une seconde approche « coût-déplacement » évalue la connectivité en cartographiant la perméabilité du paysage aux mouvements des espèces. L'analyse est basée sur les « noyaux » d'habitat de l'espèce et une matrice de résistance qui représente la difficulté d'un individu à traverser la matrice, auxquels sont associés un coefficient de rugosité à chaque pixel (Fletcher et al., 2019). Ces éléments sont couramment définis à dire d'experts (Bergsten et Zetterberg, 2013) et plus rarement basés sur des données biologiques empiriques telles que des analyses trajectographiques (Goodwin et Fahrig, 2002). Plus récemment certaines études ont défini les noyaux et la matrice de résistance à partir de modèles de distribution d'espèces (Dufлот et al., 2018; Foltête et al., 2020; Rödder et al., 2016). Ensuite, les chemins potentiels peuvent être calculés à l'aide de plusieurs algorithmes utilisant des postulats différents. L'algorithme des chemins de moindre coût identifie les zones minimisant les coûts de déplacement (Adriaensen et al., 2003). Il fait l'hypothèse que les individus connaissent l'ensemble de l'environnement paysager, se déplacent de manière optimale jusqu'à l'atteinte d'un nouveau patch d'habitat ou l'épuisement de leur ressources énergétiques (capacité de dispersion) (Savary et al., 2022). L'algorithme de la théorie des circuits se base sur le parallèle entre les flux d'individus et les flux d'électrons dans un circuit (McRae et al., 2008). Il utilise comme postulat que les individus n'ont aucune connaissance du paysage et que la taille de population est proportionnelle à la surface des patches d'habitat et invariante au cours du temps. La dispersion des individus se fait de manière proportionnelle à la taille de la population et aucune distance maximale de dispersion n'est considérée (Dickson et al., 2019).

Une troisième approche mixe l'approche coût-déplacement avec la théorie mathématique des graphes, appelée graphes paysagers, afin de représenter la structure et les connexions d'un système. Ainsi, un réseau écologique est représenté par deux éléments : des nœuds incarnant les patches

d'habitat et les liens entre ces nœuds illustrant les déplacements d'individus. A cette représentation simplifiée est intégrée les données de capacité de dispersion des espèces (Minor et Urban, 2008; Zetterberg et al., 2010). Pour modéliser les graphes paysagers, le logiciel Graphab peut être utilisé (Foltête et al., 2021). Par ailleurs, une approche alternative appelée « modèles individus-centrés » se base sur la simulation d'individus à travers des règles de décisions (Pe'er et Kramer-Schadt, 2008; Tracey, 2006). Ces modèles, bien que potentiellement très réalistes nécessitent néanmoins des connaissances détaillées des processus sur les espèces concernées pour être bien paramétrés (Bocedi et al., 2021; Zipkin et Saunders, 2018).

De précédents travaux révèlent l'intérêt des modèles de connectivité pour informer les acteurs de l'aménagement du territoire, à travers notamment l'identification des continuités écologiques dans le cadre de la Trame Verte et Bleue (TVB) et pour considérer les continuités écologiques dans le cadre de la séquence ERC (Albert et al., 2017; Bergès et al., 2020; Boileau, 2022; Clauzel et Bonneville, 2019; Foltête et al., 2021; Papet et Vanpeene, 2020; Sahraoui et al., 2017; Tarabon, 2020).

### 1.3. Les modèles de distribution et d'habitat favorable (SDM)

Les modèles de distribution d'espèce (SDM, en anglais *Species Distribution Models*) ou les modèles d'habitat favorable (HSM, en anglais *Habitat Suitability Models*) établissent des relations entre des données d'observation et des variables environnementales afin de refléter les exigences écologiques des espèces (Guisan et Thuiller, 2005; Guisan et Zimmermann, 2000). Ces modèles se basent sur le concept de niche écologique, défini comme l'ensemble des conditions environnementales permettant la survie et la reproduction d'une espèce (c.à.d., la niche fondamentale) et auxquelles sont intégrées l'ensemble des interactions biotiques définissant la niche réalisée utilisée par les SDM (Figure 8) (Soberón, 2007). Les prédictions des modèles permettent ainsi de prédire la répartition des espèces (Guillera-Arroita et al., 2015; Guisan et al., 2013).

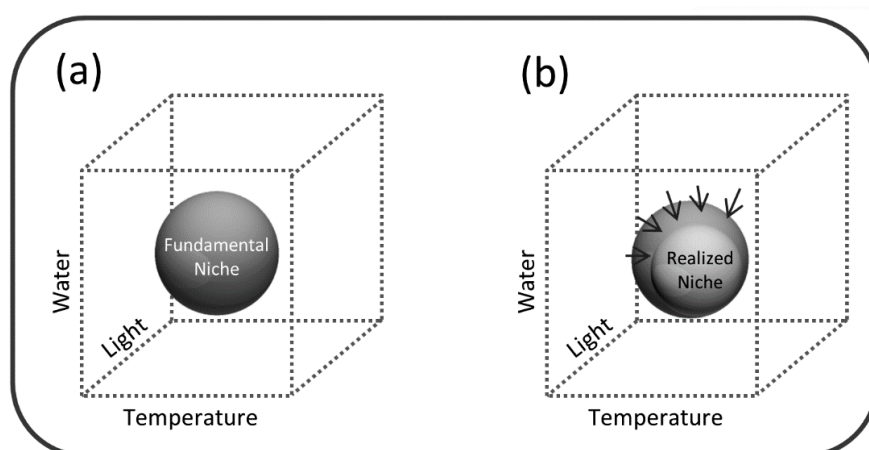


Figure 8. Illustration des concepts de niche écologique par Guisan et al. (2017). a) Niche fondamentale représentant les conditions environnementales au sein de laquelle une espèce peut maintenir une population viable en l'absence d'interactions compétitives. b) Niche réalisée, représentant un sous-ensemble de la niche fondamentale contraint par des interactions négatives.

Ces modèles sont de plus en plus utilisés en biologie de la conservation. Toutefois, leur utilisation nécessite certaines vigilances dans l'interprétation des informations qui en résultent. En effet, les SDM se basent sur l'hypothèse de « conservatisme de niche » qui suppose une niche spatialement et temporellement fixe ; et l'hypothèse d'équilibre qui suppose que les espèces ont rempli leur niche (Guisan et Thuiller, 2005).

Les données utilisées influencent l'interprétation et la qualité des résultats des SDM (Baker et al., 2021; Guillera-Arroita et al., 2015; Guisan et al., 2017; Sofaer et al., 2019). Plusieurs types de données d'observation peuvent être utilisées : présences seules, présences-absences, abondance ou encore des données permettant d'évaluer la probabilité de détection. Pour estimer la qualité des modèles trois questions liées aux données d'observation sont à considérer : (1) la possibilité d'évaluer la prévalence, (2) l'impact d'une détection imparfaite et (3) l'impact du biais d'échantillonnage environnementale (Figure 9) (Guillera-Arroita et al., 2015). Ainsi, estimer la probabilité d'occurrence d'une espèce est uniquement envisageable avec des données d'occurrence permettant d'évaluer la probabilité de détection ou des données de présence-absence ou abondance d'espèce dont la détection est parfaite (Figure 9.b, niveau 4 d'information). A l'inverse, l'utilisation de présence seule sans estimation des biais fournit une probabilité relative d'observation d'une espèce, dont le classement des valeurs prédites peut être inexact (Figure 9.b, niveau 4 d'information) (Guillera-Arroita et al., 2015).

Plusieurs méthodes de modélisation existent, leur utilisation dépendent des données utilisées et des objectifs de l'étude (Guisan et al., 2017; Matutini, 2021; Robertson et al., 2001; Thuiller et al., 2009). Les méthodes dites « *profile methods* » utilisent des données de présence et la distance de Mahalanobis telles que BIOCLIM (Booth et al., 2014). Les méthodes dites « *group discrimination methods* » qui utilisent des données de présence-absence tel que les modèles linéaires généralisés (GLMs) et les modèles additifs généralisés (GAMs) (Guisan et al., 2017). Des méthodes dites « *machine learning* » basées sur des données de présences seules révèlent de bonnes performances prédictives et gèrent l'autocorrélation (Fourcade et al., 2014; Mtengwana et al., 2021) mais peuvent apparaître comme des « boîtes noires » ce qui peut alors limiter leur compréhension ; par exemple MaxEnt (Phillips et al., 2006), « Random Forest » (Valavi et al., 2021a), les méthodes de « boosted regression tree » (BRT) (Elith et al., 2008). Enfin, l'approche de modélisation d'ensemble permet de combiner les forces prédictives de plusieurs modèles et réduire leurs faiblesses individuelles (Mtengwana et al., 2021; Mudereri et al., 2020; Ng et al., 2018; Thuiller et al., 2009).

La calibration des modèles constitue une étape importante à travers la préparation des données (par exemple la correction des biais d'échantillonnage) (Baker et al., 2022; Guisan et al., 2017; Phillips et al., 2009) et la sélection des modèles, dont les performances varient en fonction des données utilisées (Hao et al., 2019; Thuiller et al., 2009; Valavi et al., 2021a). Par conséquent, l'évaluation des modèles est primordiale en utilisant : une validation croisée si possible à l'aide de données indépendantes (Matutini et al., 2021b; Roberts et al., 2017) et de métriques d'évaluation adaptées aux données utilisées (Leroy et al., 2018) ; ainsi que le « savoir écologique » des experts (Baker et al., 2021; Sofaer et al., 2019).

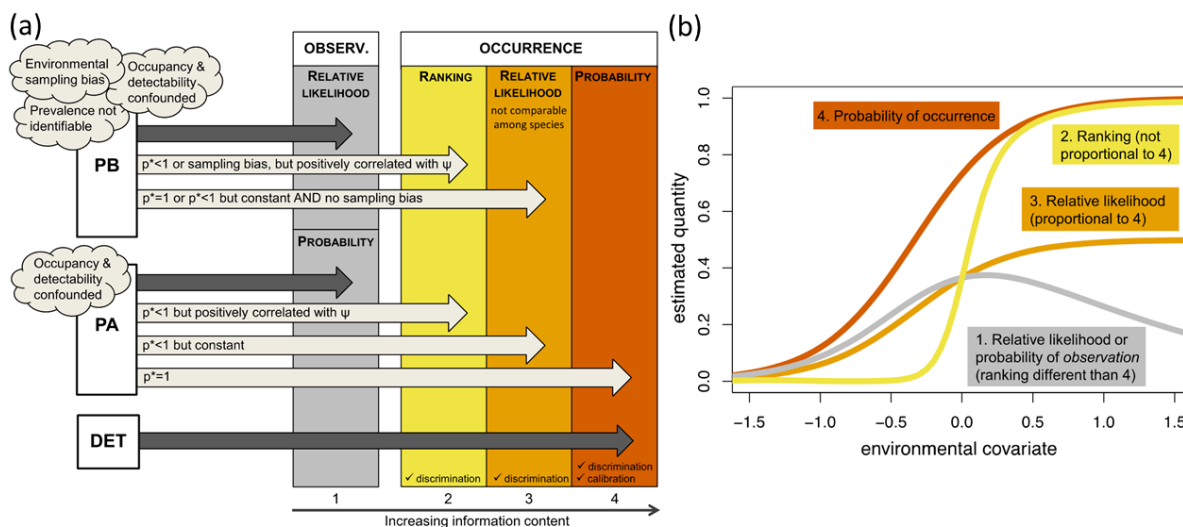


Figure 9. Figure de Guillerá-Arroita et al. (2015) sur la manière dont le type de données d’observation influence sur le biais d’échantillonnage et la détection imparfaite pour déterminer ce qu’un SDM peut estimer. (a) Synthèse. Les flèches sombres indiquent le niveau d’information par défaut obtenu par type de données d’observation (PB = présence seule, PA = présence-absence et DET = présence-détection). Les flèches claires indiquent dans quelles conditions des niveaux d’informations plus élevés peuvent être obtenus à partir de ces types de données.  $\psi$  désigne la probabilité d’occurrence d’une espèce et  $p^*$  la probabilité de détecter l’espèce sur un site où elle est présente. (b) Exemple graphique des différents niveaux d’information, en supposant une seule variable environnementale.

Dans le cadre de mes travaux de thèse, nous avons choisi d’utiliser les SDM afin d’informer les acteurs de la planification territoriale sur la biodiversité, tout comme de précédents travaux (Baker et al., 2021; Bigard et al., 2020; Kujala et al., 2018c). En effet, les SDM sont de plus en plus utilisés et recommandés en conservation pour aider à la prise de décision (Guisan et al., 2013; Kujala et al., 2018c; Velazco et al., 2020). Ils peuvent facilement intégrer des processus itératifs de modélisation pour répondre à différents scénarios d’aménagement par exemple. Un atout des SDM est leur capacité d’informer sur la répartition des espèces à partir d’une quinzaine de données d’observation pour obtenir de meilleurs résultats qu’un modèle aléatoire (Guisan et al., 2017; Merow et al., 2013; Støa et al., 2019). Par ailleurs, à l’ère du « big data », du développement des sciences citoyennes et de la promotion des données libres d’accès, ces nouvelles données offrent des informations inédites sur les espèces (Devictor et Bensaude-Vincent, 2016; Gonzalez et al., 2023). Un nombre croissant de données d’observation sont librement accessibles (Beck et al., 2013; Meyer et al., 2015; Telenius, 2011) sur des plateformes telles que le GBIF<sup>24</sup>. Cela offre l’opportunité de modéliser un grand nombre d’espèces. Néanmoins, ces données sont généralement des données opportunistes qui présentent de nombreux biais d’échantillonnage (Hughes et al., 2021; Meyer et al., 2015) influençant alors la qualité des modèles, comme précédemment évoqué. Le grand nombre potentiel de distribution d’espèces utilisables offre l’opportunité d’étudier et chercher des solutions de conservation de la biodiversité à travers un maximum de taxon (Belote et al., 2021) et de diverses composantes de la biodiversité (Brumm et al., 2021; Cadotte et Tucker, 2018).

<sup>24</sup> Global Biodiversity Information Facility (<https://www.gbif.org/>)



## 2. Cas d'étude – Guide sur la prise en compte des Chiroptères dans les projets d'aménagement en Guadeloupe

### 2.1. Contexte de l'étude

La récente évaluation du statut de conservation des Chiroptères de Guadeloupe, dans le cadre de la liste rouge UICN France, a permis de révéler que 7 des 14 espèces présentes sont menacées ou quasi menacées (UICN France, 2021). Les sources de menaces sont majoritairement anthropiques. Par ailleurs, l'ensemble des espèces et leurs habitats sont protégés par un arrêté ministériel du 17 janvier 2018. Face aux faibles connaissances sur ce groupe taxonomique et la nécessité de mieux intégrer les Chiroptères dans le cadre de projets, la DEAL Guadeloupe a révélé le besoin de définir une doctrine à destination des services de l'Etat, des bureaux d'études et des maîtres d'ouvrages. C'est dans ce cadre que j'ai réalisé un travail de modélisation avec Naturalia Environnement et des experts locaux (une association de protection de la nature, l'ASFA, et un auto-entrepreneur, Simon Gervain) afin de produire des « cartes des potentialités de présence des espèces ».

### 2.2. Matériel et méthodes

Les habitats favorables des espèces ont été modélisés à une résolution de 50 mètres sur le territoire de la Guadeloupe. La méthodologie est décrite dans les chapitres 3 et 4, résumée Figure 10, et nous détaillons ses particularités pour cette étude.

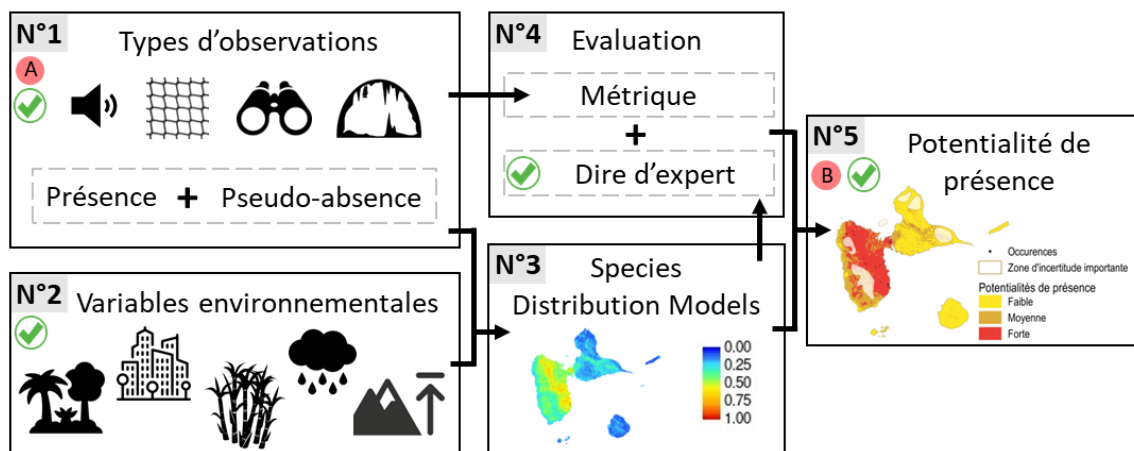


Figure 10. Workflow de la méthodologie réalisée dans le cadre de cette étude. Les cercles rouges correspondent aux particularités méthodologiques de cette étude. Les « checks » verts correspondent aux étapes validées par les experts locaux.

Les douze bases de données collectées comportaient différents types de données : acoustiques, captures, observations visuelles opportunistes et gîtes (Tableau 2). La détection des espèces est variable dépendamment des types d'observation en raison du contraste entre l'écologie des espèces. Les deux espèces du genre *Artibeus* (*A. jamaicensis* et *A. schwartzi*) sont uniquement distinguables génétiquement, une unique preuve génétique a permis de découvrir en 2013 *A. schwartzi* en Guadeloupe. Nous avons alors considéré ces deux espèces à leur genre *Artibeus spp.* Nous avons considéré l'ensemble des données disponibles comme des données de présence-seule opportunistes (Figure 10, N°1).

Tableau 2. Observations des espèces de Chiroptères utilisées pour les SDM.

Espèce	Nb observations*	% par type d'observation			
		Acoustique	Capture	Visuel	Gîtes
<i>Ardops nichollsi</i>	95	33	62	3	2
<i>Artibeus spp.</i> ( <i>A. jamaicensis</i> et <i>A. schwartzi</i> )	290	26	32	27	15
<i>Brachyphylla cavernarum</i>	336	82	7	6	4
<i>Chiroderma improvisum</i>	20	25	40	35	0
<i>Eptesicus guadeloupensis</i>	19	68	32	0	0
<i>Molossus molossus</i>	341	77	12	10	1
<i>Monophyllus plethodon</i>	82	47	45	3	5
<i>Myotis dominicensis</i>	58	78	19	3	0
<i>Natalus stramineus</i>	14	25	29	4	42
<i>Noctilio leporinus</i>	57	50	13	27	11
<i>Pteronotus davyi</i>	118	92	3	4	1
<i>Sturnira thomasi</i>	38	8	92	0	0
<i>Tadarida brasiliensis</i>	185	78	10	10	2

\* Une observation correspond à la localité de la présence d'au moins un individu, elle peut être détectée visuellement, par capture, par acoustique et par un gîte.

Les données d'observation et la sélection des variables environnementales ont été sélectionnées et construites avec les experts locaux pour répondre au mieux aux exigences écologiques des espèces (Figure 10, N°2). Par exemple, les catégories forestières utilisées proviennent du croisement de deux occupations du sol, l'une spatialement plus précise sur la distribution forestière de Guadeloupe (KaruCover, 2017) et l'autre avec des catégories écologiques plus adaptées (Rousteau, 1996) (détaillées dans le Tableau S 1).

Les modèles de distribution des habitats favorables de chaque espèce ont été calibrés avec toutes les données de présence de chaque espèce et la génération de données de pseudo-absences (Figure 10, N°1 et 4). Les pseudo-absences ont été générées à l'aide d'une approche « target-group » qui évalue les biais d'échantillonnage à partir des données de distribution d'autres espèces (cf. chapitre 3 et 4). Pour donc limiter le biais de variabilité de détection des espèces en fonction du type d'observation, pour chaque espèce, nous avons considéré uniquement les types de données représentant plus de 10% des observations de l'espèce (par ex. pour *Myotis dominicensis*, présence : toutes les données d'observation, génération des pseudo-absence : uniquement à partir des données acoustiques et de captures).

L'évaluation des modèles a été réalisée à l'aide de la métrique de Boyce (Boyce et al., 2002) puis confrontés à l'avis d'experts (Figure 10, N°4). Enfin, les experts locaux ont catégorisé les prédictions du modèle en trois classes de « potentialités de présence » (faible, moyenne, forte) pour s'assurer de la bonne interprétation des résultats et y intégrer la connaissance des experts (Figure 10, N°5).

### 2.3. Résultats & discussion

La distribution des habitats favorables des Chiroptères de Guadeloupe a été modélisée à l'exception de *Artibeus schwartzi* en raison du peu de connaissances disponibles en l'état (Figure 11, Figure S 1). L'ensemble des modèles ont bien été évalués par la métrique de Boyce ainsi que par les experts. Néanmoins, les experts ont révélé des incertitudes dans les modèles en raison notamment du

déficit de prospection pour certaines zones du territoire et pour certaines caractéristiques environnementales (zones d'agriculture intensive, zone de haute altitude) ou des espèces présentant de faibles capacités de détection quel que soit le type d'observation.

Les cartes produites dans le guide résultent de la confrontation des modèles de distribution et des connaissances des experts pour assurer leur bonne adéquation et interprétation. Plusieurs vigilances sont alors de mises concernant l'interprétation de ces cartes qui sont probablement biaisées par les données disponibles (Cf. Figure 9) et le connaissance des experts issues notamment de ces données. Pour cela, en amont de ces cartes un résumé a été réalisé portant sur la description synthétique des analyses et la manière d'interpréter ces résultats au vu des incertitudes des données, des modèles et des connaissances actuelles. Les prédictions des modèles ont été catégorisées en zones potentielles de présence, dont la catégorie la moins élevée est « faible » en raison d'utilisation uniquement données de présence dans les modèles qui ne permet pas d'évaluer l'absence. Des « zones d'incertitude importante » ont été définies par l'incertitude des modèles et des zones ne disposant d'aucunes données avec des caractéristiques environnementales particulières. Pour chacune des cartes, un laïus de vigilance sur l'interprétation des cartes a été rédigé par les experts.

Ce travail révèle la réelle importance de l'évaluation des modèles à la fois par des métriques appropriées et par les experts en particulier lorsque les données disponibles sont peu nombreuses et de faible qualité. Dans cette étude, les outils de modélisation ont servi de support au dire d'expert en raison de l'hétérogénéité importantes des données. Pour finir, ces cartes illustrent une manière de mobiliser la modélisation pour informer les acteurs de l'aménagement du territoire (collectivités territoriales et aménageurs).

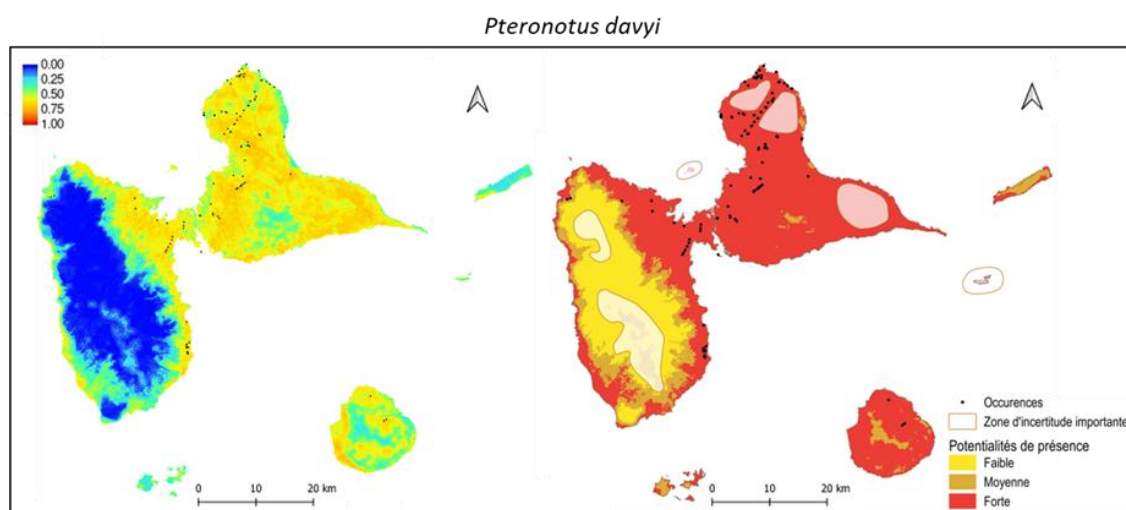


Figure 11. Carte des habitats favorables modélisés (à gauche) et catégorisés à dire d'expert pour fournir une carte de potentialité de présence (à droite) de *Pteronotus davyi*, en Guadeloupe.

## Chapitre 2 – La priorisation spatiale des enjeux de biodiversité

---

### 1. Les outils de priorisation spatiale de Planification Systématique de la Conservation (SCP)

La priorisation spatiale de la biodiversité est un concept issu de la biologie de la conservation (Margules et Pressey, 2000; Sarkar, 2005), qui consiste « à identifier des zones importantes pour la biodiversité ; où, quand et comment nous pourrions atteindre efficacement les objectifs de conservation » (Kukkala et Moilanen, 2013). Elle s'intègre plus largement à la Planification Systématique de la Conservation (SCP, en anglais *Systematic Conservation Planning*) qui est un processus opérationnel constitué de plusieurs étapes pour la planification et la mise en œuvre de la conservation impliquant la mobilisation des parties prenantes<sup>25</sup> (Margules et Pressey, 2000; Moilanen et al., 2009). La priorisation spatiale est une des étapes de la SCP (Figure 12), qui vise à résoudre des problèmes complexes d'optimisation en fonction de caractéristiques de biodiversité, d'objectifs et de contraintes multiples à l'aide de méthodes d'optimisation issues des mathématiques appliquées (Kukkala et Moilanen, 2013). Différentes caractéristiques de biodiversité peuvent être considérées telles que des espèces, des types d'habitat ou des services écosystémiques par exemple. Pour éviter des résultats biaisés, l'utilisation de données non spatialement biaisées est recommandée (Hermoso et al., 2015a; Kujala et al., 2018a) ainsi les outils de modélisations précédemment présentés sont fréquemment utilisés par les SCP, en particulier les SDM (Grand et al., 2020; Kujala et al., 2018c; Rondinini et al., 2006; Tulloch et al., 2016). D'autres données socio-économiques peuvent être utilisées comme des menaces, des coûts ou diverses informations sur les influences anthropiques. Enfin, les SCP reposent sur différents concepts pour définir des zones de conservations qui sont détaillées dans l'Encart 3 : l'exhaustivité, l'adéquation, la représentativité, la représentation, l'efficacité, l'efficacéité, l'irremplaçabilité, le coût de remplacement, la flexibilité et la complémentarité (Kukkala et Moilanen, 2013).

---

<sup>25</sup> Gestionnaires de l'environnement, scientifiques, intérêts privés, administrations nationales, instituts de recherche, des ONG internationales, propriétaires fonciers, petites entreprises, etc.

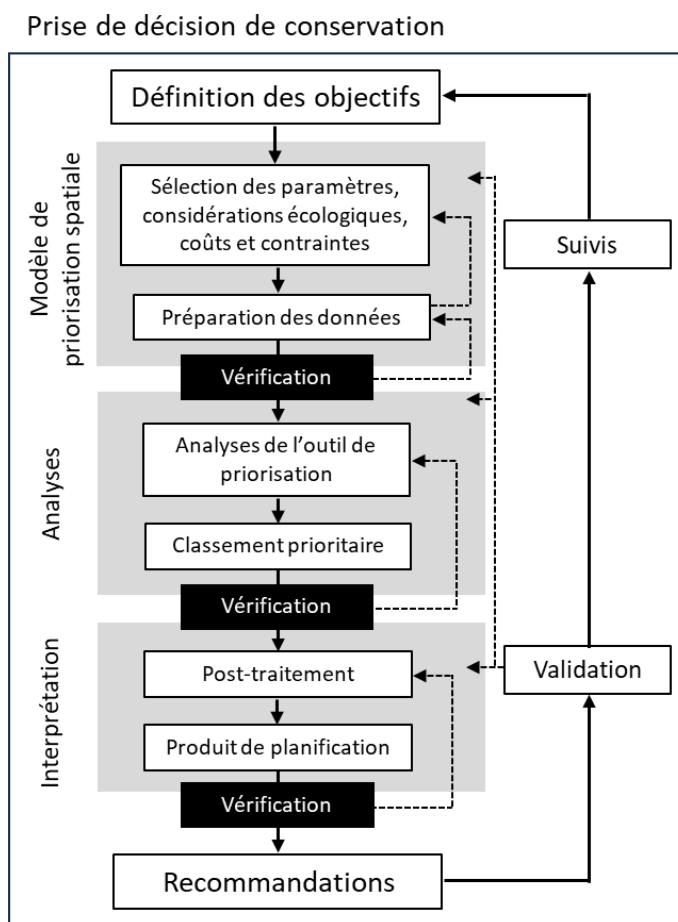


Figure 12. Schéma des étapes d'un projet de Priorisation Systématique de la Conservation (SCP) (adapté de Lehtomäki et al. 2016).

Pour mieux établir ces zones de conservation, diverses méthodes existent pour hiérarchiser les unités spatiales de la zone étudiée. Couramment des analyses combinent des indices spatiaux de biodiversité avec divers autres critères (Allnutt et al., 2012; Margules et Usher, 1981; Walsh et al., 2019). Par exemple, les points chauds de biodiversité utilisent la richesse spécifique et la menace des espèces (Myers et al., 2000). Néanmoins, la richesse spécifique, souvent considérée en biologie de la conservation, s'avère être faiblement représentative de l'ensemble de la biodiversité (Astudillo-Scalia et Albuquerque, 2020; Belote et al., 2021; Brown et al., 2015). Par ailleurs, ces analyses de combinaisons d'indices et critères s'avèrent mal adaptées pour optimiser des problèmes complexes (Chan et al., 2006; Pressey et Nicholls, 1989) en priorisant généralement des caractéristiques de biodiversité similaires tout en oubliant d'autres plus rares (Moilanen et al., 2009).

Des outils de priorisation spatiale ont été spécialement développés pour répondre aux problèmes complexes des SCP, à travers des méthodes transparentes, reproductibles et systématiques qui limitent les priorités de conservation biaisées et ad hoc (Kukkala et Moilanen, 2013; Margules et Pressey, 2000; Pollock et al., 2020). Différents algorithmes sont disponibles, leur choix dépendra des objectifs ainsi que des données disponibles, nous détaillons ci-dessous deux outils. Néanmoins certaines études indiquent qu'ils semblent mener à des résultats similaires (Delavenne et al., 2012; Silvestro et al., 2022). Ces outils dédiés s'avèrent également plus efficace que les analyses de

combinaison d'indices (Astudillo-Scalia et Albuquerque, 2020; Belote et al., 2021; Moilanen et al., 2009). Par exemple, Belote et al. (2021) révèlent que les deux méthodes de priorisation spatiale basées sur la complémentarité représentent plus efficacement les espèces que les méthodes utilisant la richesse ou la richesse pondérée par la rareté, c'est-à-dire que sur une surface plus faible, plus d'espèces sont représentées (pour les Amphibiens, les Mammifères, les Oiseaux et les Reptiles aux Etats-Unis).

Nous avons utilisé dans cette thèse deux outils : *prioritizR* (Hanson et al., 2021) similaire à *Marxan* (Ball et al., 2009) et *Zonation* (Moilanen, 2005; Moilanen et al., 2022b) qui reposent sur des équations explicites permettant de comprendre la méthode de hiérarchisation (pas d'« effet boîte noire »).

- Les outils *prioritizR* et *Marxan* tentent d'identifier un système de réserve quasi optimal (c.-à-d., une zone optimale de conservation), qui conserve un maximum de caractéristiques de biodiversité et minimise le coût total (Ball et al., 2009; Hanson et al., 2021). L'outil *prioritizR* permet d'utiliser une plus large gamme d'objectifs (par ex. minimiser le coût global), de contraintes (par ex., intégrer ou non des zones aux résultats final) et de pénalités (par ex. pénalisation de solution en fonction des valeurs de connectivités) que *Marxan*. Le package R *prioritizR* offre la possibilité d'utiliser différents algorithmes d'optimisation et de construire des problèmes avec différents objectifs de conservation (Hanson et al., 2021).
- Le logiciel *Zonation* vise à maximiser la valeur de conservation des caractéristiques de biodiversité sans nécessiter de définir des objectifs de conservation. *Zonation* utilise un algorithme fondé sur des règles de suppression d'unités spatiales qui part de l'ensemble du paysage puis supprime de manière itérative les unités spatiales avec les plus petites valeurs de conservation. *Zonation* fournit ainsi une carte des priorités de conservation classées de manière hiérarchique (Moilanen et al., 2022b). Ces outils de priorisation spatiale offrent diverses possibilités telles que la pondération des caractéristiques ou des mesures de connectivités (Hanson et al., 2021; Moilanen et al., 2022a).

Néanmoins, il convient de préciser que le cadre d'utilisation de ces outils doit être clairement défini. La priorisation spatiale nécessite de réaliser une série de choix qui auront nécessairement un impact sur les résultats finaux tels que les données à utiliser, la définition des objectifs et des méthodologies (Delavenne et al., 2012; Kujala et al., 2018c, 2018a; Lehtomäki et Moilanen, 2013a; Lin et al., 2021).

Finalement, les outils de priorisation spatiale initialement développés pour les SCP sont particulièrement intéressants pour la conception de diagnostics de biodiversité afin d'informer sur les enjeux de biodiversité. Ils semblent alors pertinents pour servir d'outils d'aide à la décision dans le cadre de la planification de l'aménagement du territoire (Albert et al., 2017; Bigard et al., 2020; Honeck et al., 2020; Kiesecker et al., 2010; Lagabriele et al., 2010; McKenney et Kiesecker, 2010; Tulloch et al., 2019; Underwood, 2011; E. A. Virtanen et al., 2022).

**Encart 3. Principes fondamentaux de la priorisation spatiale de la Planification  
Systématique de la Conservation selon Kukkala et Moilanen (2013).**

**L'exhaustivité** et **l'adéquation** sont des propriétés de l'objectif de conservation. L'exhaustivité consiste à couvrir l'ensemble du spectre de la biodiversité, c'est-à-dire à échantillonner l'ensemble des caractéristiques de la biodiversité de l'objectif de conservation. L'adéquation nécessite des objectifs de conservation appropriés à chaque caractéristique de biodiversité pour garantir leur persistance dans la région de planification.

**La représentativité** fait référence à la nécessité de représenter toutes les caractéristiques de la biodiversité au moyen d'objectifs de conservation établis à long-terme.

**La représentation** concerne le niveau d'occurrence des caractéristiques dans une zone spécifique.

**L'efficacité** est le rendement élevé par unité d'investissement, c'est-à-dire le fait d'atteindre les objectifs à moindre coût (surface).

**L'efficacité** est définie par rapport aux objectifs et aux besoins d'exhaustivité et d'adéquation. Elle implique des solutions pouvant être mises en œuvre et maintenues avec succès.

**L'irremplaçabilité** et **le coût de remplacement** visent à exprimer l'importance d'un territoire. L'irremplaçabilité mesure la valeur de conservation et témoigne de son importance pour atteindre efficacement les objectifs de conservation. Le coût de remplacement est mesuré via la différence entre une solution optimale sans contrainte et une solution optimale avec contrainte.

**La flexibilité** est la capacité d'atteindre les objectifs de différentes manières au niveau de la solution de la conservation ou du réseau de conservation.

**La complémentarité** concerne la manière dont les actions de conservation fonctionnent en synergie pour atteindre des objectifs de manière efficace. C'est une propriété d'une solution efficace.

## 2. Cas d'étude – Spatialiser les enjeux et les vulnérabilités des Chiroptères face aux pressions de l'aménagement du territoire en France métropolitaine

### Préambule

Cette étude s'inscrit dans le cadre d'une collaboration avec le projet de Post-Doctorat « Bat migration routes in Europe » porté par Charlotte ROEMER (CESCO) qui vise à identifier les couloirs de migration des Chiroptères en Europe et à identifier les zones prioritaires de conservation (<https://bat-migration-europe.netlify.app/>). Pour réaliser cette étude, nous avons co-encadré un stage de 6 mois en 2023, réalisé par Lucas DUBUS (Naturalia Environnement, Université de Montpellier) afin d'obtenir les premiers résultats présentés ci-dessous. Un second stage prévu en 2024 visera à approfondir les analyses et réaliser les productions finales à destination des acteurs.

### 2.1. Contexte et objectifs de l'étude

En France, les stratégies nationales de l'aménagement du territoire sont déclinées régionalement et leur mise en œuvre nécessite de la part des régions l'élaboration de documents de planification territoriale. Ces documents confrontent ainsi les stratégies aux réalités régionales à travers notamment les évaluations environnementales. Ainsi, des diagnostics de biodiversité régionaux sont menés afin d'informer des enjeux de biodiversité. Néanmoins, ces connaissances sont rarement disponibles amenant alors à des besoins de création d'outils dédiés. Par exemple les Schémas Régionaux de Cohérence Ecologiques (SRCE) ont développé des outils cartographiques pour identifier les Trames Vertes et Bleues (Papet et Vanpeene, 2020; Thompson et Letourneau, 2013). Plus récemment dans le cadre de la planification territoriale des projets d'énergies renouvelables, les régions ont été missionnées afin de définir des zones d'accélération de la production d'énergie éolienne en intégrant les enjeux de biodiversité (Loi n°2023-175 du 10 mars 2023 relative à l'accélération de la production d'énergie renouvelables). Ces deux politiques ont révélé leur besoin de représentations spatiales des enjeux liés aux Chiroptères, vis-à-vis de la fragmentation et de la pollution lumineuse pour le SRCE et des impacts à l'éolien pour la seconde qui figurent parmi les principales menaces qui pèsent sur les Chiroptères en France (Browning et al., 2021; PNA Chiroptères, 2017).

De récents travaux de modélisation ont fourni des données inédites des distributions et des continuités écologiques des Chiroptères en France (Bas et al., 2022; Roemer et al., En préparation). Par ailleurs, d'autres travaux ont évalué l'état de conservation des espèces (Bas et al., 2020; Frick et al., 2020) et quantifié la sensibilité de ces espèces à trois types de pression : éolienne, routière et éclairage artificiel (Azam et al., 2016; Barré et al., 2021, 2018; Claireau et al., 2019; Laforge et al., 2019; Roemer et al., 2017). Ces données offrent de nouvelles opportunités pour améliorer la prise en compte des enjeux chiroptérologiques dans les documents de planification de l'aménagement du territoire (Grand et al., 2020; Tulloch et al., 2016). Ainsi, la priorisation spatiale s'avère particulièrement intéressante face à la complexité de ces problèmes qui reste difficile à résoudre à l'aide du dire d'expert.

Dans cette étude, nous développons une méthodologie standardisée et reproductible de priorisation spatiale à l'échelle régionale qui vise à 1) cartographier les enjeux de conservation des



Chiroptères et à 2) cartographier la vulnérabilité des Chiroptères face à ces types de pressions (Figure 13). Pour illustrer l'étude, la méthodologie est appliquée sur l'Île-de-France et uniquement pour la pression éolienne.

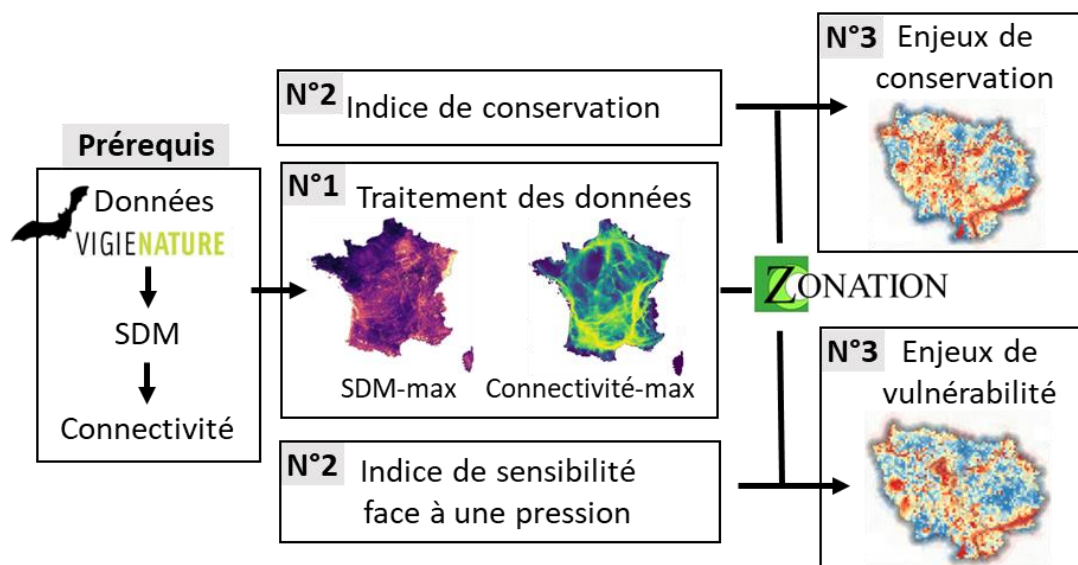


Figure 13. Cadre conceptuel basé sur la priorisation spatiale pour améliorer la prise de décision vis-à-vis de la biodiversité.

#### Encart 4. Définition des termes

La **vulnérabilité** mesure la sensibilité d'une espèce à une pression en lien avec son exposition spatiale (Leone et Vinet, 2006). La **sensibilité** est le risque encouru par l'espèce ou l'intensité de l'impact vis-à-vis d'une pression. L'**exposition spatiale** est la zone de contact entre la distribution de l'espèce et la distribution de la pression.

## 2.2. Matériel et méthodes

### 2.2.1. Zone d'étude & espèces

La zone d'étude est la région d'Île-de-France où est présent 16 espèces de Chiroptères (Tableau 3).

### 2.2.2. Données pour la priorisation spatiale

#### 2.2.2.1. Données spatiales

Deux types de données spatiales ont été utilisées : des distributions d'espèces (issues de SDM) et des continuités écologiques (issues de modèles de connectivités) produits par les récents travaux de Bas et al. (2022) et Roemer et al., (en préparation). Ces modèles ont été produits pour 27 espèces avec une résolution de 2 km (500 m prévu à terme) sur l'ensemble de la France métropolitaine, à partir des

données acoustiques de sciences participatives Vigie Chiro<sup>26</sup> et des données de capture du programme CACCHI<sup>27</sup>. Pour chacune des espèces, nous disposons de 24 SDM qui décrivent l'abondance relative (c.-à-d., l'activité acoustique) d'une année par période de 15 jours<sup>28</sup> (Bas et al., 2022). Les modèles de connectivités ont été construits à partir de ces SDM, ainsi pour chaque espèce nous disposons des chemins de moindre coûts relatifs par période de 15 jours (Roemer et al., En préparation). Pour intégrer l'incertitude des modèles (SDM et modèles de connectivité) à la priorisation spatiale, nous avons utilisé la valeur d'incertitude des modèles à l'aide de la méthode de « *distribution discounting* » qui pénalise la couche avec une mesure d'erreur. Les métriques d'évaluation des SDM et des modèles de connectivité n'étant pas encore disponibles, nous avons pénalisé les valeurs des SDM avec l'écart-type des résultats de modélisation.

Nous résumons l'information temporelle en une couche d'abondance maximale (SDM-max) et une couche de connectivité maximale (connectivité-max) par espèce pour s'accorder au fonctionnement des algorithmes de priorisation spatiale (Moilanen et al., 2022a). Pour chaque espèce, les SDM ou les connectivités ont été combinées en utilisant la valeur maximum des pixels parmi les 24 couches, ce qui garantit le principe de précaution, exigé par le code de l'environnement (L110-1), vis-à-vis de futurs projets d'aménagement pérennes dans le temps. Nous évitons ainsi de sous-estimer l'activité spatiale des espèces sur une période de leur cycle de vie, dont il est généralement recommandé dans les SCP d'intégrer les variations temporelles de distribution, en particulier pour les espèces très mobiles comme les espèces migratrices (Johnston et al., 2020; Runge et al., 2016).

#### 2.2.2.2. Indices de conservation et sensibilité à l'éolien

Nous avons calculé deux indices pour hiérarchiser les espèces vis-à-vis de leurs enjeux de conservation régionale et leur sensibilité à l'éolien, qui serviront à pondérer les espèces lors des analyses de priorisation spatiale.

Les enjeux régionaux de conservation des espèces sont représentés par l'indice de conservation régionale (Conservation Régionale) basés sur la menace régionale des espèces et leur responsabilité régionale. En biologie de la conservation, la Liste Rouge UICN est couramment utilisée pour hiérarchiser les espèces afin de donner un poids supérieur aux espèces menacées (Butchart et al., 2007; Di Minin et al., 2019, 2016). Nous avons utilisé les statuts des espèces de la liste rouge UICN régionale (Statut UICN Régional; Loïs et al., 2017) en leur attribuant les valeurs proposées par Montesino Pouzols et al. (2014) (préoccupation mineure : 1, quasiment menacée et données insuffisantes : 2, vulnérable : 4, en danger : 6, en danger critique : 8).

Le critère de responsabilité régionale (Resp Régionale) des espèces a été calculé :

$$\text{Resp Régionale} = \frac{\text{abondance Régionale}}{\text{abondance France}} * 100$$

<sup>26</sup> Programme de suivi des populations de chauves-souris (<https://www.vigienature.fr>)

<sup>27</sup> Coordination et animation de la capture des Chiroptères (<https://croemer3.wixsite.com/teamchiro/cacchi>)

<sup>28</sup> Cartes produites dans le cadre du projet « Bat migration routes in Europe » qui visent à décrire les variations spatiales d'activité acoustique des Chiroptères au cours de leur période d'activité.

où « abondance » est la somme de valeur des pixels du SDM-max correspondant à la région (Île-de-France) et à la France. Enfin, l'indice de « Conservation Régionale » a été calculé pour chaque espèce de la manière suivante :

$$\text{Conservation}_{\text{Régionale}} = \text{Statut UICN}_{\text{Régional}} * \text{Resp}_{\text{Régionale}}$$

L'indice de sensibilité régionale à l'éolien (Sensibilité éolien Régionale) hiérarchise les espèces en fonction de leur sensibilité aux impacts de l'éolien, autrement dit à l'impact sur la viabilité des populations. En nous appuyant sur de récents travaux (Balotari-Chiebao et al., 2021; Morkūnė et al., 2020), nous utilisons quatre critères adaptés aux Chiroptères et aux données disponibles : le statut régional UICN et la responsabilité régionale qui ont été précédemment décrits, ainsi que le risque de collision et la sensibilité démographique des espèces. Le risque de collision (RC) a été calculé par Roemer et al. (2017). La sensibilité démographique (SD) a été calculée selon l'inverse du ratio de reproduction (Balotari-Chiebao et al., 2021; Beston et al., 2016) :

$$SD = \frac{\text{Age moyen de première reproduction}}{\text{Nombre moyen de jeunes par an par femelle}}$$

Ces traits sont issus de la base de données EuroBaTrait (Froidevaux et al., 2023). Il est important de mentionner que cette SD est théorique et peu variable pour les Chiroptères en raison des valeurs de traits proches entre les espèces et des valeurs théoriques de ces traits connues pour varier dans la réalité. Enfin, nous avons calculé l'indice de « Sensibilité éolien Régionale » :

$$\text{Sensibilité éolien}_{\text{Régionale}} = \text{Statut UICN}_{\text{Régional}} + \text{Resp}_{\text{Régionale}} + \frac{1}{2}SD + RC$$

Les critères ont été préalablement rééchelonnés entre 1 et 10 afin d'équilibrer leur influence.

### 2.2.3. Analyses de priorisation spatiale

La priorisation spatiale est influencée par l'étendue et la résolution de la zone d'étude, il convient de les définir judicieusement. Notre étude est destinée à informer la planification territoriale à l'échelle régionale. Pour garantir une cohérence écologique entre les régions, nous avons utilisé une zone tampon de 10 km. En effet, les aménagements peuvent avoir des impacts jusqu'à plusieurs kilomètres pour les Chiroptères (Barré et al., 2018; Claireau et al., 2019; Laforge et al., 2019). Par ailleurs, nous avons utilisé une résolution de 500 mètres qui a été définie en adéquation avec les besoins opérationnels (selon des échanges avec la DREAL Haut de France) et les données spatiales utilisées. Nous avons hiérarchisé les enjeux de conservation et de vulnérabilité à l'éolien des 18 espèces de Chiroptères en Île-de-France, dont nous disposons des données spatiales (Figure S 2), à l'aide de l'algorithme Zonation 5 v1.0 de priorisation spatiale (Moilanen et al., 2022a, 2022b). Zonation permet de maximiser la représentativité des caractéristiques de biodiversité en se basant notamment sur l'irremplaçabilité et la complémentarité, sans nécessiter de spécifier des objectifs de conservation (Kukkala et Moilanen, 2013; Lehtomäki et Moilanen, 2013a). Deux couches par espèce ont été utilisées (SDM-max et connectivité-max), en attribuant un poids deux fois moins élevé à la connectivité comme préconisé par Lehtomäki et Moilanen (2013) puisque les modèles de connectivité sont issus des SDM. Un poids est attribué à chaque espèce en utilisant l'indice de conservation régionale pour la hiérarchisation des enjeux de conservation et l'indice de sensibilité à l'éolien pour hiérarchiser la

vulnérabilité des Chiroptères aux impacts des éoliennes. Parmi, les différentes règles de calcul qu'offre Zonation, nous avons utilisé la règle « *marginal loss rule* » (appelée CAZ2) qui offre le meilleur compromis entre la priorisation de la richesse et la rareté (Moilanen et al., 2022a).

#### 2.2.4 - Comparaison des indices et des cartes

Pour évaluer l'influence des indices sur la hiérarchie des espèces, nous avons réalisé un test de corrélation de Pearson (Phillips et al., 2009) entre les indices régionaux de conservation et de sensibilité à l'éolien. Les résultats finaux des cartes de priorités de conservation et de vulnérabilité à l'impact éolien des Chiroptères ont été comparés en termes de recouvrement à l'aide de l'indice de corrélation de Spearman (Phillips et al., 2009) en utilisant le package « ENMTools » (Warren et Dinnage, 2022).

### 2.3. Résultats

Les indices de conservation et de sensibilité à l'éolien pour l'Île-de-France ont été calculés (Tableau 3). Les trois espèces aux enjeux de conservation les plus élevés sont également celles les plus sensibles à l'éolien, notamment en raison des critères de menaces et de responsabilité élevés par rapport à l'ensemble des autres espèces. L'ordre des espèces prioritaires en fonction de deux indices reste relativement proche, en effet, l'indice de corrélation de Pearson est de 0.82. Par ailleurs, le rapport des indices entre les deux espèces aux extrémités du gradient est considérablement plus faible pour l'indice de sensibilité à l'éolien (2,87) que l'indice de conservation (11 930) qui représente l'influence des espèces les unes par rapport aux autres dans les analyses de priorisation spatiale.

Les analyses de priorisation spatiale ont permis d'obtenir une carte des enjeux de conservation et une autre des vulnérabilités des Chiroptères aux impacts éoliens en Île-de-France (Figure 14). Les priorités les plus élevées conservent un maximum d'espèces y compris celles dont l'indice utilisé était très faible comme *Rhinolophus hipposideros* pour l'indice de conservation. Les deux cartes produites varient sensiblement notamment à l'ouest de la région et quelques zones localisées, l'indice de corrélation de Spearman entre ces deux cartes est de 0,82.

Tableau 3. Valeurs des critères et des indices de conservation et de sensibilité à l'éolien pour la région Île-de-France. Le « Statut UICN régional » correspond aux valeurs définies par de Montesino Pouzols et al. (2014). La responsabilité régionale (Resp<sub>Régionale</sub>) est en pourcentage. Les valeurs de « SD\* » et de « RC\* », respectivement la sensibilité démographique et le risque de collision régionale sont rééchantillonnées entre 1 et 10.

Espèce	Critères				Indice	
	Statut UICN	Resp Régionale	SD*	RC*	Conservation	Sensibilité éolien
	Régional				Régionale	Régionale
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	CR	1,49	8,94	2,63	11,93	20,46
<i>Nyctalus noctula</i>	NT	5,69	1,17	7,02	11,38	19,89
<i>Myotis daubentonii</i>	EN	1,77	8,94	1	10,6	16,70
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	NT	2,57	4,89	4,98	5,14	14,78
<i>Eptesicus serotinus</i>	VU	1,01	4,71	5,02	4,06	14,83
<i>Myotis myotis</i>	VU	0,79	6,30	4,72	3,19	14,99
<i>Nyctalus leisleri</i>	NT	1,24	1,17	7,57	2,48	13,35
<i>Pipistrellus nathusii</i>	NT	0,58	1	6,73	1,17	11,43
<i>Myotis emarginatus</i>	NT	4,15	5,76	1	0,83	7,82
<i>Myotis nattereri</i>	LC	0,74	5,95	1	0,74	7,14
<i>Plecotus austriacus</i>	DD	0,04	3,54	2,36	0,08	7,48
<i>Barbastella barbastellus</i>	CR	0,68	3,65	2,63	0,05	15,46
<i>Myotis mystacinus</i>	LC	0,16	4,65	1	0,31	6,86
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	LC	0,25	2,59	5,34	0,25	9,02
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	DD	0,01	2,46	5,56	0,02	10,09
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	EN	0,0003	6,27	1,86	0,001	13,43
<i>Myotis alcaethoe</i>	DD	0	5,94	1	0	7,25
<i>Plecotus auritus</i>	LC	0	3,65	2,35	0	6,18

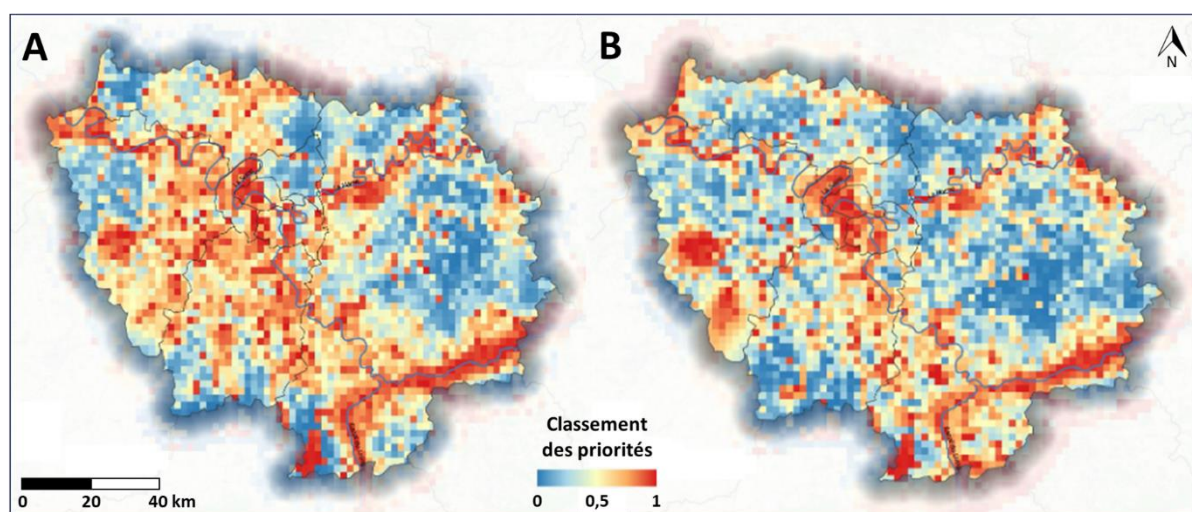


Figure 14. Classement des priorités A) des enjeux de conservation et B) de vulnérabilité à l'impact éolien des Chiroptères en Île-de-France.

#### 2.4. Discussion & perspectives

La méthodologie élaborée vise à améliorer la prise en compte des Chiroptères lors de la planification de l'aménagement du territoire en informant sur les enjeux de conservation de Chiroptères et leur vulnérabilité vis-à-vis d'une pression. Nous proposons ainsi une méthodologie de priorisation spatiale qui utilise des modèles de distribution et de connectivité ainsi que des indices pour pondérer les espèces en fonction de l'objectif considéré. Néanmoins, des analyses complémentaires

sont nécessaires, notamment vis-à-vis du calcul des indices utilisés, avant que la méthodologie puisse servir d'outil d'aide à la décision. De nouveaux critères méritent d'être explorés, comme par exemple la quantification de l'impact démographique de la surmortalité (Chambert et al., 2023). Pour le calcul des indices, il semble nécessaire d'évaluer la variance, la corrélation et la redondance des critères utilisés ainsi que la manière d'assembler ces critères en fonction de ces résultats.

La priorisation spatiale nécessite de réaliser des choix subjectifs qui peuvent parfois être difficiles à justifier (Kujala et al., 2018a; Lehtomäki et Moilanen, 2013a; Miller et al., 2006). Nous envisageons donc de réaliser des tests de sensibilité des choix réalisés et ce pour plusieurs régions. Ainsi, la construction d'indices et la pondération des espèces sont des choix relativement subjectifs qui méritent d'être testés. En effet, l'influence des critères sur les valeurs des indices peut révéler un côté arbitraire qu'il est essentiel de prendre en compte pour estimer leurs influences sur les résultats de priorisation. Par ailleurs, cette méthodologie vise à répondre aux besoins des acteurs de la planification territoriale, il est alors nécessaire de s'assurer qu'ils puissent se l'approprier (Mechin, 2020). Ainsi, certains choix sont susceptibles d'évoluer en fonction d'objectifs qui peuvent être redéfinis par les acteurs, comme par exemple la règle de calcul de Zonation. Par exemple, faut-il prioriser davantage la richesse ou la rareté ? Les limites d'interprétation liés à ces choix sont également à expliciter clairement. Finalement, pour garantir une méthodologie explicite et compréhensible, il est nécessaire de faire preuve de rigueur et de parcimonie lors de la sélection et la justification des choix.

Trois pressions ont été préalablement définies. Pour la sensibilité des Chiroptères au réseau routier, le calcul de l'indice est similaire puisque l'on change le risque de mortalité éolienne par le risque de collision avec un véhicule (Roemer et al., 2021). Néanmoins, l'impact de la pollution lumineuse sur les Chiroptères est indirect à travers une diminution de l'activité autour d'une zone impactée par la lumière (Azam et al., 2016; Laforge et al., 2019). Cet impact indirect est également documenté pour l'activité aux alentours de l'éolien et le réseau routier (Barré et al., 2018; Claireau et al., 2019). Nous prévoyons ainsi d'intégrer cet impact au calcul de l'indice de sensibilité. Par ailleurs, nous pouvons envisager de considérer une priorisation spatiale des risques vis-à-vis d'une pression (Reghezza, 2006), c'est-à-dire intégrer à la vulnérabilité les pressions existantes pour révéler les zones de conflits majeurs (Bright et al., 2008; E. A. Virtanen et al., 2022). Finalement, les deux types de données spatialement et temporellement non biaisées ont assuré des résultats de priorisation spatiale de qualité (Johnston et al., 2020; Tulloch et al., 2019, 2016). Néanmoins, nous n'avons pas pu intégrer les gîtes qui constituent des zones particulièrement sensibles pour les Chiroptères, en raison des efforts de prospections inconnues pour obtenir ces données. La conception d'un indice de vigilance à partir de ces données pourrait s'avérer utile pour les acteurs de la planification territoriale.

Enfin, cette méthodologie s'avère particulièrement intéressante pour anticiper les impacts sur les Chiroptères au stade de la planification territoriale. Les cartes produites offrent des informations essentielles par exemple à la mise en œuvre de l'évitement dans le cadre de la planification éolienne. Par ailleurs, Froidevaux et al. (In submission) révèlent l'intérêt de la modélisation pour dériver des indices d'activité de référence robustes pour les Chiroptères afin d'assister la cartographie des impacts des projets dans le cadre d'étude d'impact notamment éolienne.



## **PARTIE 2 – CONFRONTER LA MODELISATION SPATIALE AUX EVALUATIONS ENVIRONNEMENTALES STRATEGIQUES**

---



## Préambule

Dans cette partie, les outils de modélisation spatiale, abordés dans la partie précédente (SDM et outils de priorisation spatiale), sont confrontés aux besoins opérationnels des Evaluations Environnementales Stratégiques (EES), en ce qui concerne l'évaluation des potentiels impacts des projets d'aménagement sur la biodiversité et la mise en œuvre de la séquence ERC. L'utilisation de ces outils de modélisation est toutefois conditionnée par la disponibilité des données d'observation naturalistes qui peuvent varier en fonction des acteurs impliqués, des régions et des groupes taxonomiques étudiés. Les résultats des modèles sont également particulièrement influencés par la quantité et la qualité de ces données. Par ailleurs, les différents prismes d'observation de la biodiversité mettent en évidence des facettes susceptibles de révéler des priorités spatiales non-congruentes, signifiant qu'elles ne peuvent se substituer entre elles et peuvent identifier des zones prioritaires différentes.

Pour se faire, l'échelle du Plan Local d'Urbanisme intercommunal (PLUi) a été choisi sur la base bibliographique et d'un comité technique. Ce comité technique s'est déroulé au début de la thèse et était composé de représentants des services de l'Etat (DREAL Occitanie, DDTM 35, DDTM 34), de l'ARB Occitanie, de Naturalia Environnement (non impliqué dans la thèse) et des encadrants de thèse. Ainsi, trois territoires d'étude ont été sélectionnés afin de proposer un cadre méthodologique global mobilisant des données librement accessibles pour spatialiser des enjeux de biodiversité.

### 1. L'intercommunalité : une échelle stratégique pour une planification opérationnelle

L'évaluation environnementale stratégique (EES) des plans et programmes est un cadre réglementaire fondamental pour anticiper et limiter les impacts de l'aménagement du territoire sur la biodiversité à travers différentes échelles et documents de planification complémentaires. En France, la protection de la biodiversité et la planification territoriale est définie par des lois, décrets et codes de l'Etat. Depuis les lois de décentralisation, de plus en plus de compétences sont transférées aux collectivités territoriales : les régions, départements, l'Etablissement Public de Coopération Intercommunale (EPCI) et communes (Desjardins, 2021).

- La région est qualifiée de « chef de file » pour la compétence de protection de biodiversité (loi MAPTAM du 27 janvier 2014) et fixe les objectifs stratégiques de planification territoriale à travers le SRADDET<sup>29</sup> (Loi NOTRe du 7 août 2015). Elle structure le réseau de production de données SINP et élabore les TVB régionale à travers anciennement SRCE<sup>30</sup> maintenant intégré au SRADDET.
- Les compétences du département sont de plus en plus allégées au profit des régions et des EPCI et son principal outil de prise en compte de la biodiversité est la politique Espaces naturels sensibles (ENS) (Dey et Renault, 2012).

---

<sup>29</sup> Schéma régional d'aménagement, de développement durable et d'égalité des territoires

<sup>30</sup> Schéma régional de cohérence écologique

- L'EPCI et la commune disposent de compétences d'urbanismes pour traduire les projets de territoire de planification territoriale et la préservation de la biodiversité en s'appuyant sur les documents d'urbanisme : Schéma de cohérence territoriale (SCoT), Plan local d'urbanisme (PLU, pour la commune) intercommunale (PLUi). Les EPCI tendent également à récupérer les compétences communales à travers lois de décentralisation<sup>31</sup> et d'aménagement<sup>32</sup> (Figure 15).

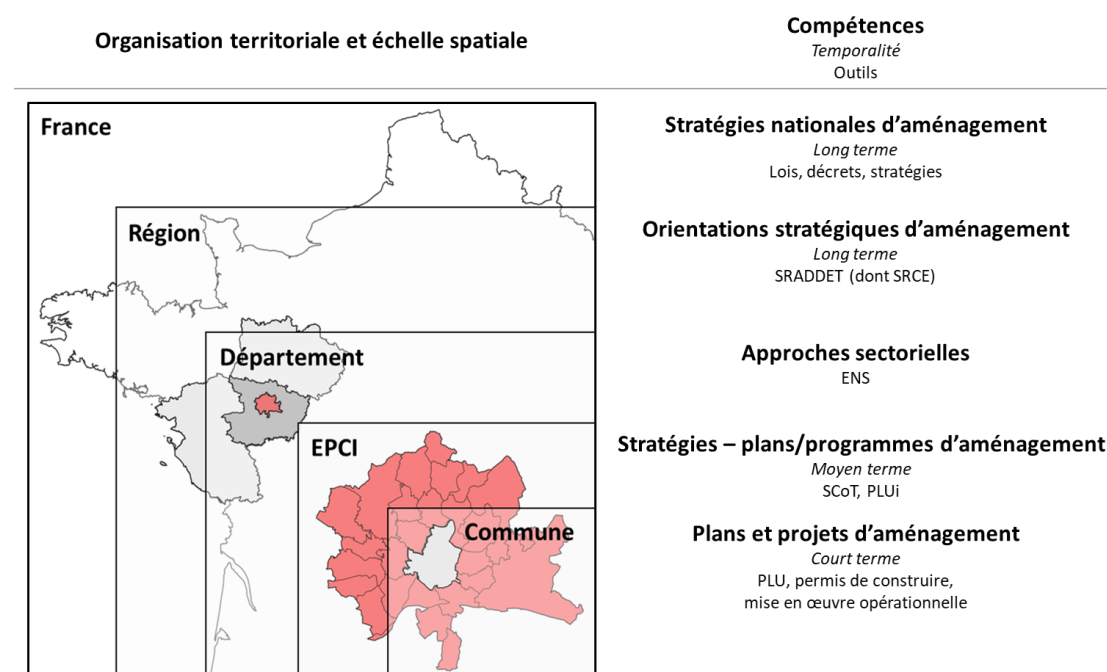


Figure 15. Echelle spatiale, compétences, temporalité et outils mobilisés par le millefeuille territorial français, échelle de l'EPCI en rouge (adapté de Bigard, 2018).

L'échelle intercommunale des EPCI s'avère particulièrement intéressante pour une approche « opérationnelle » de la planification de l'aménagement du territoire (Bigard, 2018; Bigard et Leroy, 2020; Boileau, 2022; Gaucherand et al., 2020; Tarabon, 2020). Cette échelle, spatialement plus étendue<sup>33</sup> que la commune offre donc une meilleure cohérence écologique entre les entités paysagères du territoire et permet notamment d'évaluer les habitats naturels, les dynamiques de populations d'espèces et les connectivité écologiques (Bigard et Leroy, 2020). Les EPCI disposent des compétences d'urbanisme et d'environnement à travers les documents d'urbanisme qui sont soumis à l'EES : le SCoT et le PLUi (Bigard, 2018; Desjardins, 2021) qui par leur échelle influencent l'aménagement du territoire et les impacts potentiels d'un grand nombre de projets. Les EPCI jouent donc un rôle déterminant de coordination et de communication entre les aménageurs et les territoires (Nay et Smith, 2002), et sont

<sup>31</sup> Lois Defferre relatives aux droits et libertés des communes, des départements et des régions (1982) ; loi Chevènement relative au renforcement et à la simplification de la coopération intercommunale (1999) ; loi relative aux libertés et responsabilités locales (2004) ; réforme des collectivités territoriales (2010) ; loi de modernisation de l'action publique territoriale et d'affirmation des métropoles (MAPTAM, 2014) ; loi portant sur la nouvelle organisation territoriale de la république (NOTRe, 2015).

<sup>32</sup> Loi d'orientation foncière (1967) ; loi solidarité et renouvellement urbain (2000) ; loi Grenelle 2 (2010) ; loi pour l'accès au logement et un urbanisme rénové (ALUR ; 2014) ; Loi Elan (2020) ; loi Climat et Résilience (ZAN; 2021)

<sup>33</sup> Superficie moyenne des communes et EPCI française, respectivement de 13,35km<sup>2</sup> et 429km<sup>2</sup> (Insee, 2021)

des outils cruciaux pour anticiper et minimiser les impacts de l'aménagement du territoire (Bigard, 2018).

Les documents d'urbanisme planifient et organisent l'urbanisation et l'aménagement du territoire. Leur objectif d'assurer un équilibre entre le développement urbain et la préservation des espaces naturels, agricoles et forestiers est clairement défini<sup>34</sup>. A l'échelle intercommunale, le SCoT est destiné à servir de cadre de référence en définissant les orientations et les grandes lignes stratégiques pour le territoire notamment des politiques d'organisation de l'espace, d'urbanisme et d'environnement. De plus, ils s'avèrent peu précis quant aux définitions des enjeux écologiques puisque la localisation des projets reste encore très imprécise (généralement « sous forme de patateïde »). A l'inverse, le PLUi dispose de l'opérationnalité du PLU et de la stratégie de l'échelle intercommunale. Ainsi il fixe les règles d'aménagement et d'utilisation des sols à travers une vision territoriale et une approche globale des enjeux. Le PLUi permet d'appréhender les impacts sur l'environnement et les mesures ERC, cet outil est essentiel à la préservation de la biodiversité (Autorité environnementale, 2021). Par conséquent, dans cette partie nous ciblons des territoires portant des PLUi.

Les diagnostics de biodiversité des territoires s'arrêtent généralement à leurs limites administratives réduisant fortement la cohérence des politiques et des aménagements entre les territoires (Autorité environnementale, 2019, 2018). Pour améliorer la cohérence écologique entre les territoires, il est important de réaliser les analyses dans une zone tampon. Pour définir ces zones, l'écologie des espèces et l'intégration des effets de bords des analyses peuvent être utilisés. Par exemple pour les SDM et les modèles de connectivités, la capacité de dispersion maximale des espèces est recommandée (Fletcher et al., 2018; Matutini et al., 2021a). Néanmoins, les données disponibles, notamment d'occupation du sol, peuvent contraindre l'étendue de ces zones (Bigard et al., 2020).

## **2. Trois territoires d'études pour évaluer l'adéquation des outils de modélisation spatiale**

Les moyens des EPCI alloués pour la réalisation des documents d'urbanisme, et particulièrement pour le diagnostic de biodiversité, sont susceptibles de varier en fonction de la taille de l'intercommunalité. La majorité des précédents travaux visant à améliorer la prise en compte des enjeux de biodiversité dans la planification territoriale se sont concentrés sur les métropoles (Bigard, 2018; Boileau, 2022; Sahraoui et al., 2021; Tarabon, 2020; Vaissière et al., 2021) qui disposent de moyens (humain, financier, technique) plus élevés que la majorité des collectivités territoriales. Bien que les métropoles concentrent des pressions d'artificialisation élevées, la majorité des surfaces artificialisées en France concerne les Communautés de communes (CC) et les Communautés d'agglomération (CA) (respectivement 56,6% et 32,4% ; Cerema, 2019). Par ailleurs, les CC et les CA représentent la majorité des EPCI (respectivement 79,4% et 17,7% des EPCI ; Insee 2017) et recouvrent près de 95,9% du territoire en France (respectivement 75.4% et 20.5% ; Insee 2017). Il y a alors un enjeu important d'outiller les diagnostics de biodiversité de ces EPCI, sur lesquels nous nous concentrons dans cette partie.

---

<sup>34</sup> <https://www.ecologie.gouv.fr/documents-durbanisme>

Pour évaluer l'adaptabilité des outils de modélisation spatiale, nous les confrontons à trois territoires contrastés aux niveaux écologique et socio-économique : la Communauté de communes de Brocéliande, la Communauté d'agglomération de La Rochelle et la Communauté de communes du Lodévois-Larzac (Tableau 4), nous détaillons les facteurs écologiques et d'urbanisation dans les chapitres 3 et 4.

Tableau 4. Description des trois territoires d'étude.

Collectivité territoriale	CC Brocéliande	CA La Rochelle	CC Lodévois-Larzac
Région, département	Bretagne, Ille-et-Vilaine	Nouvelle-Aquitaine, Charente-Maritime	Occitanie, Hérault
Superficie en ha	30 000	32 700	55 250
Nombre de communes	8	28	28
Nombre d'habitants (1)	20 000	172 000	15 000
Etat du PLUi	Approuvé en 2021	Approuvé en 2019	En élaboration

(1) Données de l'Insee 2017.

Nous utilisons ces trois territoires d'étude pour évaluer l'adéquation des outils de modélisation pour répondre aux besoins opérationnels des diagnostics de biodiversité des PLUi :

- **Chapitre 3** – Le paradigme « *garbage in garbage out* » souligne l'importance de tester l'adéquation des données utilisées par les outils de modélisation afin d'éviter les conclusions erronées ou fausses. Nous explorons ainsi la qualité des sources de données à disposition des acteurs de la planification territoriale pour évaluer les enjeux de conservation des trois territoires d'étude afin d'améliorer la confiance dans les préconisations issues de ces outils.
- **Chapitre 4** – L'évaluation actuelle des enjeux de biodiversité par les EES peut négliger des zones de grandes valeurs pour des facettes de biodiversité jusqu'alors non considérées. Nous évaluons alors la complémentarité et la faisabilité de l'adoption d'une approche multi-facette pour définir les priorités spatiales de la biodiversité et informer les acteurs de la planification territoriale.



## Chapitre 3 – Influence des sources de données sur la priorisation des enjeux de la biodiversité

---

Aujourd'hui les acteurs de la planification territoriale ont un besoin d'outils de diagnostic de la biodiversité pour mettre en œuvre l'EES auxquels la modélisation spatiale peut répondre. Un certain nombre d'outils de modélisation ont pu être développés mais les données sont rarement questionnées dans un contexte « data-driven » opérationnel. Or, il est reconnu que la qualité des données utilisées est cruciale pour la fiabilité des résultats de modélisation et est particulièrement vrai pour l'utilisation de SDM. Nous utilisons un cadre méthodologique sensible à cette question, qui combine l'utilisation des SDM et d'un outil de priorisation spatiale abordés dans la précédente partie.

Dans ce chapitre, trois entités administratives locales dans des contextes socio-écologiques très différents ont été utilisées pour examiner trois questions principales : (i) l'adéquation des bases de données locales versus régionales ou nationales pour évaluer les priorités de conservation, (ii) les différences entre les groupes taxonomiques ou les territoires en termes d'adéquation. des bases de données, (iii) l'importance de la qualité des bases de données pour l'application de la SDM pour évaluer les zones de conservation prioritaires.

Ainsi cette étude a fait l'objet (a) d'une prépublication dans la PCI Ecology, (b) recommandée par Schtickzelle (2023) et (c) publiée dans PCI Journal.

- (a) Ferraille, T., Kerbirou, C., Bigard, C., Claireau, F. & Thompson, J. D. (2023) Integrating biodiversity assessments into local conservation planning: the importance of assessing suitable data sources. bioRxiv, ver. 3 peer-reviewed and recommended by Peer Community in Ecology. <https://doi.org/10.1101/2023.05.09.539999>
- (b) Schtickzelle, N. (2023) Biodiversity databases are ever more numerous, but can they be used reliably for Species Distribution Modelling?. Peer Community in Ecology, 100539. [10.24072/pci.ecology.100539](https://doi.org/10.24072/pci.ecology.100539)
- (c) Ferraille, T., Kerbirou, C., Bigard, C., Claireau, F., Thompson, J.D., 2023. Integrating biodiversity assessments into local conservation planning: the importance of assessing suitable data sources. Peer Community Journal, Ecology 3. <https://doi.org/10.24072/pcjournal.331>



# Peer Community Journal

Section: Ecology

RESEARCH ARTICLE

Published  
AAAA-MM-DD

Cite as  
Thibaut Ferraille, Christian Kerbiriou, Charlotte Bigard, Fabien Claireau and John D. Thompson (2023) *Integrating biodiversity assessments into local conservation planning: the importance of assessing suitable data sources*, Peer Community Journal, 3: XX.

Correspondence  
thibaut.ferraille@gmail.com

## Integrating biodiversity assessments into local conservation planning: the importance of assessing suitable data sources

Thibaut Ferraille<sup>1,2</sup>, Christian Kerbiriou<sup>3,4</sup>, Charlotte Bigard<sup>5</sup>, Fabien Claireau<sup>3,4</sup>, and John D. Thompson<sup>1</sup>

Volume 3 (2023), article XX

<https://doi.org/10.24072/pcjournal.331>

### Abstract

Strategic Environmental Assessment (SEA) of land-use planning is a fundamental tool to minimize environmental impacts of artificialization. In this context, Systematic Conservation Planning (SCP) tools based on Species Distribution Models (SDM) are frequently used for the elaboration of spatially exhaustive biodiversity diagnostics. Despite the paradigm of “garbage in - garbage out” that emphasises the importance of testing the suitability of data for SDM and priority conservation areas, the assessment of database sources remains relatively rare. In addition, the lack of practical recommendations for the use of open-access databases by SEA stakeholders remains a problem. The aim of this study is to explore the quality of data sources that can be used in SEA to assess priority conservation areas in SEA. The study used data for nine taxonomic groups (commonly used in inventories for environmental impact assessment) and three databases available to SEA stakeholders. Three local administrative entities in very different socio-ecological contexts were used to examine three main issues : (i) the suitability of local versus regional or country databases for assessing conservation priorities, (ii) differences among taxonomic groups or territories in terms of the suitability of databases, (iii) the importance of the quality of databases for the application of SDM to assess priority conservation areas. Our study provides several clear messages for potential users of open-access databases. First, the need for prudence in the interpretation of biodiversity maps. Second, the collection of individual databases at the country scale is necessary to complete local data and ensure the suitability of SDM in a local context. Third, a data driven approach can lead to the use of notably different species communities to identify priority conservation areas when compared to the community in the original database. Finally, we propose a workflow to guide SEA stakeholders through the process of data rationalization and use in conservation planning.

**Keywords:** *Data-driven approach, Species Distribution Models (SDM), Strategic Environmental Assessment (SEA), Systematic Conservation Planning (SCP)*

## 1. Introduction

Land-use change, in particular urban land expansion, leads to artificialization of habitats and soils and is one of the major causes of the loss of biodiversity (Maxwell et al., 2016; IPBES, 2019). The reduction and fragmentation of natural habitats leads to population declines and species extinction (Fahrig, 1997; Horváth et al., 2019; Lino et al., 2019), as well as biotic homogenization, i.e. mostly the extinction of specialist species and the introduction of exotic species, which involves an increase in genetic, taxonomic and functional similarity (Olden and Rooney, 2006; Zambrano et al., 2019).

A major tool to limit artificialization is the mitigation hierarchy used in environmental assessments studies. This approach consists of three sequential steps: “avoid” impacts, “reduce or minimize” impacts not avoided and “offset” residual impacts (Bull et al., 2016; Maron et al., 2016). However, in the current application of the mitigation hierarchy several weaknesses prevent it from achieving the goal of “No Net Loss” of biodiversity (Quétier et al., 2014; Bezombes et al., 2019). Avoidance is poorly implemented despite the fact that it is the first and most efficient step of the hierarchy (Bigard et al., 2017a; Phalan et al., 2018). What is more, the mitigation hierarchy is mostly applied in a project-by-project approach without scaling up (Pope et al., 2013; Bigard et al., 2017a), which limits proper consideration of fragmentation issues (Gontier et al., 2006) and cumulative impacts (Whitehead et al., 2017), including those of multiple small projects (Bigard et al., 2017a).

To anticipate avoidance measures, Strategic Environmental Assessment (SEA) of land-use planning is a global and fundamental tool to minimize environmental impacts (Baker et al., 2005). SEA provides for the integration of avoidance measures early in the land-use planning process through environmental assessment of policies, plans and programs (Fundingsland Tetlow and Hanusch, 2012; Bigard et al., 2020). However, the implementation of SEA is often based on biodiversity diagnostic maps that are rarely complete and exhaustive. Indeed, biodiversity diagnostics are rarely exclusively based on empirical observations from field surveys (Phalan et al., 2018) and usually use areas and documents already known (e.g., protected areas and green infrastructures).

Spatial modelling provides a tool for the elaboration of spatially exhaustive diagnostics of biodiversity maps for land-use and conservation planning (Almenar et al., 2019; Tarabon et al., 2019a; Bigard et al., 2020; Tulloch et al., 2019; Baker et al., 2021; Boileau et al., 2022). Among these methods of biodiversity modelling, Species Distribution Models (SDM) are widely used to predict suitable habitat for species based empirical observations (Guisan et al., 2017; Zurell et al., 2020) and are increasingly used in conservation planning (Guisan et al., 2017; Domisch et al., 2019; Baker et al., 2021). Systematic Conservation Planning (SCP) tools are also particular pertinent to identify priority biodiversity stakes and avoid the adoption of an *ad hoc* approach (Margules and Pressey, 2000; Pressey and Bottrill, 2008) in order to inform SEA (Tulloch et al., 2019).

The management of databases and their use for conservation planning is a critical issue for the application of such methods to practical conservation planning. The databases available for SEA stakeholders (i.e. decision makers, environmental consultants and conservation managers) are often limited because of data sensitivity or ownership issues, although more and more programs contain data that are publicly available and use of them can be made without any particular attention to their



quality (Costello and Wieczorek, 2014; Tittensor et al., 2014) and they are generally unfamiliar to SEA stakeholders. Surprisingly however, despite the prevailing recognition of the “garbage in – garbage out” that emphasises the critical importance of the quality of data (Sanders and Saxe, 2017; Canbek, 2022), an examination of data suitability is relatively rare in local conservation planning (Rondinini et al., 2006; Hermoso et al., 2015a). In this context, some authors argue the necessity of examining the sensitivity of model results to the nature of the datasets that are used (Sanders and Saxe, 2017; Clare et al., 2019; Velazco et al., 2020). SDM studies generally use data that has not been designed specifically for this type of analysis, and is often comprised of presence-only data, hence the need for a rigorous assessment of sampling biases (Beck et al., 2014; Botella et al., 2018; Guisan et al., 2017). Another particularly important point that can influence distribution modelling is the spatial extent of the data, and in particular the question of whether to use only local data or those collected on a larger scale (Baker et al., 2021; Meyer, 2007). The choice and possible combination of data sources is part of this problem due to the fact that they often vary considerably in their design, the gradients covered, and potential sampling biases (Fletcher et al., 2019; Boyd et al., 2023). Basically, the use of available databases requires a rigorous test of their quality and pertinence (Zuckerberg et al., 2011), especially when used for analyses such as SDM (Tulloch et al., 2016; Domisch et al., 2019). Confidence in the models must be assessed through the use of metrics adapted to the data (Guisan et al., 2017; Leroy et al., 2018). As recognised by Clare et al., (2019), the lack of practical recommendations for the use of databases that differ in terms of their quality and pertinence by public authorities or other institutions remains a serious problem.

The overall goal of this study is to test the influence of different database sources that can be used by SEA stakeholders to map priority conservation areas in SEAs based on SCP. To do so, we studied three local administrative territories that occur in different socio-ecological contexts in France. The study has three main objectives. First, we assess the content of three open-access databases for nine taxonomic groups commonly used in naturalist inventories in environmental assessment studies. We evaluate their suitability in terms of data quantity for SDM application, at three scales (local, regional and country). SDM and SCP analyses were performed for two taxonomic groups (Aves and Papilionidae) to test the hypothesis that sampling bias and differences in ecological response scales of species may influence the identification priority conservation areas. Second, we explore the influence of databases on the application of SDM to assess priority conservation areas. Third, we analyse the influence of this data-driven approach on the composition of species communities that are ultimately used in the identification of priority conservation areas relative to the actual communities in the original databases.

## 2. Methods

### 2.1. Study sites

To assess the availability and suitability of pertinent data sources, we selected three French local administrative entities in charge of land-use planning: Lodévois-Larzac (T1), Brocéliande (T2), La Rochelle (T3). We selected these study sites on the basis their contrasting social, ecological and geographical contexts in order to examine patterns of variation of data suitability among sites (Table 5,

Figure 16). For example, each of the three study sites have different ecosystems and bioclimates and the sites vary in terms of urbanization pressures from 3% to 28% artificial land-use cover for sites T1 and T2 respectively. This is due to the presence of a major city (La Rochelle) in the T2 study site. The major towns in the other two study sites are smaller however there is a major city less than 50 km away for both of them (Montpellier and Rennes respectively). Only site T1 has an important cover of protected areas (Natura 2000) area.

Table 5. Description of three study sites in France

Study site	Lodévois-Larzac (T1)	La Rochelle (T2)	Brocéliande (T3)	
<b>Country / Administrative region</b>	France / Occitanie	France / Nouvelle-Aquitaine	France / Bretagne	
<b>Main city coordinates</b>	43°43'57"N 3°19'02"E	46°09'35"N 1°09'05"W	48°00'08"N 2°05'48"W	
<b>Area</b>	554 km <sup>2</sup>	327 km <sup>2</sup>	298 km <sup>2</sup>	
<b>Climate</b>	Mediterranean	Oceanic	Oceanic	
<b>Major habitats / land-use</b>	Mediterranean forest and scrubland	Intensive agricultural field, swamps, few forests	Pastures, temperate forest	
<b>% land-use<sup>(1)</sup></b>	<b>Artificial – urban areas</b>	3%	28%	7%
	<b>Farmland</b>	3%	55%	29%
	<b>Semi-natural</b>	94%	17%	64%
<b>Landscape and dynamics</b>	Rural, woodland expansion	Coastal, intensive agriculture, urban expansion	Rural, agricultural intensification	
<b>Urbanization context</b>	Close to a major city (Montpellier), linked by a highway	Economic and tourist dynamism, major city presence	Close to a major city (Rennes), linked by a highway	
<b>% protected area<sup>(2)</sup></b>	<b>Regulatory</b>	0%	327 ha – 0.99%	0%
	<b>Land control</b>	1618 ha – 0.6%	148 ha – 0.45%	80 ha – 0.25%
	<b>Contractual</b>	38096 ha – 68.8%	3534 ha – 10.7%	586 ha – 2%
<b>Total</b>	38602 ha – 69.7%	3546 ha – 10.8%	592 ha – 2%	

(1) source: OSO Land Cover (Inglada et al., 2019). Artificial is impermeable surfaces; crop field is annual crop and orchards and vineyards; semi-natural is hardwood and soft wood and grasslands and water.

(2) source: <https://inpn.mnhn.fr/>

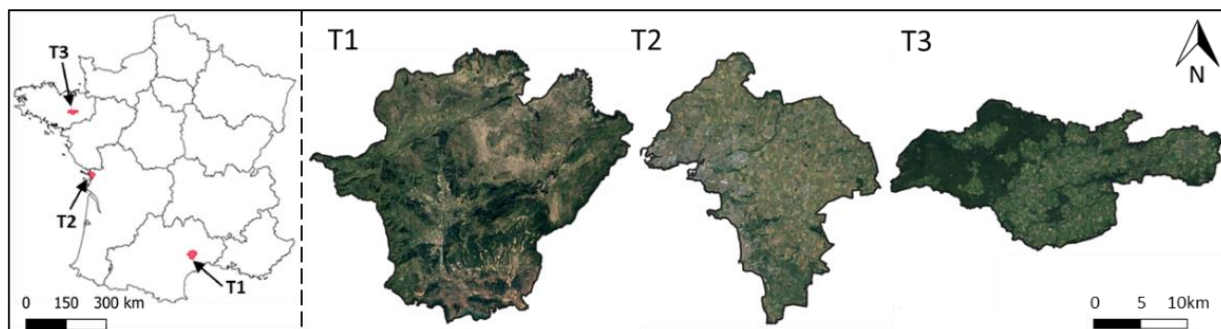


Figure 16. Localization of the study sites in French administrative regions: T1 is Lodévois-Larzac, T2 is La Rochelle, T3 is Brocéliande. Source: IGN, Google, 2023.

2.2. Workflow of analysis

A methodological framework was developed to test the influence of different database sources in mapping priority conservation areas in SEAs thanks to a SCP approach, all steps are summarized in Figure 17 and in the following text.

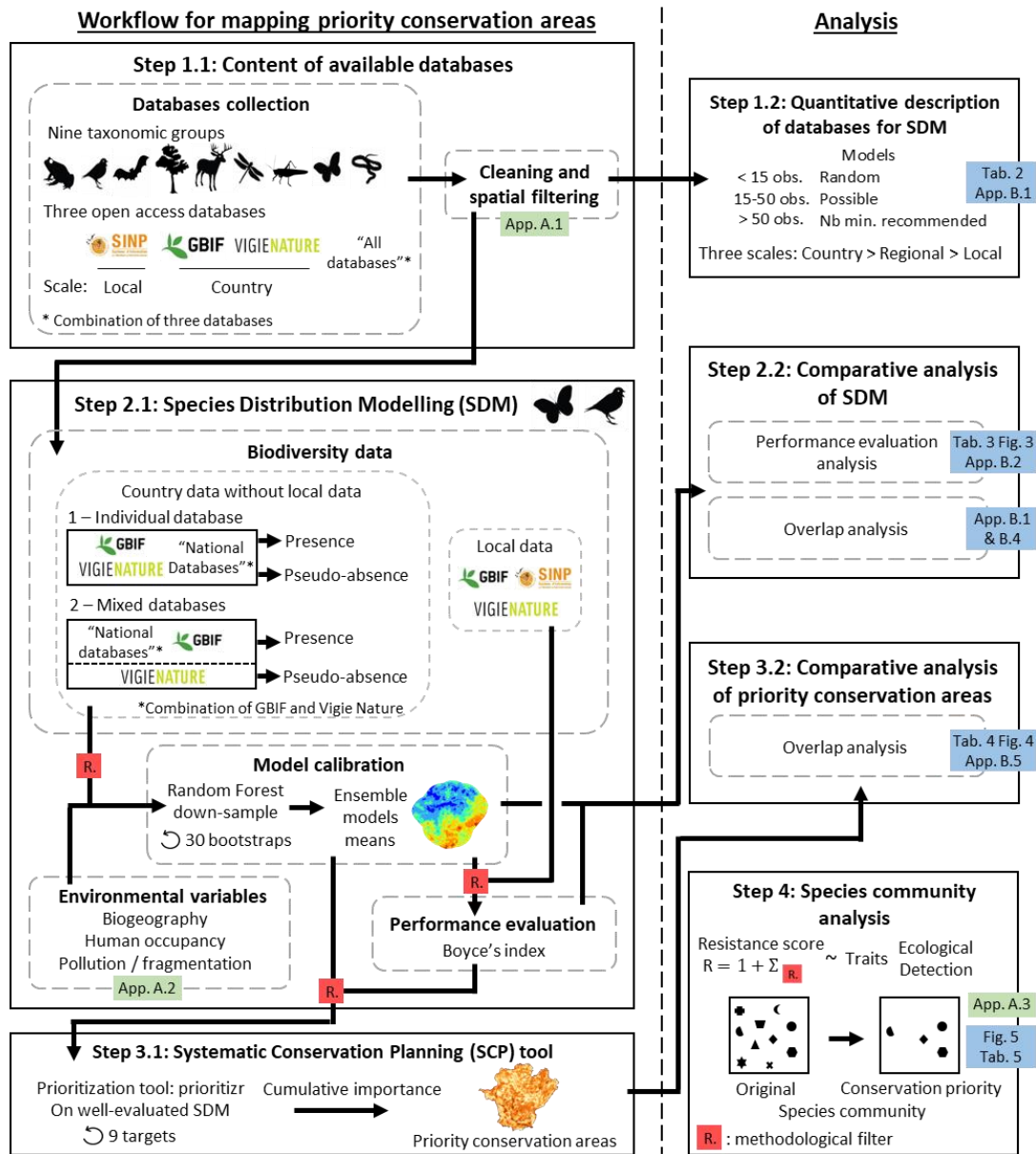


Figure 17. Methodological framework applied to test the influence of different database sources to map conservation planning areas in SEAs based on SCP. The green and blue boxes are the appendices detailing the methodology and the results of the analyses, respectively. The red boxes "R." are the methodological filters used for generate workflow resistance score.

## 2.3. Databases available for SEA stakeholders

### 2.3.1. Content of available databases

We focused on nine taxonomic groups commonly used for naturalist inventories for environmental impact assessment studies: Amphibia, nesting Aves (hereafter name Aves), Chiroptera, Flora, Mammalia aptera (hereafter name Mammalia), Orthoptera, Odonata, Papilionidae and Reptilia (Bigard et al., 2017a; Guillet et al., 2019; Iorio et al., 2022). The three spatial scales used for data collection are depicted in Figure 16: the local scale (i.e. study site with a 10km buffer around), the regional scale (i.e. French administrative regions); and the country scale (i.e. continental France). We selected three open-access databases containing these groups that can be widely used by SEA stakeholders for the assessment and hierarchy of conservation priorities (Figure 17, step 1.1). This study thus directly addresses SEA stakeholders (i.e. decision makers, environmental consultants and conservation managers) using the databases available to them.

The first of these databases concerns the French Natural and Landscape Information System (SINP) that is structured at the scale of French administrative regions in charge of data extraction requests. Each site has its own database, can be collected only at local scale due to the limited extent of data requests, without the need for a special request (maximum 2000 km<sup>2</sup>, i.e. nearby 10km buffer zone around the study site). This database is composed of opportunist observations and only contains presence data for taxa for which identification is confirmed by experts (Jomier et al., 2018) (see Appendix A.1).

The second database is the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) an international platform for the provision of biodiversity data that is based on information collected from various databases (Telenius, 2011). It is composed of observation data that are not based on protocols and for which presence data and identification are not subject to expert confirmation. The data downloading is autonomous from the website (see Appendix A.1).

The third database is a French biodiversity monitoring scheme (Vigie Nature) dedicated to assess spatio-temporal populations trends. Within this monitoring scheme data collection is based on a standardized biodiversity survey. Despite local spatial distribution heterogeneities, the sampling plan ensures a representation of the current distribution of habitats and landscapes across France (Julliard and Jiguet, 2002; Mariton et al., 2022). Homogeneity in identification criteria and compliance with the protocol are ensured by offering training to volunteers. This database is composed of presence/absence and abundance data. Access to these databases requires a data extraction request to the person in charge (see Appendix A.1).

These three databases were combined in two ways: “All databases” (i.e. the combination of SINP, GBIF and Vigie Nature) used in section 2.3 (i.e. for assess which taxa are enough documented within each dataset) and “National databases” (i.e. the combination of GBIF and Vigie Nature , which are available at country scale) used specifically in section 2.4 (i.e. to test the effect of database sources on SDM performance).

The databases were collected for continental France except for the SINP that was collected in 10km buffer zone around the study sites due to the access restrictions explained above. The databases were collected over a period of 11 years (i.e. from 01/01/2010 to 31/12/2020) and data with spatial inaccuracy greater than 50 meters were not considered. We made a series of operations to standardize, correct and homogenize taxa names at the specific taxonomic level using the French taxonomic reference “TAXREF.V14” (Gargominy et al., 2021). We transformed data into occurrences and limited their sampling biases by geographical filtering using “spThin” package (Aiello-Lammens et al., 2015). In each study site, we identify the presence of one species at least five observations from “All databases” combined at local scale and defined as present species in France by TAXREF.V14 (Appendix A.1).

### 2.3.2. Quantitative description of databases for SDM

For the nine taxonomic groups, four metrics were selected to quantitatively describe the amount and thus the suitability of each database (i.e. SINP, GBIF, Vigie Nature and “All databases”) for the realization of SDM in presence-only (Figure 17, step 1.2): (i) the number of species observed in the study site; (ii) the proportion of species with < 15 observations which represents the minimal threshold for the utility of SDM with more accurate predictions than in a random model (Støa et al., 2019); (iii) the proportion of species with between 15 and 50 observations, i.e. the minimum number of presences recommended for SDM (Merow et al., 2014 in Guisan et al., 2017); (iv) the proportion of species with > 50 observations, i.e. highly suitable for modelling (Støa et al., 2019). These metrics were calculated at three different scales: (a) for each study site including a 10km buffer zone (local scale) that is the maximum extent for a SINP data request; (b) on a regional scale that is used for the structure of biodiversity data in France; (c) for continental France. SINP database is analysed individually only at the local scale due to the previously mentioned restriction of access, nevertheless it integrated the three scales of the “All databases”.

### 2.4. Systematic conservation planning process

For the three study sites, we identified priority conservation areas with a Systematic Conservation Planning (SCP) tool based on Species Distribution Models (SDM) (Figure 17, steps 2.1 and 2.2). Several variants of SDM were made using different database sources (i.e. GBIF, Vigie Nature and “National databases”) and two methods of generating pseudo-absences (named individual database or mixed databases). Among the nine taxonomic groups studied above, only Aves and Papilionidae taxa were analysed to compare the tests in the SCP process. The data available in France for these groups is sufficient in quantity to realize SDM with each database. The use of these two groups allows for a comparison between one group of highly mobile taxa with a large home range (Aves) and another group with a smaller home range and whose movement closely tracks local environmental variation (Papilionidae). These two taxonomic groups thus have different biological traits associated with their dispersal and function, hence we predict differences in terms of the spatial resolution of their distribution.

#### 2.4.1. Species distribution modelling (SDM)

We modelled favourable habitats for birds and butterflies in the three study sites using SDM (Figure 17, step 2.1). A resolution of 50m was used to meet the needs of the SEA of land-use planning. A buffer zone of 10km around each of the study sites (i.e. local scale) was used for the SDM prediction to limit any border edge effects and to increase the number of species that could be modelled and evaluated. Indeed, species with less than 15 data points for the calibration (threshold explain above, Støa et al., 2019) and/or less than 10 data for performance evaluation (threshold defined by expert opinion) were not modelling.

Biodiversity data used for the SDM came from the databases described above at the country scale, according to the results of section 2.3 (Table 6). These data were separated into two independent datasets that allow for robust validations with independent data (Matutini et al., 2021b). Country data without local data were used for model calibration and local data were used only for model performance evaluation. Therefore, the SINP database, which is only available at local scale, was not used for model calibration.

For model calibration, pseudo-absences were generated with two methods, separately for each taxonomic group. First, methods to generate pseudo-absences in the individual databases for all their data (i.e. GBIF, Vigie Nature and “National databases”). For databases with a protocol for sampling (i.e. Vigie Nature) to optimize species detection (day and year periods), the absence points were defined as all the points without the observed species. For databases without such sampling protocols for all their data (i.e. GBIF and “National databases”), pseudo-absence data were generated with the target-group (TG) approach, which infers the sampling bias from the aggregated occurrences of (TG) species, i.e. the respective taxonomic groups (Ponder et al., 2001; Anderson, 2003; Phillips et al., 2009). Second, a method to mix the presence data in the GBIF and “National databases” with the absence from Vigie Nature (named mixed databases) was applied (Hermoso et al., 2015a).

Three types of environmental variables were used for SDM: geographic, human occupancy and pollution and fragmentation (Appendix A.2).

SDM were calibrated by Random Forest down-sample (Valavi et al., 2021a) which according to Valavi et al. (2021b) is among the best performing models for presence-only data. Although the Random Forest is not very sensitive to the non-independence of the variables and over-parametrization (Matsuki et al., 2016; Srisa-An, 2021), in order to be parsimonious, the collinear variables were removed (Pearson >0.7, Appendix A.2, Brun et al., 2020). Thirty bootstraps were performed for each SDM (Guisan et al., 2017) using a calibration for 70% of the data at the country scale outside of local scale. The thirty Random Forest bootstraps were combined with mean to provide an ensemble prediction of habitat suitability for all species.

The performance evaluation of the models was done using the Boyce’s index (CBI), the most suitable metric for model in presence-only (Boyce et al., 2002; Leroy et al., 2018), with local data (i.e. “All databases” combining SINP, GBIF and Vigie Nature). Dubos et al. (2022) reveal the CBI turns out to be misleading in some cases, thus we used a threshold of 0.3 to define good or poor model quality.

#### 2.4.2. Systematic conservation planning (SCP) tool

Priority conservation areas in the three study sites were analysed from SDMs for each database source in using a SCP tool (Figure 17, step 3.1). To meet the needs of SEAs, the study site was restricted to administrative boundaries with a buffer zone of 1km to maintain coherence between administrative entities and a resolution of 50m. The aim of SEA biodiversity conservation strategies is to establish priorities for the whole study site as a whole and all the cells have the same cost value of 1. The objective was a maximum coverage objective that seeks to maximize the number of features, i.e. the SDMs (Church et al., 1996). The features were only the good quality models defined previously. The priority conservation areas decisions were between 0 and 1. To obtain a priority gradient, we cumulated Ferrier importance scores (Ferrier et al., 2000) from nine targets of the total amount of each feature (from 0.1 to 0.9 every 0.1). We used the package “prioritizr” (Hanson et al., 2021) with the open-source solver SYMPHONY (Kim et al., 2023).

#### 2.5. Comparative analysis of SDM and priority conservation areas

We analysed the influence of database sources on SDM predictions and priority conservation areas (Figure 17, step 2.2 and 3.2). SDM performance evaluations were analysed between database sources. The SDM prediction and priority conservation areas maps were compared with the Spearman’s rank coefficient (Phillips et al., 2009) and the Schoener’s D index as a measure of projection overlap (Schoener, 1968) which was calculated with the ENMTool R package (Warren et al., 2008; Warren and Dinnage, 2022).

#### 2.6. Species community analysis

We assessed the influence of the complete data driven workflow on the composition of species communities, i.e. differences between the original community (i.e. all species observed in study site) in the database and the final community used to identify priority conservation areas (Figure 17, step 4).

To do so, we developed a workflow resistance score for each of the methodological filters for all species. A score of 1 is allocated to species observed in the study area that did not cross any of the stepwise filters. A score of 2 is allocated to species with sufficient data to calibrate SDM, i.e. > 15 country observations, or to evaluate the performance of SDM, i.e. > 10 local observations. A score of 3 is allocated to species with sufficient data to calibrate and evaluate the performance of the SDM. A score of 4 is for species that were present in the final analysis as a priority species for conservation planning (i.e. with the two previous filters and a Boyce’s index > 0.3). In order to assess species composition bias ultimately considered in priority conservation areas, species communities were analysed through traits that can influence species detection (mass, displacement capacity, period activity) and ecological traits (habitats, specialisation) (Appendix A.3). Missing data were completed with a trait imputation procedure generated using the R package “missForest” (Stekhoven and Bühlmann, 2012) by considering evolutionary relationships in the imputation process (see Carmona et al., 2021) using the R script of Toussaint et al. (2021). Due to the nature of the response variable (i.e. ordinal scoring including four modalities), we used ordinal regression mixed models with cumulative

link using the `clmm` function of “ordinal” R package (Christensen, 2022). We adapted the link function to the data distribution, using a “cauchit” link for Aves and a “logit” link for Papilionidae. Species traits were used as fixed effects, while the random effects selected were the study sites for Aves and the combination for study sites and database sources for Papilionidae. Finally, we evaluated the quality of the full model by comparing to the null model with Akaike’s information criterion (AIC) (Mac Nally et al., 2018).

Thus, our models were structured in the following way:

For Aves:  $Resistance \sim \beta_0 + \beta_i \cdot 'trait'_i + (1|StudySites)$

For Papilionidae:  $Resistance \sim \beta_0 + \beta_i \cdot 'traits'_i + (1|StudySites/Databases)$

Where  $\beta$  is the parameter estimates,  $i$  correspond to the variables of ‘traits’ using in fix effect, 0 is the shift between ordinal class of resistance (i.e. 1|2, 2|3 and 3|4) and “1|” is the random effect.

### 3. Results

#### 3.1. Quantitative description of databases for SDM

The use of individual observation databases provided a limited number of observation data for distribution modelling of many species, regardless of the taxonomic group (Table 6, Appendix B.1). None of the GBIF and SINP individual databases have more than 50 observations for all nine taxonomic groups, and there are currently no programs for three of the nine taxonomic groups in the Vigie Nature databases. Local databases and, to a lesser extent, regional databases are not equivalent in terms of the amount of data available for different taxa for the three study sites. The difference is particularly pronounced for the SINP databases, with no data available for five taxonomic groups in the T3 study site, whereas in the T1 study site, six taxonomic groups have sufficient data to model over 50% of the species. At the regional scale, the number of observations per species is highly variable among study sites for the GBIF databases and is more similar for the Vigie Nature databases.

The use of combined databases (i.e. “All databases”) increased the total number of species that can be studied. At the local scale, the proportion of species in each suitability class showed only small changes, while at the country scale of France, it allowed a significant gain in species with suitable data (Table 6). Indeed, on a country scale, the GBIF and Vigie Nature databases are complementary with each other. For example, the GBIF has few Chiroptera data, which is complemented by Vigie Nature data, and vice versa for Amphibian data.

At the country scale, aggregation of the databases seem to provide the most suitable setup (databases and scale) for SDM analysis. Using these compiled, country databases provides a large amount of data for a large number of species present in the three study sites (Table 6 and Appendix B.1).

#### 3.2. SDM and priority conservation areas analysis

The evaluation of SDM revealed differences among the database sources; none of which produced more than 87% of satisfactory models for the two studied taxonomic groups and some had



less than 20% of satisfactory models (Table 7, Appendix B.2). Use of the GBIF data led to a higher proportion of well-evaluated SDM, ranging between 48 and 79% of satisfactory models for the species in the two taxonomic groups. GBIF data are also more suitable than Vigie Nature data, they produced between 11% and 37% more satisfactory models than the latter database (Table 7). Nevertheless, between 4% and 9% of species provide well-evaluated models from Vigie Nature and poorly evaluated by GBIF database. The combination of “National databases” (i.e. GBIF and Vigie Nature) decreased the performance of SDMs with GBIF data, but still yield better results than SDM based on the Vigie Nature database.

The substitution in individual databases of pseudo-absences for the absences from Vigie Nature (i.e. mixed databases) reduced the performance of models based on GBIF, but increased the performance of the combined “National databases” (Figure 18, Appendix B.2). Regardless of the database used, our analyses revealed significant differences between study sites (Table 7). No SDMs for butterflies in T2 could be evaluated due to insufficient local data. For the T3 study site, over 50% of the Papilionidae and Aves models perform poorly, whereas for the T1 study site poor models occur in less than 50% of the evaluations.

Although important differences in model performance between the database sources used for SDM showed a high degree of overlap, as indicated by Schoener’s D index with values above 0.8, the ranking of habitat suitability was highly variable. This was in particular the case for the GBIF and Vigie Nature databases that had median Spearman’s rank coefficient values between 0.2 and 0.5 and a very wide distribution (Appendix B.3). The substitution of pseudo-absence data in GBIF and “National databases” by absence data from Vigie Nature, showed a similar situation (Appendix B.4).

For priority conservation areas, whatever the individual databases used, the overlaps with Schoener’s D index were above 0.72 and similar in each study site. Nevertheless, Spearman’s rank coefficients showed a greater difference in prioritization ranks in particular between GBIF and Vigie Nature and for the T3 study site (Table 8). Between maps of priority conservation areas, we observed similarities in overlap, despite a significant difference in the hierarchy of areas to be prioritized (Figure 19, Appendix B.5). The list of species is presented in Appendix B.7, where it can be seen that there are no difficulties with respect to invasive species which are very few in the data sets.

### 3.3. Species community analysis

The distribution of workflow resistance scores showed that only 30% and 42% respectively of Aves and Papilionidae species were integrated in priority conservation areas maps. Among species not integrated, the workflow steps filtering the most species concern the amount of suitable data for model evaluation followed by the quality of the models (Figure 20). The analysis of the species community composition observed in each of the three study sites in comparison with the species community integrated in priority conservation area identification revealed significant differences for all three study sites. For Aves communities, the differences concern an under-representation of nocturnal species, large species with high dispersal capacity, and species of swamp habitats and deciduous forests in relation to the observed species community in the databases for the three study sites. Conversely, species that favour urban habitats, shrubland, grassland and coniferous forests are over-represented

in the species community of the final maps, as are species with specialized diets and foraging strata (Table 9). For Papilionidae communities, common species with long flight periods are over-represented in the final community used for analysis. Species related to anthropogenic and thermo/meso Mediterranean habitats, and species that use a wide range of hostplants are over-represented in relation to the original species community, while supra-Mediterranean species and those of montane environments are under-represented (Table 9).

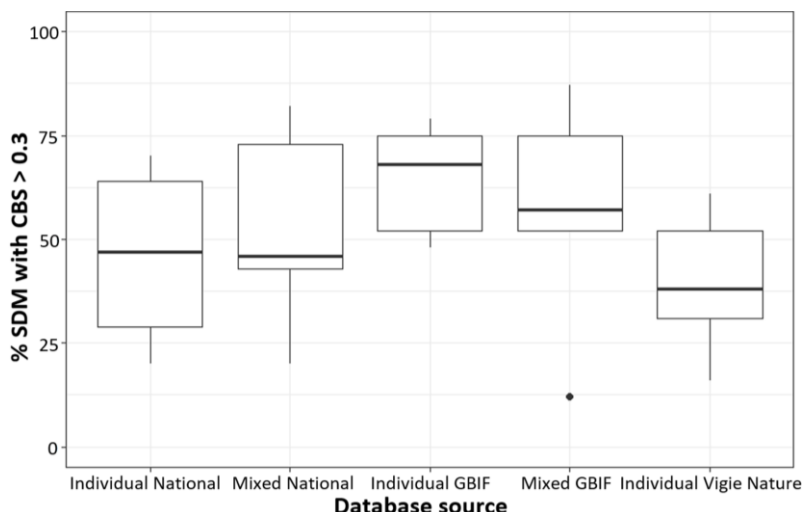


Figure 18. Proportion of SDM with Boyce’s index (CBI) greater than 0.3 by database source (“Individual” and “Mixed” with Vigie Nature absence), by combining study sites (T1, T2, T3) and taxonomic groups (Aves, Papilionidae). “National” combines GBIF and Vigie Nature databases.

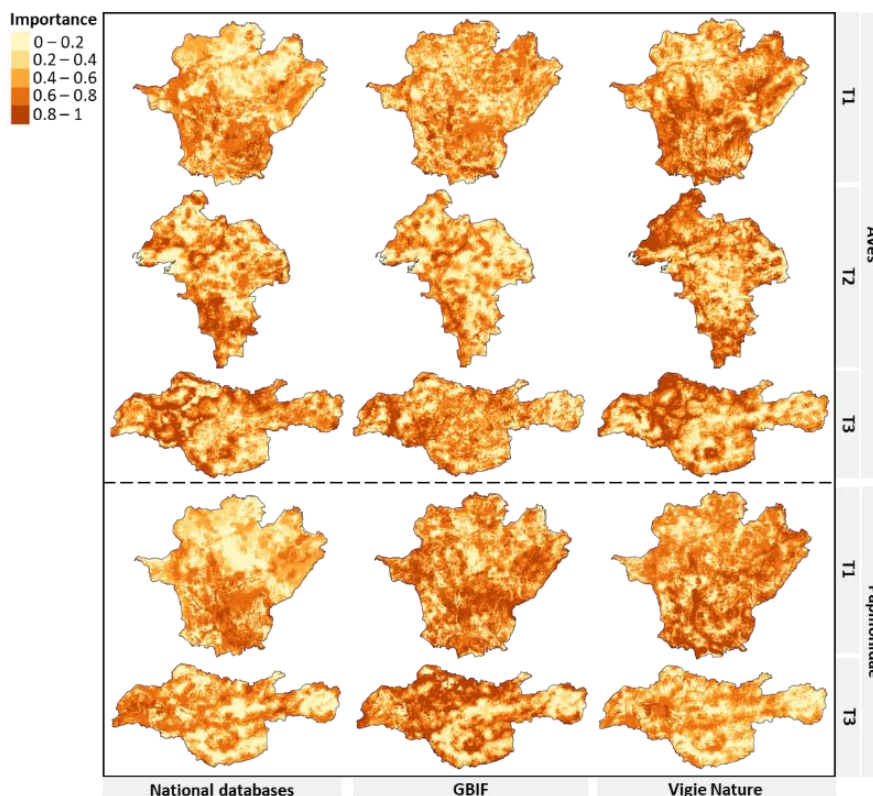


Figure 19. Maps of priority conservation areas for Aves and Papilionidae of tree study sites (T1, T2, T3) from different individual database source (All, GBIF, Vigie Nature).

Table 6. Quantitative description of the observation databases (Local SINP, GBIF, Vigie Nature) for nine taxonomic groups in the three study sites (“T1”: Lodévois-Larzac, “T2”: La Rochelle, “T3”: Brocéliande) for “local” (study site with buffer of 10km), “Regional” (administrative region) and “Country” (continental France). “nSp” is the number of species observed at least 3 times in a given study site within a 10 km buffer zone, “>15obs” is the percentage of species with more than 15 observation and “>50obs” the percentage with more than 50 observations (red < 25%, orange 25-75%, green >75%, grey - no data).

Taxa		GBIF Local			Regional			Country			SINP Local			Vigie Nature Local			Regional			Country			All databases combined Local			Regional			Country		
		T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3
Amp	nSp	11	1	11	13	2	11	14	2	11	13	2	0	No program									14	2	11	14	2	11	14	2	11
	>15obs	[Color-coded bar]																													
	>50obs	[Color-coded bar]																													
Ave	nSp	100	73	77	198	159	120	204	170	131	197	94	82	114	155	101	182	143	120	201	170	132	205	171	132	205	166	132	205	171	132
	>15obs	[Color-coded bar]																													
	>50obs	[Color-coded bar]																													
Chi	nSp	4	0	5	13	13	5	19	19	21	21	6	18	25	22	24	25	22	24	25	22	25	26	22	26	26	22	26	26	22	26
	>15obs	[Color-coded bar]																													
	>50obs	[Color-coded bar]																													
Flo	nSp	786	476	639	1428	1093	825	1573	1261	995	1703	1335	843	286	177	136	825	657	413	1336	1105	848	1844	1460	1093	1844	1158	1093	1844	1460	1093
	>15obs	[Color-coded bar]																													
	>50obs	[Color-coded bar]																													
Mam	nSp	10	1	14	23	6	21	23	6	28	23	7	30	No program									23	7	30	23	6	30	23	7	30
	>15obs	[Color-coded bar]																													
	>50obs	[Color-coded bar]																													
Odo	nSp	38	5	23	56	7	28	57	7	30	57	1	0	0	1	24	56	7	27	57	7	30	57	7	30	57	7	30	57	7	30
	>15obs	[Color-coded bar]																													
	>50obs	[Color-coded bar]																													
Ort	nSp	53	3	24	93	25	26	95	25	34	91	8	0	25	19	19	25	19	19	25	19	19	98	25	34	98	25	34	98	25	34
	>15obs	[Color-coded bar]																													
	>50obs	[Color-coded bar]																													
Pap	nSp	115	15	33	144	18	43	147	18	52	154	11	0	0	0	50	132	18	51	149	18	52	154	18	52	154	18	52	154	18	52
	>15obs	[Color-coded bar]																													
	>50obs	[Color-coded bar]																													
Rep	nSp	18	2	7	20	4	7	21	4	7	21	4	0	No program									22	4	7	22	4	7	22	4	7
	>15obs	[Color-coded bar]																													
	>50obs	[Color-coded bar]																													

Table 7. Proportion of well-evaluated SDM corresponding to Boyce’s index greater than 0.3. “National” combines GBIF and Vigie Nature databases.

Taxa	Study site	Number of species	Individual database			SDM with Vigie Nature absence	
			GBIF	Vigie Nature	“National”	GBIF	“National”
Aves	T1	114	79 %	61 %	70 %	87 %	82 %
	T2	87	68 %	31 %	47 %	57 %	46 %
	T3	56	48 %	38 %	29 %	52 %	43 %
Papilionidae	T1	127	75 %	52 %	64 %	75 %	73 %
	T3	25	52 %	16 %	20 %	12 %	20 %

Table 8. Overlap of priority conservation areas between database sources using two metrics: Schoener’s D index (D) and Spearman’s rank coefficient (S cor). VN is Vigie Nature database and “National” combines GBIF and Vigie Nature databases.

Taxa	Study sites	Individual database						Pseudo-absence of individual database - absence from VN			
		“National” – GBIF		“National” – VN		GBIF - VN		GBIF		“National”	
		D	S cor	D	S cor	D	S cor	D	S cor	D	S cor
Aves	T1	0.82	0.56	0.81	0.53	0.78	0.36	0.75	0.88	0.79	0.38
	T2	0.82	0.74	0.76	0.49	0.72	0.42	0.76	0.64	0.79	0.64
	T3	0.77	0.34	0.81	0.51	0.78	0.29	0.73	0.19	0.79	0.39
Papilionidae	T1	0.85	0.64	0.84	0.65	0.83	0.59	0.72	0.66	0.82	0.66
	T3	0.80	0.49	0.77	0.31	0.78	0.22	0.76	0.17	0.72	0.06

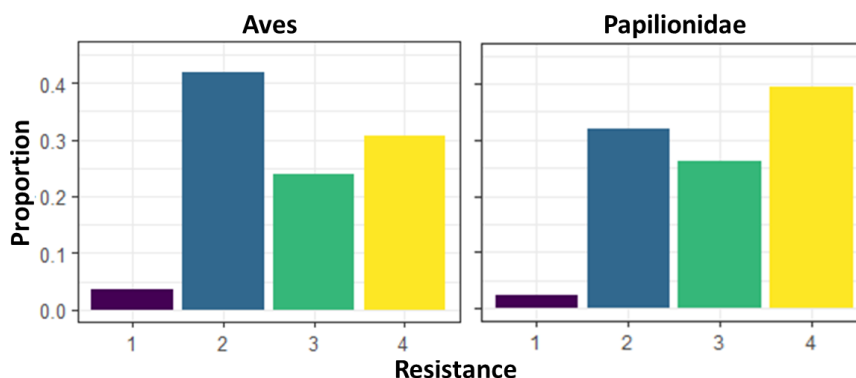


Figure 20. Workflow resistance scores for Papilionidae and Aves. 1 - species observed in the study area that did not cross any of the stepwise filters. 2 - species with sufficient data to calibrate SDM, i.e. > 15 country observations, or evaluate the performance of SDM, i.e. > 10 local observations. 3 - species with sufficient data to calibrate and evaluate the performance of the SDM. 4 - species present in the final analysis, i.e. Boyce’s index > 0.3.

Table 9. Parameter estimates ( $\beta$ ), standard error (se) and P-values for the full model of Aves and Papilionidae species resistance to the workflow. App. B.6, the evaluation of the quality of the model.

	Aves				Papilionidae			
	Variables	$\beta$	se	P-value	Variables	$\beta$	se	P-value
Full model	$\beta_0 1 2$	-7.84	1.12	/	$\beta_0 1 2$	-2.54	1.28	/
	$\beta_0 2 3$	0.14	0.33	/	$\beta_0 2 3$	1.39	1.26	/
	$\beta_0 3 4$	1.4	0.34	/	$\beta_0 3 4$	2.97	1.27	/
	Mass	-0.21	0.13	.	WingspanM	0.01	0.09	
	Avian hand-wing index	-0.31	0.07	***	FMoMean	0.38	0.11	***
	Nocturn	-2.28	0.59	***	Hostplant N	0.23	0.11	*
	Deciduous	-0.27	0.15	.	Hostplant Spe	0.16	0.11	
	Coniferous	0.38	0.15	*	HPG Bi	0.28	0.50	
	Woodland	0.17	0.14		HPG Th	-0.21	0.22	
	Shrub	0.55	0.13	***	HPG Sb	-0.32	0.23	
	Grassland	0.47	0.13	**	HPG Tr	0.22	0.45	
	Mountain meadows	0.23	0.24		HPG Li	0.02	0.36	
	Reed	0.08	0.33		SSI	0	0	
	Swamps	-0.84	0.28	**	AltVeg ‘A’	0.06	1.12	
	Rocks	-0.14	0.21		AltVeg ‘Mo’	-0.93	0.31	**
	Urban	0.83	0.14	***	AltVeg ‘SupMed’	-0.79	0.46	.
	Spe. Diet	0.92	0.35	**	AltVeg ‘ThMeMed’	1.37	0.37	***
	Spe. Foraging behav.	-0.08	0.4		Rarity ‘2’	0.86	0.29	**
	Spe. Diet strat	1.49	0.4	***	Rarity ‘3’	1.42	0.34	***
	Spe. Habitat	-0.14	0.38					
Spe. Nest	-0.28	0.72						
Spe. Mean	-2.26	1.63						

P-value: \*\*\* P < 0.001, \*\* P < 0.01, \* P < 0.05, . P < 0.1, / P-value not applicable

Trait description: Spe. is the specialization, FMoMean is duration of yearly flight period, Hostplant N is hostplant specificity, HostplantSpe is hostplant specificity index, HPG is hostplant growth form (Bi: short herb, Th: tall herb, Sb: shrub, Tr: tree, Li: Liana), SSI is Species Specialization Index, AltVeg is altitudinal vegetation (A=Anthropogenic, Co: Foothill, TheMeMed: Thermo/Meso-Mediterranean, Med: Mediterranean, SupMed: Supra-Mediterranean, Mo: Montane, Asa: Alpine and Subalpine). For more details on traits see Appendix A.3.

#### 4. Discussion

The absence of recommendations for the use of available databases that differ in terms of their quality and pertinence by public authorities or other institutions remains a serious problem for local conservation planning (Clare et al. 2019). The goal of this study was to test the suitability of different database sources that can be used by public stakeholders to map priorities for biodiversity stakes in SEAs and SCP. We found that the compilation of databases at the country scale is the most suitable procedure to apply SDM to a large number of species. For Aves and Papilionidae, the GBIF database provided the highest proportion of well-assessed SDM. We detected a significant overlap in species distributions in different database sources despite significant variability in the order of habitat suitability and similar spatial predictions for priority conservation areas. We showed that the composition of the species community used for priority conservation areas in all three study sites were clearly not representative of the observed species communities in the original database (in terms of species and ecological traits). Finally, despite important differences among the study sites in terms of the proportion of artificial land cover and protected areas we found no particular differences between the three study sites. Clearly, the data sources are the most important factor influencing the results.

Open-access biodiversity data provide a valuable source of information for decision makers, environmental consultants and conservation managers (i.e. SEA stakeholders); they contain vital information on species locations compared to expert knowledge and unshared datasets that are inaccessible to most users (Sousa-Baena et al., 2014; Meyer et al., 2015). Through their use and careful application of SDM, they contribute to the estimation of relative habitat suitability in a given study site (Baker et al., 2021). Our study showed however that SDM for a large majority of species observed locally requires their compilation on a country scale. Local and regional data are not suitable for model calibration but remain important for assessing the suitability of models in a local context. Indeed, this performance evaluation step is one of the most restrictive filters in the workflow we proposed, as evidenced by SDM's for butterflies in the T2 study site, where no species could be evaluated. The spatial extent of data collection can influence distribution modelling (Meyer, 2007), and our study emphasises this importance for SDM and the use of data available on country scale in France.

Different types of databases are constructed in different way – with opportunistic data collection or, in some cases, as part of a scientific monitoring scheme – allowing the use of as complementary data sources (Beck et al., 2013; Shirey et al., 2021). The three individual databases examined in this study are indeed complementary in that when they are combined they provide a suitable source for modelling the distribution of many species. Nevertheless, some groups commonly have a low amount of data in such bases, e.g. Insecta (Troudet et al., 2017). The study of data with a fine spatial grain, as required for SEA and SCP (Guisan et al., 2013), reveals information gaps for more taxonomic groups at the global scale, e.g. Amphibians and Mammals (Witté and Touroult, 2017). The construction of an overall database at country scale is therefore the most appropriate way to have suitable data for SDM of different taxonomic groups. Furthermore, there is a dilemma between protocolized and opportunistic data. Although protocolized data are recommended for SDM (Guisan et al., 2017; Guillera-Aroita et al., 2015), very often the amount of such data is low, which can be detrimental at the local scale, particularly for model evaluation with data having the same sampling bias. For

opportunistic data, their large number is of course a positive point, however the estimating their sampling bias can be a real challenge (Botella et al., 2018; Fithian et al., 2015; Matutini et al., 2021b) to ensure the reliability of the results.

SDM of Aves and Papilionidae species clearly revealed differences between the databases used for modelling, with differential impacts on the identification of conservation priorities. Indeed, the high overlap in species distribution between data sources, as indicated by Schoener's D index, indicates that, regardless of data source, species are predicted in similar environments (Warren et al., 2008). However, Spearman's ranking of habitat suitability between data sources was highly variable, indicative that species' responses to environments are highly variable, as are the location of favourable habitats (Warren et al., 2008). Although the use of presence-absence data is advocated for SDM (Guillera-Arroita et al., 2015; Valavi et al., 2021b; Dubos et al., 2022), we showed that opportunist data from GBIF provided a greater number of well-assessed models at the local scale. Models using opportunist data with a target-group approach to generate pseudo-absences provides a sufficient quality of information on species distribution (Phillips et al., 2009; Barber et al., 2022) and can be correctly used in SCP (Sofaer et al., 2019; Baker et al., 2021). The lack of data at the local scale, whatever the database, does not allow us to explain a better fit of models using GBIF data. Evaluating the models with a large proportion of opportunist data could however bias the evaluation, but only independent data were used, which provides robust validation of SDM (Matutini et al., 2021b). Moreover, in contrast to Hermoso et al. (2015a), we found that mixing presence-only data with absence data increased the number of misjudged models. In addition to the use of the ROC curve (AUC) as a presence-only model evaluation metric by Hermoso et al. (2015a), the different results can be explained by different sampling biases between the two data types (Baker et al., 2022; Barber et al., 2022). Finally, the GBIF data seem to be more adapted to model the distribution of a large number of species.

The notion of "garbage in – garbage out" emphasises the critical importance of the quality of data (Sanders and Saxe, 2017), nevertheless, the examination of data suitability for conservation planning remains rare. In addition to the above issues our study revealed the importance of attention that should be paid to the representativeness of the species communities used in the models compared with the actual species communities observed in the study sites. This is particularly important in the light of the finding that there are marked differences between conservation priorities when different database sources are employed. Indeed, the number and composition of species in the community used can influence conservation priorities. Elsewhere it has been shown the difference will decline as the number of species increases (Kujala et al., 2018c). The methodology tested in our study is based on a data-driven approach that attempts to use all available biodiversity data. This approach is data intensive, but is necessary to ensure the best representation of the observed local biodiversity. We revealed that such an approach can nevertheless induce a significant bias in the species community that is ultimately studied. Indeed, the prevalence of data affects the composition of the modelled species as well as the accuracy of the models and the evaluation of the species response (Fukuda and De Baets, 2016). Particular attention should thus be paid to the representativeness of the species communities used in the models in relation to the actual species communities observed in the study site.

Our study presents a workflow (Figure 17) for identifying biodiversity stakes using a data-driven approach from open-access database sources. SEA stakeholders can use this workflow as a step towards the rationalization of data in order to reduce the biases mentioned above. The confrontation of the limits of such a workflow with the needs of SEA stakeholders could illustrate how to precisely target new sources of database that should be collected according to the suitability of current databases for priority groups. This workflow could be compared with the data context of another country to compare our findings. Hermoso et al. (2015b) revealed that evaluation models using a new collection of field data does not necessarily reduce the problems of model uncertainty. However, other databases can be examined by SEA stakeholders as well as other monitoring schemes (e.g. “PopAmphibien” for Reptilian and Amphibian populations in France <http://lashf.org/popamphibien-2/>) or negotiate the use of databases that are not yet shared. To overcome this data sharing problem, the structuring of networks of different contributors of data and users of the databases and ambitious regional policies is necessary. As evidenced by our three study sites, the quantity of local data available is correlated with the number of years the SINP has been implemented. An important issue is thus the integration of SEA stakeholders in the workflow we propose, and their appropriation of the procedure. This could be done by a form of participatory modelling (Lagabrielle et al., 2010; Lees et al., 2021), where stakeholders are consulted for issues and choices such as the species to be examined. In such participatory modelling it is important to avoid arbitrary choices that are neither reproducible nor representative of local diversity, but rather the result of administrative or political interest. Finally, it is currently recommended to use these tools to elaborate a more holistic approach to SCP (Cadotte and Tucker, 2018).

## 5. Perspectives: operational implementation by SEA stakeholders

Spatially exhaustive and ecologically representative priority conservation areas are crucial for the elaboration of SEAs that aim to limit artificialization impacts as early as possible in the planning process. Empirical observations are major sources of information on biodiversity that are still rarely used by SEAs. The collection of open-access databases for SEA territories provides important but incomplete knowledge on species occurrence. Furthermore, their use is particularly interesting to help strategically direct inventory campaigns (especially for under sampled taxa and areas) that go beyond the emphasis on rare, threatened and emblematic species. These additional data would clearly improve the assessment of the SDMs suitability in administrative entities as our study sites. What is also interesting here for SEA stakeholders is that the process of filtering species and attributing them a score allows for the identification of different groups of species in terms of their needs for additional data in order to undertake SDM.

The influence of database sources on the identification of priority conservation areas reveals the importance of examining their suitability. In our study this is true for three highly contrasting study areas that differ markedly in terms of the cover of protected areas and artificialisation. The problem of data sources is thus typical of many areas. Thus, it is necessary to be prudent in the interpretation of biodiversity maps. The integration of local experts may help limit any misjudgements in the workflow procedure. Indeed, the integration of “expert” knowledge and local studies is valuable information, which is important to share, and which it is important to consider in order to complete our proposal.

In future studies, species conservation issues for spatial prioritization could be considered by focusing on (for example) the issues associated with threatened and/or invasive species. The multiple dimensions of biodiversity could be analyzed within a context of limited data access and the complementarity of different facets (functional and phylogenetic) in addition to a classical species-based approach (Brumm et al., 2021; Cadotte and Tucker, 2018).

A data-driven approach that considers as many species as possible requires a large amount of data, biases the species communities considered and does not highlight species of particular interest as their threats and regulatory protections. It is therefore necessary to rationalize this approach, by integrating the needs and issues of local SEA stakeholders.

### **Acknowledgements**

This work would not have been possible without the help of many voluntary field workers who continually provide open-access data. We are grateful to Benoit Fontaine for his work as administrator and for providing access to the Vigie Nature data, to Annegret Nicolai for collection of all open-access data on “Communauté de commune de Brocéliande (i.e. the study site “T3”), to Paul Fromage for providing access for Fauna data, to Mathieu Largarde for OEB data access, to Solène Robert for the exchanges about SINP database and Joel Kamdoum Ngueuko for access to SINP Occitanie data. We also thank Josselin Giffard and Samuel Alleaume for access to DHI NDVI, to Karine Princé for discussion on agricultural intensification variables and to Jean-Pierre Moussus for access to Papilionidae trait databases and Jeremy Froidevaux for the preview access to the EuroBaTrait <https://doi.org/10.1038/s41597-023-02157-4>. We thank Nicolas Dubos and Boris Leroy for discussion on the use of SDM and Eric Durand for more general discussion of this study. Finally, we also acknowledge the reviewers which improved this version.

Preprint version 3 of this article has been peer-reviewed and recommended by Peer Community In Ecology (<https://doi.org/10.24072/pci.ecology.100539>; Schtickzelle, 2023).

### **Data, scripts, code, and supplementary information availability**

Observation data from SINP and Vigie nature databases are not available for confidentiality reasons, but their link and the request process are detailed in Appendix A.1. The data of GBIF are available online: <https://doi.org/10.15468/dl.rv6uw7>. The supplementary information, data, R scripts, outputs of steps 1.2 to 4 of figure 2 are available online: <https://doi.org/10.5281/zenodo.8413585> (Ferraille et al., 2023).

### **Conflict of interest disclosure**

The authors declare that they comply with the PCI rule of having no financial conflicts of interest in relation to the content of the article.

### **Funding**

This study was funded by “Naturalia Environnement” and “Association Nationale de la Recherche et de la Technologie” (grant number: 2020/0584).





## Chapitre 4 – Etablir des priorités à multiples facettes pour la conservation de la biodiversité

---

L'EES est un cadre réglementaire fondamental pour minimiser l'impact environnemental de l'aménagement du territoire. Cependant, la mise en œuvre de l'EES repose souvent sur des diagnostics de biodiversité incomplets et non exhaustifs et se concentre presque essentiellement sur les espaces réglementés (aires protégées) et d'inventaire (ZNIEFF). La biodiversité étant reconnue comme multi-facette, il existe un besoin urgent de fournir aux parties prenantes de l'EES des outils pour évaluer les priorités spatiales pour la conservation de la biodiversité à multiples facettes.

Dans ce chapitre, nous explorons la complémentarité et la faisabilité de l'adoption d'une approche multi-facette pour définir les priorités spatiales en matière de biodiversité afin d'informer les acteurs de l'EES. L'étude a été réalisée avec des données relatives à trois groupes taxonomiques dans trois entités administratives locales situées dans des contextes sociaux et écologiques très différents. Nous proposons un flux de travail pour aider les parties prenantes de l'EES à définir des priorités de conservation à multiples facettes à partir de bases de données en libre accès.

Ces travaux ont été soumis dans la revue *Conservation Science and Practice*, le 8 novembre 2023 :

- Ferraille T., Kerbiriou C., Bigard B., Claireau F. Durand E., Thompson J.D. A data-driven approach to multi-facet prioritization of biodiversity in regional conservation planning. en soumission, *Conservation Science and Practice*

## A data-driven approach to multi-facet prioritization of biodiversity in regional conservation planning

---

### Abstract

Strategic Environmental Assessment (SEA) of land-use planning is a major tool to minimise the environmental impact of urbanization. SEA implementation is however often based on incomplete biodiversity diagnostics and almost essentially focused on lists of priority species with high conservation value. However, recent studies illustrate how to integrate the multidimensionality of biodiversity, such as ecosystem function and species' evolutionary potential, into such assessments. The objective of this study is to assess the complementarity and feasibility of adopting a multi-facet approach to define spatial biodiversity priorities and inform regional SEA stakeholders. To do so, we used a spatial prioritization tool based on Species Distribution Models (SDM) to assess four facets of biodiversity ("priority species list", "threatened species", "functional distinctiveness" and "phylogenetic distinctiveness") for three taxonomic groups (Aves, Flora and Papilionidae) in three regional administrative entities in France. The results confirm the pertinence of different facets of biodiversity to identify new and complementary priority areas for conservation. However, the limited amount of data adequate for SDM may bias the choice of conservation priorities. Finally, there is a clear need to promote a holistic approach to biodiversity conservation if we are to reduce the impacts of development projects on a land-use planning scale.

**Keywords:** *Functional distinctiveness, Spatial prioritization, Species Distribution Models (SDM), Systematic Environmental Assessment (SEA), phylogenetic distinctiveness, Zonation*

## 1. Introduction

Land-use change and habitat artificialization are among the major causes of the loss of biodiversity (IPBES, 2019; Maxwell et al., 2016). The reduction and fragmentation of natural habitats leads to population declines and species extinction (Horváth et al., 2019; Krauss et al., 2010; Lino et al., 2019). Although this loss of biodiversity varies among ecosystems and the approach used to measure biodiversity (Gruner et al., 2017), it clearly leads to biotic homogenization with the loss of genetic, taxonomic and functional diversity (Olden and Rooney, 2006; Zambrano et al., 2019).

To reduce the erosion of terrestrial biodiversity, protected areas continue to represent an essential element of conservation strategies (Montesino Pouzols et al., 2014); the European Union's Biodiversity Strategy (European Commission, 2020) proposes that they should represent 30% of terrestrial areas in 2030. Despite this ambition, human activities impact biodiversity and ecosystem functioning across many unprotected areas, hence it is also necessary to implement conservation planning for large areas of ordinary biodiversity in productive and habited landscapes (Allan et al., 2022; Di Minin et al., 2016).

In this context, a major tool available for conservation is the mitigation hierarchy used in environmental assessments studies to preconize where and how to “avoid” impacts, “reduce or minimize” impacts not avoided and “offset” residual impacts (Bull et al., 2016; Maron et al., 2016). However, the avoidance step, i.e. the first and most efficient step of the hierarchy is rarely implemented (Bigard et al., 2017a; Phalan et al., 2018). To anticipate avoidance recommendations, Strategic Environmental Assessment (SEA) provides a diagnostic for land-use planning that allows for the integration of measures early in the land-use planning process, i.e., in policies, plans and programs (Bigard et al., 2020; Fundingsland Tetlow and Hanusch, 2012; Noble and Nwanekezie, 2017). In this way, SEA complements protected areas in terms of the range of activities that are regulated (Tulloch et al., 2019). However, the implementation of SEA is often based on biodiversity diagnostics that are not always complete and exhaustive and rarely based on empirical observations from field surveys (Phalan et al., 2018). Currently, more complete assessments of biodiversity are necessary for SEA to integrate land-use planning in a way that has a more positive effect on biodiversity conservation (Colsaet et al., 2018).

In addition, biodiversity diagnostics and conservation planning have commonly relied on an approach that focuses on species include in regulatory lists and recognized of high conservation value, such as those that are rare, endemic, threatened or umbrella species (Arponen, 2012; Margules and Pressey, 2000; Myers et al., 2000; Roberge and Angelstam, 2004). Basically, such species-based analyses are the simplest and most widely used method to identify biodiversity stakes (Cadotte and Tucker, 2018), despite a large number of metrics and indices that are now available to do so (Iknayan et al., 2014). However, it has become increasingly recognised that biodiversity is multidimensional, can be broken down and analysed as different facets (Brumm et al., 2021; Honeck et al., 2020; Noss, 1990; Purvis and Hector, 2000) with species considered as non-equivalent ecological units (Cadotte and Jonathan Davies, 2010; Mouchet et al., 2010). What is more, the focus on individual species using taxonomic metrics such as specific richness or threatened species, may neglect areas of high-value for other facets of biodiversity (Díaz-García et al., 2017; Guilhaumon et al., 2015; Toussaint et al., 2021).

There has thus been much interest in the need to apply a multi-facet approach to biodiversity. For example, this has involved the integration into biodiversity diagnostics, functional facets with a trait-based approach that identifies the spatial variation and diversity of ecosystem functions (McGill et al., 2006; Mori et al., 2013; Violle et al., 2007). Species' traits determine the response of organisms to the environment and thus contribute to ecosystems functions (Bauer et al., 2021; Tsianou and Kallimanis, 2020) although the relationship between ecosystem function and traits is not always obvious (Cadotte and Tucker, 2018). For example, distinctive functional traits characterize the traits of a species that differ from those of other species in the community (Kondratyeva et al., 2019; Violle et al., 2017). In a similar way, the adoption of a biodiversity facet based on phylogenetic distinctiveness of a species may contribute to increased conservation value due to differences in evolutionary history and potential (Bennett et al., 2014; Cadotte et al., 2013; Mazel et al., 2018).

Recently these functional-trait and phylogenetic facets have been integrated into a multi-facet approach to assess conservation priorities (Arnan et al., 2017; Brumm et al., 2021; Devictor et al., 2010; Kondratyeva et al., 2019). This has revealed a lack of spatial congruence for conservation priorities based on different facets of biodiversity (Devictor et al., 2010; Meynard et al., 2011). This spatial mismatch represents a real challenge for conservation planning and illustrates the critical need for a more holistic approach to prioritize conservation areas using multiple facets of biodiversity (Bennett et al., 2014; Brumm et al., 2021; Cadotte and Tucker, 2018; Guilhaumon et al., 2015) and diverse taxonomic groups (Critchlow et al., 2022; Kremen et al., 2008; Sahraoui et al., 2017).

Systematic Conservation Planning (SCP) tools are particularly pertinent to maximize the irreplaceability and representativeness of conservation features to identify priority biodiversity stakes (Ball et al., 2009; Margules and Pressey, 2000; Moilanen, 2005). These tools allow for a hierarchical prioritization of the landscape using optimization models (Ball et al., 2009; Moilanen et al., 2022b). They could also be adapted to assess multiple facets of biodiversity (Cadotte and Tucker, 2018) and thus complement classical methods (Chan et al., 2006; Honeck et al., 2020).

In the present study, we assess the complementarity and feasibility of adopting a multi-facet approach to define spatial biodiversity priorities to inform regional SEA, through a methodological framework described in Figure 21. To do so, we consider four facets of biodiversity ("priority species list", "threatened species", "functional distinctiveness" and "phylogenetic distinctiveness") in a study of three taxonomic groups (Flora, Papilionidae, Aves). These taxonomic groups are commonly used in naturalist inventories in environmental impact assessment studies and have contrasting ecological function. To provide analyses that can be used by SEA stakeholders (i.e. decision makers, environmental consultants and conservation managers), we selected three contrasting administrative territories that differ in terms of their ecological and social contexts.

This study has four main objectives. First, we assess the feasibility and biases of a multi-facet approach based on a study of the accessibility and pertinence of available regional data for three taxonomic groups and four facets of biodiversity. Second, we identify priority conservation areas for each of the four facets of biodiversity. Third, we analyse the overlap of the four priority conservation maps produced for each taxonomic group in order to identify their spatial congruence. Finally, we assess the spatial overlap among the three taxonomic groups for each biodiversity facet. Based on

accessible data in different ecological and social contexts, this study provides one of the first assessments of the advantages and limits of a multi-facet approach to spatial biodiversity diagnostics for land-use planning on a regional scale.

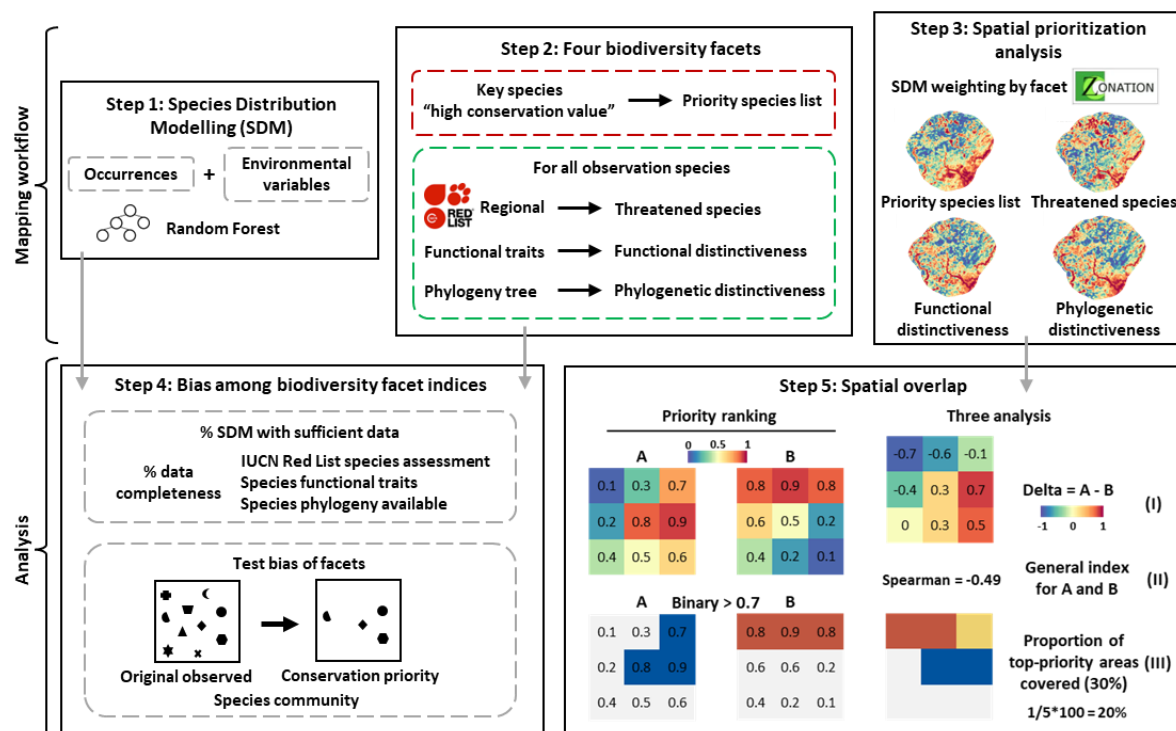


Figure 21. Methodological framework to identify priority areas with a multi-facet approach based only on open-access data. The grey arrows represent the direction of data passages in the analysis in different steps described in the methods section.

## 2. Methods

### 2.1. Study sites and taxonomic groups

We selected three French regional administrative entities in charge of land-use planning: Lodévois-Larzac (T1), Brocéliande (T2) and La Rochelle (T3) as study sites (Figure 22, Table 10). Their contrasting social, ecological and geographical contexts allow us to assess patterns of variation of data suitability in different ecosystems and bioclimates and in sites that vary in terms of urbanization pressures. The latter vary from 3% to 28% of artificial land-use for sites T1 and T2 respectively and the presence of protected areas in their territories varies from 2% in T3 to 70% of site T1.

We focused on three taxonomic groups: nesting Aves (hereafter name Aves), Papilionidae and Flora. The use of the two faunal groups allows for comparison a group of highly mobile taxa with a large home range (Aves) with another group with smaller home ranges and whose movement closely tracks local environmental variation (Papilionidae). The study of Flora adds a species rich group that plays a major role in structuring ecosystems. Moreover, the threatened species number for these three groups is contrasting, with 32% of Aves, 6% of Papilionidae and 8% of Flora threatened in France (IUCN, 2022). Finally, these three groups are commonly used for naturalist inventories for environmental assessment studies (Bigard et al., 2017a; Guillet et al., 2019; Iorio et al., 2022).

Table 10. Description of the three study sites in France.

Study site	Lodévois-Larzac (T1)	La Rochelle (T2)	Brocéliande (T3)	
Country / Region	France / Occitanie	France / Nouvelle-Aquitaine	France / Bretagne	
Main city coordinates	43°43'57"N 3°19'02"E	46°09'35"N 1°09'05"W	48°00'08"N 2°05'48"W	
Area	554 km <sup>2</sup>	327 km <sup>2</sup>	298 km <sup>2</sup>	
Climate	Mediterranean	Oceanic	Oceanic	
Major habitats / land-use	Mediterranean forest and scrubland	Intensive agricultural field, swamps, few forests	Pastures, temperate forest	
% Land-use <sup>(1)</sup>	Artificial	28%	7%	
	Farmland	3%	29%	
	Semi-natural	94%	17%	
Landscape and dynamics	Rural, woodland expansion	Coastal, intensive agriculture, urban expansion	Rural, agricultural intensification	
Urbanization context	Close to a major city (Montpellier), linked by a highway	Economic and tourist dynamism, major city presence	Close to a major city (Rennes), linked by a highway	
% Protected area <sup>(2)</sup>	Regulatory	0%	0%	
	Land control	1618 ha – 0.6%	148 ha – 0.45%	80 ha – 0.25%
	Contractual	38096 ha – 68.8%	3534 ha – 10.7%	586 ha – 2%
Total	38602 ha – 69.7%	3546 ha – 10.8%	592 ha – 2%	

(1) source: OSO Land Cover (Inglada et al., 2019). Artificial is impermeable surfaces; crop field is annual crop and orchards and vineyards; semi-natural is hardwood and soft wood and grasslands and water.

(2) source: <https://inpn.mnhn.fr/>

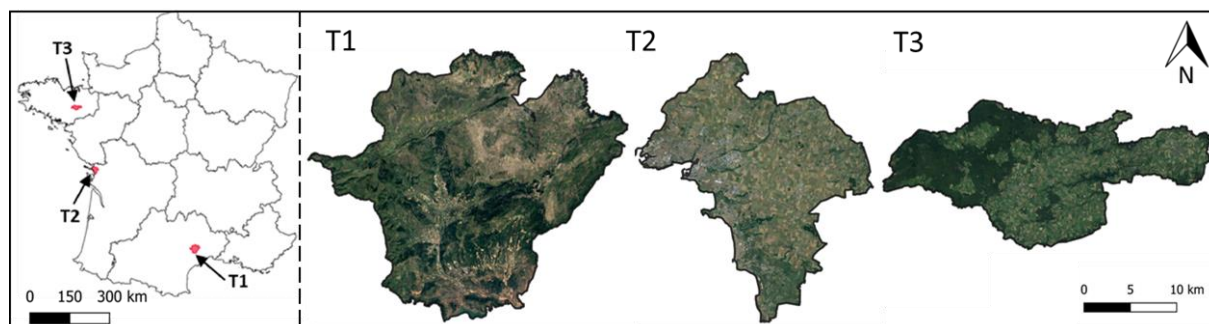


Figure 22. Localization of the three study sites in France: T1 is Lodévois-Larzac, T2 is La Rochelle, T3 is Brocéliande. Source: IGN, Google, 2023.

## 2.2. Conservation features data

For systematic conservation planning analysis, we mobilized open-access data in order to perform Species Distribution Models (SDM) that serve as spatial features. We then calculated four biodiversity facet indices to weight species in priority conservation area maps to inform Strategic Environmental Assessment (SEA).

### 2.2.1. Open-dataset mobilization

Our objective was to provide a methodology that is accessible and reproducible. To do so, we used two observation datasets for the three taxonomic groups that are fully accessible and can be widely used for the assessment and hierarchy of conservation priorities by SEA stakeholders (Ferraille et al., 2023). The first database concerns the French Natural and Landscape Information System (SINP) that is composed of opportunist data and is structured at the regional scale in France (Text S 1). The second database is the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) an international platform for the provision of biodiversity data that is based on information collected from various databases (Telenius,

2011) (Text S 1). These databases were collected for the GBIF in national scale (i.e. continental France) and for the SINP in regional scale (i.e. 10km buffer zone around the study sites) due to the access restrictions explained above. The databases were collected over a period of 11 years (i.e. from 01/01/2010 to 31/12/2020) and data with spatial inaccuracy greater than 50 meters were not considered. We made a series of operations to standardize, correct and homogenize species names, transform data into occurrences, limit their spatial biases and identify the presence of species into each study site (Text S 1).

### 2.2.2. Species Distribution Modelling (SDM)

We modelled favourable habitats of all species using Species Distribution Models (SDM) (Figure 21, step1). A resolution of 50m was used to meet the needs of a regional SEA. A buffer zone of 10km around each of the study sites was used for the SDM prediction to limit any border edge effects and to increase the number of species that could be modelled and evaluated. Species with less than 15 data points for calibration (threshold explain above, Støa et al., 2019) and/or less than 10 data for performance evaluation (threshold defined by expert opinion) were not modelled.

Biodiversity data used for the SDM were separated into two independent datasets that allow for robust validation with independent data (Matutini et al., 2021b). National data without regional data were used for model calibration and regional data were used only for model performance evaluation (Ferraille et al., 2023). Therefore, the SINP database, which is only available at regional scale, was not used for model calibration.

For model calibration, pseudo-absences were generated with the target-group (TG) approach that infers sampling bias from aggregated occurrences of (TG) species, i.e. the respective taxonomic groups (Ponder et al., 2001; Anderson, 2003; Phillips et al., 2009). For a given species, observation data from target group species can be used as background points to approximate the unknown sampling bias of the species A (Phillips et al., 2009).

Three types of environmental variables were used for SDM: biogeographic, human occupancy and pollution and fragmentation (Text S 1).

SDM were calibrated by Random Forest down-sample (Valavi et al., 2021a) which according to Valavi et al. (2021b) is among the best performing models for presence-only data. Although the Random Forest is not very sensitive to the non-independence of the variables and over-parametrization (Matsuki et al., 2016; Srisa-An, 2021), in order to be parsimonious, the collinear variables were removed (Pearson >0.7, Table S.1, Brun et al., 2020). Thirty bootstraps were performed for each SDM (Guisan et al., 2017) using a calibration for 70% of the data at the national scale outside of regional scale. For each species, the thirty Random Forest bootstraps were combined with mean to provide an ensemble prediction of habitat suitability.

The performance evaluation of the models was done using the Boyce's index (CBI), among the most suitable metric for model in presence-only (Boyce et al., 2002; Leroy et al., 2018), with regional data. Dubos et al. (2022) reveal the CBI turns out to be misleading in some cases, thus we used a conservative threshold of 0.3 to define good or poor model quality.



### 2.2.3. Biodiversity facet indices

For each taxonomic group, four biodiversity facet indices were explored (describe hereafter): a “priority species list” facet (actual SEA practice), a “threatened species” facet, a “functional distinctiveness” facet and a “phylogenetic distinctiveness” facet. In each facet, the species represent the basic unit and are assigned values in a weighting procedure (Figure 21, step2).

The “priority species list” facet is currently used by SEA stakeholders to prioritize biodiversity issues in land-use planning. This facet is based on the French national biodiversity inventory of “natural zones of ecological, faunistic or floristic value” (*Zone Naturelle d'Intérêt Écologique, Faunistique et Floristique* - ZNIEFF). This list identifies key species of high conservation value (criteria used: regional responsibility and endemism, rarity and originality, sensibility) and whose presence is used to define ZNIEFF areas (Lepareur et al., 2022). For each of the three study sites studied, we used only the regional list of key species and do not consider non-key species (Text S 2).

The second facet is a “threatened species” list based on the IUCN Red List that categorizes species according to their risk of extinction (IUCN, 2001). In conservation planning, this facet is commonly used to prioritize areas (Butchart et al., 2007; Di Minin et al., 2016, 2019) and we used the weighting proposed by Montesino Pouzols et al., (2014) (least concern: 1, near threatened: 2, vulnerable 4, endangered: 6, critically endangered: 8, data deficient: 2; Text S 2).

The third facet is “functional distinctiveness”, and is based on functional traits and ecological preferences (hereafter name traits) (Violle et al., 2007) that describe ecosystem function (Garnier et al., 2004; Carmona et al., 2021). Specifically, we examined functional rarity describing outliers that may reveal functional originality (Violle et al., 2017; Grenié et al., 2018; Delalandre et al., 2022) based on traits (Violle et al., 2017). For Aves and Papilionidae, we collected three groups of traits that influence population dynamics (e.g. longevity), distribution (e.g. habitats in breeding area) and displacement (e.g. dispersion proxy) following Bauer et al. (2021). This approach identified 11 and 12 traits for the two taxonomic groups respectively (Text S 2). For Flora, we collected six traits identified by Díaz et al. (2016) that capture the global spectrum of plant form and function (Text S 2). We used a distinctiveness index to measure the proximity of each species in the regional community (i.e. in relation to all the species observed in the study site) using the “funrar” package (Grenié et al., 2017). The dissimilarity matrix was used to calculate the distinctness index used Gower’s distance weighting traits using “gawdis” package which ensures a more balanced contribution between traits and groups of traits (de Bello et al., 2021) (Text S 2).

The fourth facet was constructed from a compilation of phylogenetic trees to assess phylogenetic position (Cadotte et al., 2017; Kraft et al., 2007). The same procedure as that used for the functional facet was employed to produce a “phylogenetic distinctiveness” index, with the exception of using the classic Gower’s distance to calculate the dissimilarity matrix between species (Text S 2).

### 2.3. Spatial prioritization analysis

For each of the four facets, spatial priorities for conservation areas were identified using Systematic conservation planning (SCP) tools avoid the adoption of an *ad hoc* approach (Margules and

Pressey, 2000; Pressey and Bottrill, 2008) that is general less efficient (Delavenne et al., 2012; Honeck et al., 2020; Kremen et al., 2008) (Figure 21, step3). These tools aim to maximize the representativity of multiple biodiversity features (Di Minin et al., 2019; Kujala et al., 2018c, 2013). All the spatial units of the study site (i.e. pixels) are ranked based on the concepts of irreplaceability and complementarity without the need to specify targets in the conservation objectives (Lehtomäki and Moilanen, 2013b; Moilanen, 2005; Moilanen et al., 2011). For each of the three taxonomic group, four conservation priority maps (i.e. one for each biodiversity facet index) were obtained by weighting the species by their respective biodiversity index for each biodiversity facet. We used the freely available Zonation 5 v1.0 software that is commonly used to optimize conservation planning (Moilanen, 2005; Moilanen et al., 2022b). We selected Core Area Zonation 2 (CAZ2) as marginal loss rule of pixels, which represents a good compromise between species richness and rarity (Moilanen et al., 2022b, 2022a).

#### 2.4. *Bias among biodiversity facet indices*

Using the open-access data sets, we examined the potential influence of data restriction on biodiversity facet indices that may bias priority conservation maps (Figure 21, step 4). First, we calculated the completeness of available data to assess spatial conservation priorities for multi-facets of biodiversity (i) occurrence data for SDM (as defined in section 2.2.2, with >15 and >10 observations for model calibration and evaluation, respectively), (ii) IUCN Red List species assessment, (iii) functional traits (i.e. population dynamics, distribution and displacement) and (iv) available species phylogenies. Second, we analysed differences of biodiversity facet indices between the original species communities observed in the three study sites and the final species communities used to identify priority conservation areas, (i.e. species for which the quality of SDM is acceptable and the biodiversity facet indices available. We used a binomial test (Clopper and Pearson, 1934) to assess the bias of the “priority species list” facet that compares the proportion of key species or non-key species, between the two species communities. For the “threatened species” facet, the proportion of species in the different IUCN Red List categories were compared using a Fisher test (Fisher, 1935). For “functional distinctiveness” and “phylogenetic distinctiveness” facets, we used a Kolmogorov-Smirnov test (Kolmogorov, 1933) to compare the density distributions of distinctiveness of each facet.

#### 2.5. *Spatial overlap*

The aim here is to assess whether there is spatial congruence of the different facets of biodiversity for the identification of spatial priority maps (Figure 21, step 5). First, we evaluated the influence of the weight of biodiversity facet indices on priority conservation maps compared to a prioritization analysis without weights (i.e. all species with a weight of 1). To do so, we used as the Spearman’s rank coefficient an overlap metric (Phillips et al., 2009) as calculated with the ENMTools R package (Warren et al., 2008; Warren and Dinnage, 2022). Second, the priority conservation maps of each facet were compared, pairwise, with the overlap metric (the Spearman’s rank coefficient) and also with an assessment of the proportion of overlap between facets for the 30% highest priority areas. The choice of 30% is based on the objective for protected areas in the European Union’s Biodiversity Strategy for 2030 (European Commission, 2020). Third, we compared the overlap of the 30% highest priority areas for the “priority species list” facet with the other facets combined (i.e. threatened

species, functional distinctiveness and phylogenetic distinctiveness). Fourth, the conservation priority maps of each facet were compared among the three taxonomic groups using Spearman's rank coefficient and the overlap proportion of areas with the 30% highest priority.

### 3. Results

#### 3.1. Available data and *bias in biodiversity facet indices*

The exploration of data necessary for the spatial prioritization of different biodiversity facets revealed that the availability of open-access data suitable for SDM is a major limiting factor (Table 11). Although threatened species, functional and phylogenetic data were available for the majority of species, allowing the calculation of their indices for this biodiversity facets (>86% completeness), less than 50% of the species that comprise the observed "priority species list" in each biodiversity facet in each study site had enough occurrence data for SDM. The data available for SDM in the different taxonomic groups varied among the three study areas. For example, no Papilionidae could be modelled in site T2 whereas more than 90% of Papilionidae could be modelled in site T3.

The species communities used to identify priority conservation areas showed important differences among the four facets of biodiversity (Figure 23). The "priority species list" facet incorporated only 2.2% to 38% of species (i.e. key species) used by the other three facets. For the "threatened species" facet, least concerned (LC) species represent the majority of the three taxonomic groups (36% to 59% for Aves and more than 70% for Papilionidae and more than 80% for Flora). For the prioritization analysis between 5% and 64% of species had a weight 2 to 8 times greater than that of the LC species. For "functional distinctiveness" and "phylogenetic distinctiveness" of Aves and Papilionidae, weight relationships between species weights were lower (maximum weight was 2.1 times higher than minimum weight), except for the "phylogenetic distinctiveness" (were between 12.3 and 14.1). Nevertheless, "functional distinctiveness" and "phylogenetic distinctiveness" of Flora were very restricted with a large proportion of species distributed around 0.02 for the functional facet and 0.58 for the phylogenetic facet.

The data-driven approach thus reduced the number of species that are taken into account in spatial prioritization: between 30.9% and 78% of the observed species in each taxonomic group were suitable for the analyses (Figure 23). The "threatened species" facet showed a higher proportion of species with a low extinction risk in the suitable data than in the initial data set of species observed. This bias induced by a data-driven approach thus significantly affected the proportion of different categories with an increase in the proportion of less threatened species and a decrease in the proportion of the most threatened categories in the analysed data relative to the initial data set. In contrast, for the functional and phylogenetic facets, there were no significant differences in the distribution of index values between the original species communities and species used to assess conservation priorities. Functional facets revealed few species with distinct functional traits and phylogenetic facets showed relatively phylogenetically close species. For the "priority species list" facet a similar influence was detected, except for Aves and Flora in T3, where the proportion of non-integrated species in the analysed data set was significantly higher than in the other study areas.



Figure 23. Values of four biodiversity facets weighting species for conservation priority maps for Aves, Papilionidae and Flora in three study sites (T1, T2, T3). The “priority species list” facet has two categories: with either key species “key” or “non-key” species. The categories of Threatened species facet correspond to the IUCN Red List species status. Functional and phylogenetic facets are distinctiveness values of each species. The blue histogram shows the values for the species community observed in each study site. The red histograms represents the value of the species communities used for prioritization. “n” is the number of species in the communities respectively. “p-value” assesses differences between the initial list of species and the final list final list of species used in analyses (N.S. > 0.1, . > 0.5, \* < 0.5, \*\* < 0.01, \*\*\* < 0.001).

### 3.2. Spatial priorities and overlap

Priority conservation maps of each of the four biodiversity facets were produced for the three taxonomic groups with the exception of Papilionidae in the T2 study area due to the poor data (insufficient to produce SDM) (Figure S 3).

The overlap indices varied considerably among taxonomic groups and study sites (Table 12, maps available in Figure S 4 and Figure S 5). Weighting by “functional distinctiveness” and “phylogenetic distinctiveness” facets revealed little influence on priority conservation maps (Spearman correlation > 0.98) whereas the “threatened species” facet had a more variable influence on the spatial distribution

of priority areas (Spearman correlation for Flora > 0.98 and for Aves and Papilionidae between 0.51 and 0.91) (Figure S 4.A). The “priority species list” facet and the three other facets showed variable spatial congruence depending on the comparison. The Spearman correlation between the “priority species list” facet and the “threatened species” facet was between 0.57 and 1 and between 0.39 and 0.91 for “functional distinctiveness” facet, and between 0.6 and 0.98 for the “phylogenetic distinctiveness” facet. The functional and phylogenetic facets presented the highest degree of congruence, whatever the index (Spearman correlation > 95%, overlap 30% highest priority > 79%) (Table 12). Thus, overlap analysis of the 30% highest priority areas combining the “threatened species”, “functional distinctiveness” and “phylogenetic distinctiveness” facets revealed between 27.5% and 52.1% of priority area that was not identified by the “priority species list” facet alone (

Figure 24).

The comparison of the conservation priority maps for the three taxonomic groups revealed significant incongruence in the prioritization of areas and the 30% highest priorities showed overlap that varied from 22.5% to 57.7%. (Table 13).

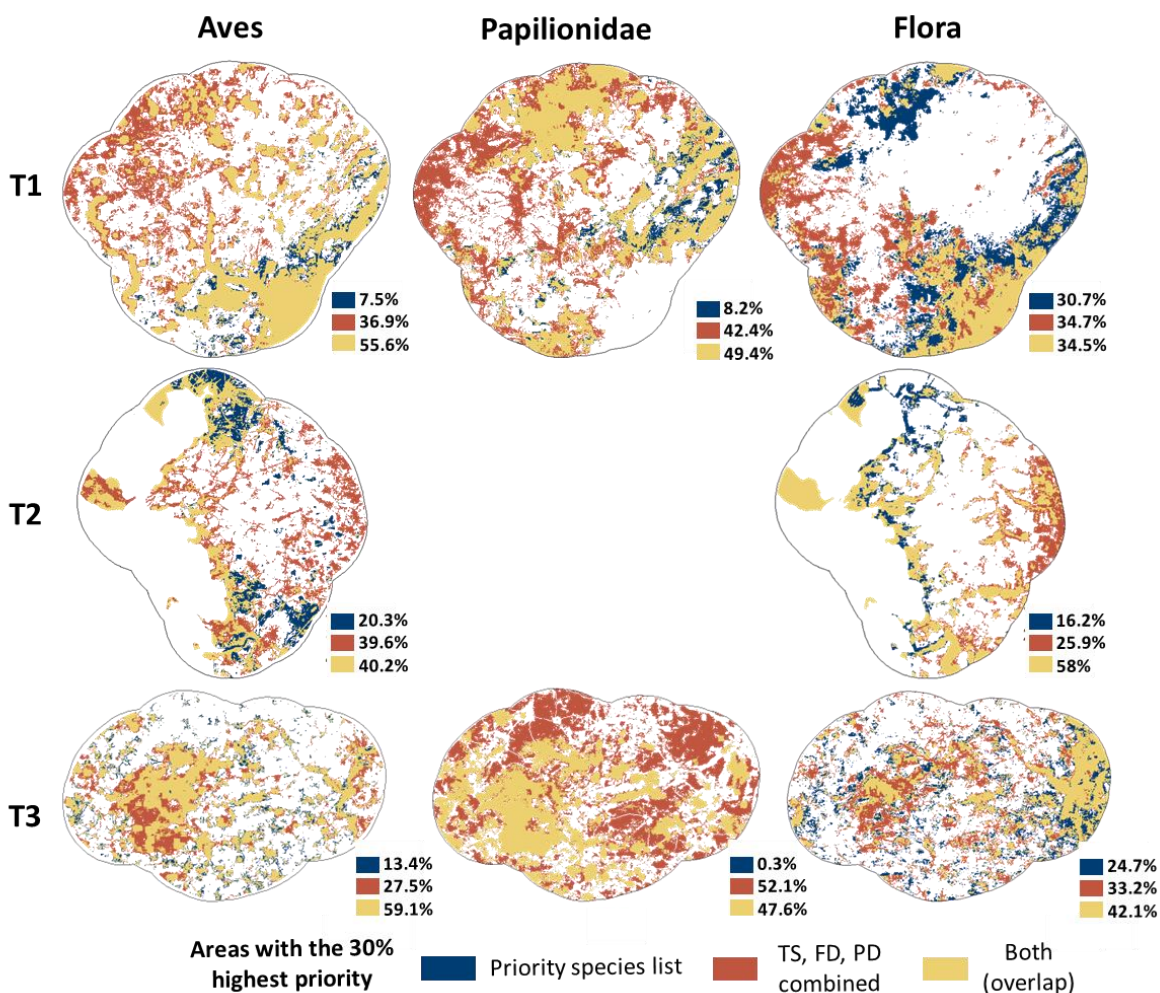


Figure 24. Overlap analysis of the 30% highest priority areas for the “priority species list” facet and the combination of three other facets (TS is “threatened” species, FD is “functional distinctiveness” and PD is “phylogenetic distinctiveness”) for three study sites (T1, T2, T3) and three taxonomic groups (Aves, Papilionidae and Flora).

Table 11. Data available for Species Distribution Modelling (SDM) for the four facets of biodiversity. Study sites are the three planning entities (T1, T2, T3) and “National” is the data completeness for French species. “-” is a value not assessed at national level because of its variability among study sites.

Taxa	Study site	Number of species	Priority species list - Key species	Completeness						Data SDM >15 calibration and > 10 evaluation		
				Threatened species	Population dynamic	Functional traits		Phylogeny tree				
						Distribution	Displacement					
Aves	T1	240	37.5%	92.1%	97.8%	99.6%	99.6%	98.6%	68.8%			
	T2	171	43.3%	98.7%	99.1%	100%	100%	99.1%	19.9%			
	T3	192	45.8%	86.6%	99.2%	100%	100%	98.9%	24.2%			
	National	603	-	-	92.5%	95.2%	98.8%	90.8%	-			
Papilionidae	T1	115	36.1%	99.3%	99.7%	98.5%	100%	99.7%	85.2%			
	T2	18	5.6%	94.4%	100%	98.9%	100%	99.9%	0%			
	T3	55	12.7%	98.2%	100%	99.6%	100%	99.9%	90.9%			
	National	228	-	-	98.7%	93.7%	100%	62.8%	-			
				Traits suggested by Díaz et al. (2016)								
				Hmean	StemD	LA	N.M	Mdiasp	LMA			
Flora	T1	1844	19.8%	89%	95.6%	90.4%	28.1%	69.9%	87.7%	66.6%	99.2%	39.8%
	T2	1460	24.5%	88.1%	97.2%	94.2%	31.1%	72.6%	91.2%	72.1%	99.6%	41.4%
	T3	1093	11.3%	88.1%	97.2%	94.1%	30.8%	71.2%	90.8%	71.6%	99.6%	33.3%
	National	2409	-	-	93.6%	83.9%	24.1%	77.7%	80.7%	57.6%	99.2%	-

Table 12. Pairwise spatial overlap of four biodiversity facets for three taxonomic groups in the three study sites. “Priority sp.,” “TS”, “FD”, “PD” are “priority species list”, “threatened species”, “functional distinctiveness” and “phylogenetic distinctiveness” facets, respectively. Two metrics are used: Sperman’s rank coefficient (S cor) and overlap proportion of areas with the 30% highest priority (30% HP).

Taxa	Territory	Priority sp. – TS		Priority sp. - FD		Priority sp. - PD		TS - FD		TS - PD		FD - PD	
		S cor	30% HP	S cor	30% HP	S cor	30% HP	S cor	30% HP	S cor	30% HP	S cor	30% HP
Aves	T1	0.83	60.4 %	0.57	45.7 %	0.58	45.8 %	0.55	44.1 %	0.51	44.6 %	0.95	79.3 %
	T2	0.68	44 %	0.54	38.4 %	0.53	32.9 %	0.83	58.1 %	0.78	53.4 %	0.99	87.9 %
	T3	0.8	53.7 %	0.87	62.5 %	0.83	56.9 %	0.93	70.5 %	0.93	70.8 %	0.99	90.8 %
Pap	T1	0.59	47.1 %	0.39	32.7 %	0.42	34.7 %	0.25	28.2 %	0.3	30.8 %	0.99	87 %
	T3	1	98.6 %	0.91	65.2 %	0.91	65.1 %	0.91	66.1 %	0.91	66 %	1	89.3 %
Flora	T1	0.57	33.7%	0.55	33.3%	0.55	33%	0.99	90.2%	1	91.3%	1	95.8%
	T2	0.82	54.6%	0.85	58.8%	0.85	58.8%	0.96	78%	0.96	77.8%	1	97.9%
	T3	0.61	40.1%	0.61	39.8%	0.6	40.2%	1	93.6%	0.96	77.8%	0.97	81.9%

Table 13. Pairwise spatial overlap of three taxonomic groups for four biodiversity facets in three study sites. “PS”, “TS”, “FD”, “PD” are “priority species list”, “threatened species”, “functional distinctiveness” and “phylogenetic distinctiveness” facets, respectively. Two metrics are used: Sperman’s rank coefficient (S cor) and overlap proportion of areas with the 30% highest priority (30% HP).

Facet	Territory	Aves – Pap		Aves - Flora		Pap - Flora	
		S cor	30% HP	S cor	30% HP	S cor	30% HP
PS	T1	0.06	22.5%	0.5	35.7%	0.31	28.9%
	T2	-	-	0.5	35.3%	-	-
	T3	0.54	34.6%	0.42	31.7%	0.42	30%
TS	T1	0.24	30.8%	0.2	26.5%	-0.34	11.2%
	T2	-	-	0.54	37.4%	-	-
	T3	0.67	44.5%	0.75	50%	0.51	34.8%
FD	T1	0.32	27.3%	0.79	53.3%	0.5	30.5%
	T2	-	-	0.83	57.3%	-	-
	T3	0.75	51.3%	0.78	52.7%	0.61	41.2%
PD	T1	0.21	24%	0.74	51.1%	0.48	30.5%
	T2	-	-	0.82	58%	-	-
	T3	0.73	48.5%	0.69	44.5%	0.49	35.5%

#### 4. Discussion

Incomplete and non-exhaustive biodiversity diagnoses are a major limitation on the efficiency of Strategic Environmental Assessment (SEA) in land-use planning (Colsaet et al., 2018), particularly for the identification of measures for the avoidance of impacts provoked by development projects. The present study assesses the feasibility and complementarity of spatial prioritization approach for four biodiversity facets based on open-access data to inform regional SEA. We found a major limitation associated with the availability of adequate occurrence data for SEA stakeholders that restricts the use of many SDM in prioritization analysis. This limitation can introduce a bias in species weighting, impacting the representation of species in priority conservation areas, especially for threatened species. We showed significant complementarity between prioritization maps utilizing the four facets of biodiversity and the three taxonomic groups, which revealed the occurrence of distinct priority areas. Nevertheless, we observed that for functional and phylogenetic distinction, the weights applied to species had little influence on the prioritization analysis.

The accessibility of biodiversity data by SEA stakeholders (Sousa-Baena et al., 2014) and the reproducibility of spatial prioritization analysis (Costello and Wiczorek, 2014) are critical points. We showed that the availability of occurrence data, particularly for species distribution modelling, is a major limitation. Although SDM can be calibrated on a large scale, its evaluation at the regional administrative planning entities (i.e. our study sites) is hampered by the amount of available species’ occurrence (Ferraille et al., 2023). To improve planning and SEA for biodiversity protection therefore requires that a maximum amount of naturalist data be made available to SEA stakeholders. The review and structuring of open-access databases will be essential here.

This limitation associated with the quantity of available data to fit the requirements for correct SDM has been recognised previously (Breiner et al., 2015; Lomba et al., 2010) and we illustrate here that this data limitation restricts the number of species that can be included in prioritization analyses. As a consequence, the species community used for prioritization analysis may not be representative of the species community observed in the initial data set (Ferraille et al., 2023). A clear example of the

consequence of this bias in our study can be seen for the “threatened species” facet of biodiversity which was biased towards species with the lowest risk of extinction, no doubt due to the rarity of the most endangered species and thus the paucity of available data for these species (Cunningham and Lindenmayer, 2005). The lack of available data can thus significantly bias the representativeness of the species in the community used to identify priority conservation areas.

The “priority species list” facet in our study is that which is currently used for biodiversity diagnosis used in SEA, based on known “natural areas of interest”, and although it provides information on biodiversity issues in specific areas, the list is rarely updated. The use of SDM provided an exhaustive and spatially less biased information than opportunist data, as recommended for spatial prioritization analysis (Hermoso et al., 2015a; Kujala et al., 2018b), and can be used for different scenarios of land-use change and global change (Critchlow et al., 2022; Guisan et al., 2017). Nevertheless, by focusing solely on species with high conservation value, more common species can easily be overlooked, despite the fact that many such species are declining drastically (Bowler et al., 2019; Gaston and Fuller, 2008).

Our study at a regional scale highlights issues that are known on larger scales. This is particularly the case for the identification of the lack of spatial congruence for different biodiversity facets and taxonomic groups, and thus confirms the pertinence of adopting an integrative approach (Albert et al., 2017; Bennett et al., 2014; Brumm et al., 2021; Critchlow et al., 2022; Pollock et al., 2020; Sahraoui et al., 2017; Tsiadou et al., 2021). The lack of spatial congruence in priority sites for the different biodiversity facets testifies to their complementarity for conservation; different biodiversity facets in the spatial prioritization analysis can contribute differently to the prioritization maps. In our study, taking new facets of biodiversity into account clearly allows for the identification of new and complementary priority areas and confirms the importance of a more holistic approach to biodiversity conservation.

To assess priority conservation areas based on a large number of species with different conservation values, conservation planning tools can optimize information by assigning species different weights (Hanson et al., 2021; Margules and Pressey, 2000; Moilanen et al., 2022b). In biodiversity conservation, the IUCN status of threatened species is frequently considered to weight species (Butchart et al., 2007; Di Minin et al., 2016, 2019), and more rarely other metrics based on species traits or phylogenies have been used (Brumm et al., 2021; Cadotte and Tucker, 2018; Grenié et al., 2018). However, decisions about how to weight species are often subjective and need to be more fully justified (Lehtomäki and Moilanen, 2013b; Miller et al., 2006). Indeed, the influence of species weighting can vary greatly and depends on the relationship between species weights (Kujala et al., 2018c), as we showed by the small influence of functional and phylogenetic distinctiveness on conservation priorities. The influence of these facets can be increased through the use of a non-linear function (e.g. exponential), but its justification becomes difficult and prudence is generally recommended for the interpretation of the results. Furthermore, Kujala et al. (2018a, 2018b) have shown that spatial prioritization becomes increasingly stable as the number of species increases, which may limit the influence of weighting.

In the framework of SEA and biodiversity diagnosis, the taxonomic groups studied could be diversified to include other taxa commonly used in environmental impact assessment studies (EIA) such



as Amphibia, Chiroptera, Mammalia aptera, Orthoptera, Odonata and Reptilia (Bigard et al., 2017a; Guillet et al., 2019; Iorio et al., 2022). This could ensure complementarity of different environmental assessment levels, i.e., SEA at the scale of plans and programs level and EIA at the scale of individual development projects. Moreover, the approach used with SCP tools limits facets to the metrics used to weight species (Hanson et al., 2021; Moilanen et al., 2022b). This approach could also integrate layers for ecosystem services and habitats (Honeck et al., 2020; Kujala et al., 2018b; Reddy, 2021; Sanguet et al., 2023). In fact, a single holistic prioritization conservation map could be obtained with SCP tools (as proposed by Cadotte and Tucker, (2018)), but weighting choices between taxa and facets remains subjective and needs to be addressed by regional SEA stakeholders.

## 5. Conclusion

The multi-faceted prioritization approach that we have applied to three contrasting study sites provides a step towards the operational need to depict more representative spatial biodiversity priorities to inform regional scale SEA. Nevertheless, SEA stakeholders critically lack the technical expertise to apply these methodologies in their territories and there is a clear need for research and engineering firms to support land-use planning.

Our study revealed the lack of adequate available data and thus the importance of structuring and coordinating regional naturalist and data networks to increase access to biodiversity knowledge. As Hughes et al. (2021) underlined, systematic data gaps require the generation of new data and the liberation (in order to become more available) and improvement of existing data. A major challenge is to develop funding, institutions and data sharing to improve data availability (Costello et al., 2015; Gonzalez et al., 2023; Hughes et al., 2021). This is of major importance for the inclusion of biodiversity conservation in land-use planning. It is also important for the scientific community to increase and improve the documentation of species traits, in particular for traits linked to movement and dispersal, especially for poorly studied taxa (Etard et al., 2020; Gallagher et al., 2020; Kattge et al., 2020).

Biodiversity is complex and its conservation cannot be approached in a single way. In line with the literature, we recommend the broadening of the taxonomic groups used in spatial prioritization analyses. Indeed the mismatch between priority conservation areas for different biodiversity facets stimulates us to recommend the use of a wide range of biodiversity information in a holistic approach to biodiversity conservation. Such a holistic approach would be only marginally more expensive in terms of data and analysis, but would bring large benefits. We thus believe that this multi-faceted approach is relevant to improving biodiversity conservation in SEA. To confirm the pertinence and feasibility of this approach to integrating a more complete assessment of biodiversity priorities into SEA it will be necessary to test its use in relation to current practices for SEA biodiversity diagnosis. Working groups with SEA stakeholders in the three administrative entities that we used as study sites would be a necessary first step in this confirmation. Finally, the use of spatial prioritization algorithms is a particularly appealing response to the need to synthesize information for regional planning decision-makers. Our study focused on biodiversity, to go further, these tools could help decision-makers resolve conflicts between economic, ecological and societal factors, for example see Virtanen et al. (2022) who used such an approach for offshore wind farm design.

## **Acknowledgements**

This work would not have been possible without the help of many voluntary field workers who continually provide open-access data. We are grateful to Annegret Nicolai for collection of all open-access data on “Communauté de commune de Brocéliande (i.e. the study site “T3”), to Paul Fromage for providing access for Fauna data, to Sophie Balia for OBV data access, to Mathieu Largarde and François Siorat for OEB data access, to Solène Robert for the exchanges about SINP database and Joel Kamdoum Ngueuko for access to SINP Occitanie data. We also thank Josselin Giffard and Samuel Alleaume for access to DHI NDVI, to Karine Princé for discussion on agricultural intensification variables and to Jean-Pierre Moussus for access to Papilionidae trait databases and Jeremy Froidevaux for the preview access to the EuroBaTrait <https://doi.org/10.1038/s41597-023-02157-4>. We thank Fanny Lepareur, Jean David and Floriane Flacher-Geslin for ZNIEFF key species list. We thank Nicolas Dubos and Boris Leroy for discussion on the use of SDM.

The authors declare that they comply with the Conservation Science and Practice rule of having no financial conflicts of interest in relation to the content of the article.

## **Funding sources**

This study was funded by “Naturalia Environnement” and “Association Nationale de la Recherche et de la Technologie” (grant number: 2020/0584).

## **Data accessibility**

All data (with the exception of observation data requiring queries) and scripts will be deposited in an online repository once the article has been accepted



## **DISCUSSION ET PERSPECTIVES**

---

## 1. Vers un cadre méthodologique « opérationnel » de diagnostic des enjeux de biodiversité

Ces travaux se sont basés sur la nécessité d'améliorer la prise en compte des impacts sur la biodiversité dans le cadre de planification territoriale. Pour cela, l'EES s'avère être un outil fondamental pour anticiper et minimiser ces impacts à l'aide de la séquence ERC (Baker et al., 2005; Bigard, 2018), or les diagnostics de biodiversité de l'EES présentent des lacunes. Plusieurs manques ont été relevés tels que l'absence d'informations homogènes sur l'ensemble des territoires, l'approche réductrice ciblant majoritairement la biodiversité remarquable et/ou protégée, le manque d'outils adaptés aux objectifs de l'EES et transposables à différents territoires (Bigard, 2018; Bigard et Leroy, 2020; CGEDD, 2020; Padilla, 2017).

Pour répondre à ces lacunes, nous proposons un cadre méthodologique de spatialisation et priorisation des enjeux de biodiversité pour l'EES inspiré de la *Systematic Conservation Planning* (Margules et Pressey, 2000). Nous l'avons confronté aux contraintes d'accès des données pour trois collectivités intercommunales (portant des PLUi), définies comme l'échelle stratégique pour une planification opérationnelle (dans la partie 2). Ainsi le cadre méthodologique se compose de cinq étapes s'ajustant aux besoins des acteurs de l'EES (Figure 25) :

- (1) La collecte des données d'observation d'espèces et environnementales,
- (2) La spatialisation de composantes de biodiversité telle que des espèces sur l'ensemble du territoire étudié,
- (3) La collecte des données caractérisant les composantes (par ex., liste d'espèce à enjeux, traits fonctionnels ou phylogénie),
- (4) Le calcul des composantes de biodiversité spatialisées (par ex., rareté fonctionnelle et rareté phylogénétique des espèces),
- (5) Les choix de priorisation spatiale des composantes et facettes de biodiversité pour obtenir une ou plusieurs cartes d'enjeux de biodiversité. Ces cartes visent à aider les décisions dans le cadre de l'EES.

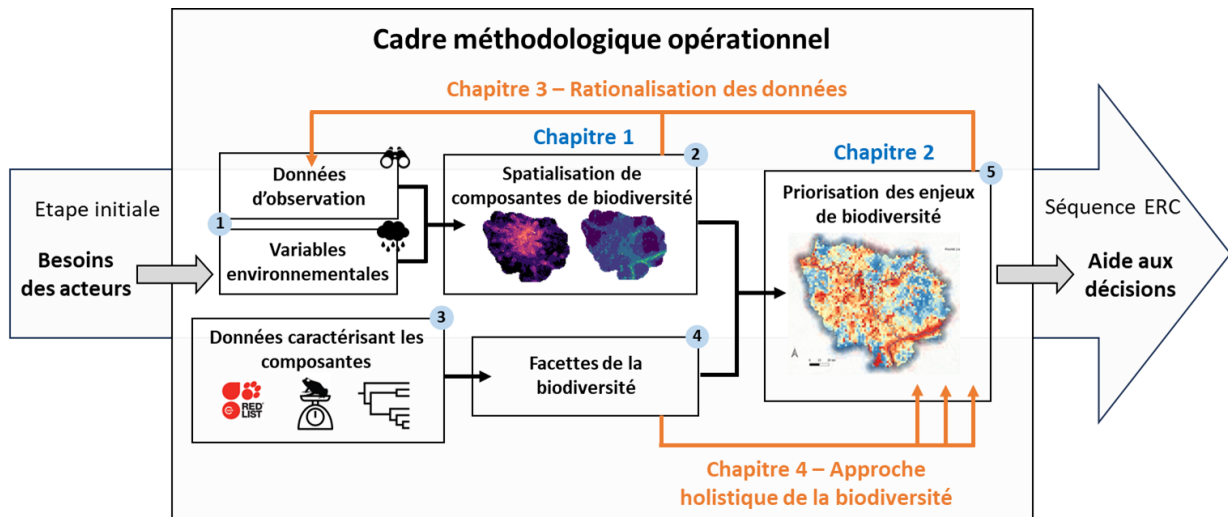


Figure 25. Cadre méthodologique opérationnel de diagnostic des enjeux de biodiversité en lien avec des besoins et contraintes opérationnelles de l'évaluation environnementale stratégique (EES). Les chapitres 1 et 2 en bleu présentent les méthodologies dans la partie 1 et les chapitres 3 et 4 en orange questionnent l'opérationnalité du cadre méthodologique dans la partie 2.

La collecte des données de biodiversité, notamment d'observations d'espèces, est une étape cruciale pour la réalisation de diagnostics de biodiversité mais elle représente aussi un processus « laborieux », en particulier pour des personnes non-initiées (Figure 25) (Jetz et al., 2019; Underwood et al., 2018). L'accroissement constant de la quantité de données librement accessibles est très encourageant pour la préservation de la biodiversité (Devictor et Bensaude-Vincent, 2016; Meyer et al., 2015; ONB, 2023a). En effet, aujourd'hui les producteurs de données sont nombreux, par exemple en France, les inventaires des ZNIEFF, Natura 2000 et les données produites dans des cadres réglementaires<sup>35</sup> ou plus généralement les données produites par les espaces protégés, les associations et la recherche. Parmi ces acteurs, les données produites par des personnes bénévoles de manières opportunistes (saisies par ex., iNaturalist, eBird) ou protocolées par un programme de science participative (par ex., Vigie-Nature) jouent un rôle majeur (Pocock et al., 2018). De plus, la structuration des réseaux de bases de données et leur centralisation sur des plateformes (par ex., SINP régionaux et nationaux, INPN, GBIF) améliorent significativement leur accessibilité pour les acteurs de la planification territoriale (Beck et al., 2013; Gonzalez et al., 2023). L'augmentation des liens entre ces plateformes est aussi à noter, par exemple les requêtes de données à l'INPN permettent désormais d'obtenir des données du GBIF<sup>36</sup>. Des initiatives similaires sur l'accessibilité des données de biodiversité

<sup>35</sup> « Les maîtres d'ouvrage, publics ou privés, doivent contribuer à cet inventaire par la saisie ou, à défaut, par le versement des données brutes de biodiversité acquises à l'occasion des études d'évaluation préalable ou de suivi des impacts réalisées dans le cadre de l'élaboration des plans, schémas, programmes et autres documents de planification mentionnés à l'article L. 122-4 et des projets d'aménagement soumis à l'approbation de l'autorité administrative. » (L411-1 A loi biodiversité du 8 août 2016)

<sup>36</sup> Lors de nos requêtes de données en 2020 pour les analyses chapitre 3 et 4, l'intégration des données GBIF à l'INPN n'était encore qu'un projet (comm. pers. Isabelle WITTE & Solène ROBERT).

produites par la recherche sont également portées par le PNDB<sup>37</sup>. Toutefois, les biais d'échantillonnage façonnent notre « vision du monde » (Hughes et al., 2021; Meyer et al., 2015; Shirey et al., 2021; Troudet et al., 2017). Ainsi, Hughes et al. (2021) constatent par exemple que les données opportunistes, donc non protocolées, influent énormément les biais taxonomiques et spatiaux des bases de données libres d'accès, en particulier en raison de leur nombre.

Nous révélons dans le chapitre 3 que la quantité de données précises (< 100 m) disponibles aux échelles locales est un frein important pour la modélisation spatiale de la distribution des espèces et ce, malgré le cadre méthodologique proposé au travers de ces travaux de recherche (Ferraille et al., 2023; La Sorte et Somveille, 2020). En France, l'accès aux données d'observations naturalistes est régulièrement soulevée par les acteurs de l'aménagement du territoire comme frein à la réalisation de diagnostic (Barnier et al., 2018; ONB, 2023b, 2023a).

Les questions de confidentialité, de sensibilité et de partage des données naturalistes limitent l'accès et l'exploitation de plusieurs bases de données par les acteurs de la planification territoriale (Hughes et al., 2021). Bien que depuis 2016, une partie des données collectées dans le cadre d'études réglementaires doivent être transmises à l'INPN via la plateforme dédiée DEPOBIO (article L411-1 du code de l'environnement), de nombreuses autres données restent non transmises. Parmi les données transmises, de nombreuses informations sont généralement perdues comme l'aspect quantitatif (par ex. abondance) ou les métadonnées (par ex. contextuelles, méthodologiques et d'effort d'échantillonnage) (Coly et al., 2017). La résolution spatiale peut être dégradée (à la commune ou la maille) ce qui la rend inadaptée pour la modélisation spatiale à fine échelle. De plus, les données disponibles souffrent d'un biais taxonomique important, même au sein des espèces couramment inventoriées, comme nous le montrons précédemment (Hughes et al., 2021; Witté et Touroult, 2017). Enfin, nous avons aussi relevé des différences importantes entre les territoires en termes de quantité et de structuration régionale des données naturalistes (SINP régionaux). Par conséquent, dans l'avenir il sera crucial d'intensifier l'animation des réseaux de collecte et de structuration de la donnée naturaliste à travers notamment des soutiens institutionnels et financiers (Costello et al., 2015; Gonzalez et al., 2023; La Sorte et Somveille, 2020; Touroult et al., 2017), la définition d'orientations pour la collecte de nouvelles données (Gonzalez et al., 2023; Hughes et al., 2021) et l'amélioration de la validation des données.

Face aux difficultés liées aux manques de données, nous proposons que notre cadre méthodologique puisse être utilisé comme un outil de rationalisation des données à travers un processus itératif de collecte de données et d'analyses (Figure 25). En effet, la qualité des données (validation de l'identification, métadonnées ...) est essentielle à la robustesse de la méthodologie (Guillera-Arroita et al., 2015; Kujala et al., 2018a). Une itération préliminaire de la séquence offre alors une première vision des enjeux de biodiversité et des manques de données. Puis, de nouvelles collectes de données à travers de nouvelles bases de données ou la réalisation d'inventaires (par ex. avec les

---

<sup>37</sup> Pôle National de Données de Biodiversité, est une infrastructure créée en 2018 à l'initiative du Ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de l'Innovation, dont l'objectif est de constituer un pôle de données aux service des scientifiques produisant, gérant et analysant des données de biodiversité (<https://www.pndb.fr/>)

Atlas de Biodiversité Communale<sup>38</sup>) pourraient cibler certaines espèces ou groupes taxonomiques. Ainsi, l'ajout de nouvelles informations pourrait contribuer à élaborer un diagnostic évolutif qui affine au fur et à mesure le diagnostic de biodiversité.

L'approche « data-driven » du cadre méthodologique proposé dans cette thèse influence de manière non négligeable la priorisation des enjeux de biodiversité comme nous le révélons dans les chapitres 3 et 4 (Fukuda et De Baets, 2016; Hughes et al., 2021; Kujala et al., 2018a, 2018c). Un point crucial ici concerne notre observation que la composition de la communauté d'espèces utilisées pour la priorisation des enjeux de biodiversité peut s'avérer non représentative de la composition de la communauté d'espèces observées (c.-à-d., dans la base de données) sur un territoire donné. Ces biais nécessitent donc d'être évalués avant que les résultats issus de modélisations soient utilisés, comme le résume George Box « Tous les modèles sont faux mais certains sont utiles » (Box, 1979; Schtickzelle, 2023). Par ailleurs, nous révélons dans le chapitre 4 le rôle que joue la communauté scientifique notamment dans l'amélioration de la documentation des traits écologiques des espèces (Figure 25) (Etard et al., 2020; Gallagher et al., 2020; Kattge et al., 2020) et des listes d'espèces menacées (Cazalis, 2020; Le Berre et al., 2019; ONB, 2023c). En effet, lors de nos travaux nous avons été confrontés aux manques de données de traits en particulier liées aux déplacements (par ex. pour l'herpétofaune) et aussi pour des groupes taxonomiques moins étudiés (par ex. pour les Orthoptères). Ces manques de données limitent l'évaluation des différentes facettes notamment fonctionnelles de la biodiversité. Néanmoins, ces questions mobilisent actuellement la communauté scientifique comme l'illustre les récentes bases de données de traits que nous avons utilisés (Froidevaux et al., 2023; Kattge et al., 2020; Middleton-Welling et al., 2020; Storchová et Hořák, 2018).

Notre cadre méthodologique basé sur la priorisation spatiale offre une flexibilité sur les composantes spatiales de biodiversité (distribution d'espèce ou d'habitats) et le choix des facettes de biodiversité (par ex., rareté fonctionnelle, vulnérabilité à une pression) utilisées, comme l'illustre également plusieurs études basées sur la priorisation spatiale et utilisant diverses données (Cadotte et Tucker, 2018; Hanson et al., 2021; Kujala et al., 2018a; Moilanen et al., 2022b). Nous nous sommes principalement concentrés sur la distribution des espèces comme donnée spatiale fondamentale dans nos analyses. Plusieurs études révèlent la nécessité d'intégrer les connectivités écologiques dans la planification territoriale et fournissent des outils pour cela (Matutini, 2021; Sahraoui et al., 2021; Tarabon, 2020). Nous illustrons dans le chapitre 2 la manière d'intégrer cette composante au cadre méthodologique (passage de 2 à 4, Figure 25). D'autres composantes et facettes de biodiversité non centrées sur les espèces s'avèrent également particulièrement intéressantes à utiliser pour représenter d'autres niveaux d'organisation ou valeurs d'intérêts telles que la configuration spatiale des paysages ou bien les services écosystémiques (Bigard et al., 2020; Sanguet et al., 2023). Au cours de la thèse nous avons également exploré une approche basée sur la spatialisation de profils écologiques d'espèces (appelés écoprofiles) que nous détaillons dans l'Encart 5. Parmi les approches de spatialisation de composante de la biodiversité, Boileau (2022) révèle que les outils de modélisation et de télédétection des paysages et des habitats offrent un meilleur potentiel dans le cadre du processus

---

<sup>38</sup> Démarche communale ou intercommunale visant à connaître, préserver et valoriser son patrimoine naturel



d'évaluation environnementale. En effet, ces deux approches permettent d'évaluer l'équivalence écologique plus facilement que les approches génétiques (ADNe et génétique du paysage) et de renseigner plusieurs facettes de la biodiversité (structure et fonction ; Noss (1990)). La diversité des approches de spatialisation offre des manières complémentaires d'aborder les différents enjeux, ce qui limite les risques de négliger des zones de grande valeur pour certaines composantes et facettes de la biodiversité (Díaz-García et al., 2017; Guilhaumon et al., 2015; Toussaint et al., 2021). En effet, dans le chapitre 4, nous mettons en évidence l'incongruence spatiale des différentes facettes de la biodiversité notamment la menace d'extinction (liste rouge UICN) et la rareté fonctionnelle des espèces. Nous révélons que pour les 30% des aires les plus prioritaires de ces deux composantes, seulement 33.3% à 60.4% étaient communes (répliqués pour 3 groupes taxonomiques et 3 territoires). Nous appuyons par conséquent sur la nécessité d'une approche holistique des différents enjeux de biodiversité (Figure 25).

#### **Encart 5. Exploration d'une approche de spatialisation de la biodiversité fonctionnelle à travers l'utilisation de groupes fonctionnels d'espèces.**

Le cadre méthodologique proposé utilise une approche « data-driven » et modélise la distribution de l'ensemble des espèces pouvant l'être. Généralement, les études utilisent pour des raisons pratiques une liste restreinte d'espèces représentatives de caractéristiques d'autres espèces (besoins écologiques, vulnérabilités, habitats ...) selon diverses stratégies par exemple l'utilisation d'espèces parapluies (Albert et Chaurand, 2018). Ces sélections d'espèces s'appuient généralement, et de manière importante, sur le dire d'expert (par ex., Boileau, 2022; Sahraoui et al., 2021; Sordello et al., 2013; Tarabon, 2020) limitant la reproductibilité de l'étude.

Au cours de la thèse, nous avons exploré une méthodologie de spatialisation de la biodiversité utilisant le concept d'écoprofils pour regrouper les espèces selon des traits écologiques similaires en lien avec la réponse des espèces aux changements du paysage (Opdam et al., 2008; Eric W Sanderson et al., 2002; Vos et al., 2001). Plusieurs études ont utilisé ce concept pour évaluer les connectivités écologiques en utilisant le dire d'expert pour former ces groupes d'espèces et définir la matrice de résistance (Albert et al., 2017; Meurant et al., 2018; Sahraoui et al., 2021).

Notre approche visait à limiter la subjectivité des méthodes de groupement d'espèces à travers plusieurs étapes. Pour un même groupe taxonomique (par ex. les Oiseaux) :

- (1) La liste des espèces présentes sur le territoire est définie à partir des données d'observation collectées.
- (2) Les traits fonctionnels et préférences écologiques de ces espèces sont collectés (Carmona et al., 2021; Garnier et al., 2004; Violle et al., 2007). Ainsi, pour la faune, les traits relatifs à la dynamique de population, répartition et déplacement pour la faune sont collectés (Bauer et al., 2021). Pour la flore, les six traits proposés Díaz-García et al. (2017) pour décrire le spectre global des formes et des fonctions sont utilisés.
- (3) Des groupes d'espèces fonctionnellement similaires, appelés alors écoprofiles, sont formés en utilisant une méthodologie de clustering (Husson et al., 2017).

- (4) Pour chaque écoprofil, les données d'observation des espèces qui le compose sont définies comme des observations de l'écoprofil en utilisant comme présupposé que les espèces fonctionnelles proches répondent de manière similaire aux contraintes écologiques (Pey et al., 2014; Violle et al., 2007; Violle et Jiang, 2009). Ainsi, ces données d'observation sont utilisées pour modéliser la distribution de l'écoprofil à l'aide de SDM (Guisan et al., 2013).
- (5) Les continuités écologiques d'un écoprofil sont modélisées en utilisant le modèle de distribution de celui-ci, comme décrit dans le chapitre 1 pour la modélisation des continuités écologiques d'une espèce (Duflot et al., 2018; Foltête et al., 2020).

Ce cadre méthodologique facilement reproductible et adaptable aux territoires (par changement de la liste d'espèces observées) propose une approche fonctionnelle de la biodiversité peu couteuse en calcul. La spatialisation d'écoprofil supposé représentatif de la répartition de l'ensemble des espèces qui le compose pourrait permettre de pallier l'absence de spatialisation d'espèce en raison de leur manque de données d'observation. Néanmoins, cette approche rencontre des limites majeures non résolues :

- La première difficulté évoquée dans l'étape 3 vise à définir le nombre de groupes fonctionnels et la composition d'espèce avec robustesse. En effet, la diversité de traits est un continuum difficile à catégoriser et les méthodologies de clustering utilisées pour décrire la diversité fonctionnelle sont encore discutées (Kondratyeva et al., 2019). Nous avons alors envisagé l'utilisation de méthodologie de clustering catégorielle (Leclerc et al., 2020; Villéger et al., 2013) qui restent alors à tester.
- La seconde difficulté méthodologique concerne le présupposé de l'étape 4. Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour évaluer la représentativité de la niche écologique de l'écoprofil modélisée par rapport à l'ensemble des niches écologiques des espèces qui le compose (Soberón, 2007).
- La dernière difficulté conjugue les deux précédemment énoncées, c'est-à-dire que l'instabilité de la composition en espèce des écoprofils peut fortement affecter leur distribution en particulier pour des espèces disposant de nombreuses observations.

## 2. Quelles étapes supplémentaires pour obtenir une méthodologie opérationnelle ?

L'un des problèmes rencontrés en biologie de la conservation est le fossé entre la connaissance et la mise en œuvre des actions (Knight et al., 2008; Le Berre et al., 2019; Mechin et Pioch, 2019; Vimal et al., 2012). Ainsi la production de méthodologies qui visent à éclairer les décisions est un réel défi (Cash et al., 2003; Cook et al., 2013; Mechin, 2020). Les outils de modélisation spatiale offrent la possibilité de faire le pont entre la recherche et les problématiques opérationnelles de protection de la biodiversité (Cook et al., 2013; Kadykalo et al., 2021). En introduction, nous présentons plusieurs méthodologies développées en ce sens et qui visent à informer sur les enjeux de biodiversité (Tableau 1). Néanmoins, la traduction opérationnelle de ces outils est généralement difficile en raison notamment des visions et connaissances différentes entre les scientifiques et les acteurs opérationnels, le manque d'échanges entre ces deux groupes d'acteurs ainsi que la complexité des méthodologies et des résultats (Aizpurua et al., 2015; Brodie et al., 2016; Foltête, 2019; Mechin et Pioch, 2019; Vimal et al., 2012).

Le cadre méthodologique proposé vise à s'inscrire dans un cadre opérationnel des évaluations environnementales stratégiques. L'opérationnalité d'un outil peut être mesurée à travers son ergonomie pour l'utilisation définie selon trois axes (Figure 26) (Mechin, 2020) :

- Quel est son utilité (réponse d'un outil à un besoin) ?
- Est-il utilisable (utilisation facile et effective pour un utilisateur, soit complexité technique d'une méthode) ?
- Quel est son acceptabilité socio-organisationnelle (normes sociales, contexte de l'utilisateur) ?

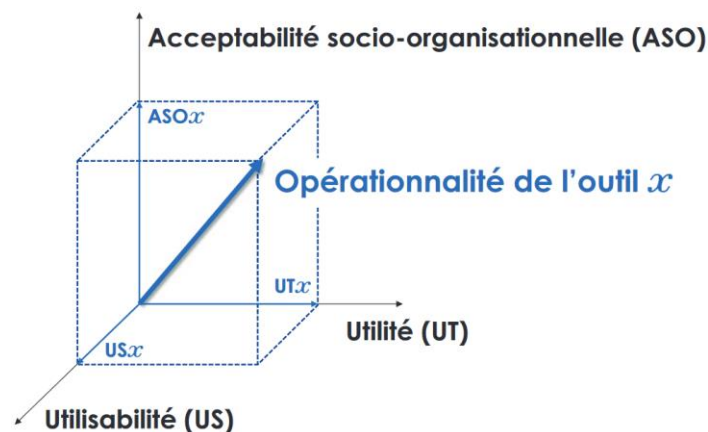


Figure 26. Définition de l'opérationnalité d'un outil par Mechin (2020).

Nous parcourons six critères proposés par Mechin et Pioch (2019) pour considérer une méthodologie comme opérationnelle : (1) des données d'entrée facilement accessibles, (2) une méthodologie fondée sur le plan scientifique, (3) adaptée à la variété des cas et (4) au niveau de compétence de ses utilisateurs, (5) peu coûteuse et (6) rapide à mettre en œuvre.

Les critères 1 à 3 (ci-dessus) proposés par Mechin et Pioch (2019) pour une méthodologie opérationnelle ont été traités dans le cadre de ces travaux de thèse pour examiner l'intérêt et la faisabilité de la démarche. Le premier critère concerne l'accessibilité des données (critère 1), auquel

nos recherches se sont particulièrement contraintes en adoptant et évaluant une approche « *data-driven* » à partir de données librement accessibles sur des plateformes telles que le GBIF et le SINP. Dans le même esprit, nous avons volontairement développé l'ensemble du cadre méthodologique (de la collecte de données à la production de cartes) à l'aide de scripts librement accessibles<sup>39</sup> sur le logiciel gratuit R (R Core Team, 2022), son interface RStudio (RStudio Team, 2020) et les nombreux packages utilisés. Les critères 2 et 3 (respectivement, les fondements scientifiques de la méthodologie et son adaptation à des contextes variés) ont été traités dans la partie 1 à travers la présentation et l'illustration d'outils de modélisation spatiale couramment utilisés par la communauté scientifique. Puis dans la partie 2, nous confrontons ce cadre méthodologique aux contraintes des données sur trois territoires aux contextes socio-écologiques contrastés.

Plusieurs inconnues et freins peuvent limiter l'utilisation de ce cadre méthodologique défini par les critères de 4 à 6 défini par Mechin et Pioch (2019). Les acteurs de l'aménagement du territoire disposent rarement des compétences de maîtrise des outils de modélisation et de codages (critère 4). Nous partageons ainsi le même constat que Boileau (2022) et Tarabon (2020) qui montrent comment l'utilisation d'outils issus du monde de la recherche par les acteurs est limitée aux rares structures disposant des compétences<sup>40</sup>. Enfin, les critères 5 et 6 concernant le faible coût de mise en œuvre et la rapidité n'ont pas été estimés au cours de cette thèse. Nous disposons néanmoins de quelques éléments de réponses. La modélisation spatiale des distributions d'espèce, en particulier dans le cadre d'une approche « *data-driven* » où l'ensemble des espèces sont modélisées, nécessite des temps relativement longs de préparation des données et de calculs ainsi que d'une puissance de calcul importante, ce qui fait augmenter significativement les coûts. C'est notamment en ce sens que nous avons exploré une approche de spatialisation de groupes fonctionnels (Encart 5). Boileau (2022) qui a étudié l'utilisation de ces outils numériques révèle que « leur utilisation implique des outils spécifiques et un temps d'analyse plus important à la place du temps dédié au terrain. Leurs coûts d'intégration sont alors plus importants, mais pour des bénéfices plus importants également. ».

Face à ces limites d'utilisation par les acteurs, nous relevons plusieurs solutions. La production de guides méthodologiques pour utiliser ces outils s'avère une solution particulièrement intéressante (AFB, 2017; Moilanen et al., 2022a; Papet et Vanpeene, 2020; Phillips, 2017). La bonne calibration des modèles est une condition *sine qua none* pour obtenir des résultats écologiquement cohérents. Il est alors nécessaire de former les acteurs ; or ils disposent bien souvent de peu de temps pour ce genre de formation et cela exige des personnes motivées soutenues par la stratégie de formation de leur structure. Cela nous amène à la seconde solution qui est de faciliter le travail des utilisateurs en produisant un outil ergonomique pour l'utilisateur (Mechin, 2020). Les compétences de codage peuvent être remplacées par le développement d'une interface utilisateur qu'offre notamment « Shiny » à partir du langage R (Chang et al., 2023). Pour le cadre méthodologique, des points critiques de connaissances en modélisation peuvent également être substitués par des travaux préliminaires qui

---

<sup>39</sup> Disponible dans les articles publiés ou en cours de publication, un soin particulier est réalisé dans leur écriture afin d'optimiser et faciliter la reproductibilité des analyses

<sup>40</sup> Généralement des structures (bureaux d'étude, associations, maître d'ouvrage) qui disposent d'un pôle RDI

pourraient se dérouler dans le cadre d'un travail national. Ces travaux pourraient consister à décharger les utilisateurs de la calibration des modèles et des analyses de composantes de la biodiversité, ce qui apporterait un gain de temps considérable. Par la suite les utilisateurs formés se concentreraient sur les données de leurs territoires pour définir la liste d'espèces à analyser, projeter leur distribution, et travailler avec les acteurs sur les travaux de priorisation spatiale. Plus largement, à l'image des systèmes d'informations géographiques (SIG) fin des années 1990 qui permettent aujourd'hui de traiter et représenter les informations cartographiques par un large public, il est nécessaire de développer des outils de modélisation semblables afin de généraliser l'utilisation de ces méthodes en-dehors du monde académique.

Plusieurs études révèlent la pertinence opérationnelle de la modélisation pour informer les enjeux de biodiversité dans le cadre de la planification territoriale à travers l'intégration des acteurs au processus de modélisation (Bigard et al., 2020; Boileau, 2022; Lagabrielle et al., 2010; Sahraoui et al., 2021). Les experts locaux jouent généralement un rôle important pour la validation des résultats de modélisation au regard de leurs connaissances sur l'écologie des espèces (Di Febbraro et al., 2018; Johnson et al., 2012; Villero et al., 2017) comme nous l'avons illustré dans le chapitre 1. Néanmoins, le dire d'expert s'avère par nature subjectif et peut révéler des biais plus ou moins importants, donc il est nécessaire de qualifier et de limiter l'influence de ces biais sur les résultats, par exemple en augmentant le nombre d'experts consultés (Bennett et al., 2023; Caley et al., 2014). De plus, l'implication des acteurs dans les processus de modélisation s'avère nécessaire pour des choix qui visent à répondre à des objectifs opérationnels tels que la sélection des espèces étudiées (Boileau, 2022; Sahraoui et al., 2021), des facettes de biodiversité étudiées (Cadotte et Tucker, 2018; Honeck et al., 2020; Lagabrielle et al., 2010; Reddy, 2021) ou différentes options méthodologiques de priorisation spatiale (Lehtomäki et Moilanen, 2013a; Miller et al., 2006). La modélisation participative construite avec et pour les acteurs est une solution pour faciliter l'utilisation de ces méthodologies ainsi que leur considération dans la prise des décisions (Barreteau et al., 2003; Beier et al., 2011; Lagabrielle et al., 2010; Voinov et Bousquet, 2010; Whitehead et al., 2017).

Finalement, l'appropriation des outils de modélisation et des résultats implique de lever des verrous socio-organisationnels qui concernent la compréhension, la transparence et l'acceptation des résultats par les acteurs (Mechin, 2020). L'implication des acteurs à travers un travail de concertation s'avère alors primordiale pour réaliser dans un premier temps un travail pédagogique auprès des acteurs qui peuvent ne pas disposer des bagages nécessaires pour comprendre les enjeux de la biodiversité (Dantec, 2017; Levrel et al., 2018). Il peut également parfois exister des verrous liés à des réticences concernant l'utilisation de nouvelles méthodologies, auquel l'implication des acteurs semblent répondre (Bergsten et Zetterberg, 2013; Sahraoui et al., 2021). Par la suite, il est nécessaire de fournir des résultats clairs et honnêtes afin d'explicitier les incertitudes liées aux prérequis des modèles, aux biais des données et les incertitudes des modèles, par exemple comme ceux que nous avons exposés précédemment (Drira, 2019; Guillera-Aroita et al., 2015). L'intégration des acteurs est cruciale mais s'avère prendre un temps important à l'image de la concertation territoriale. Ainsi, nos travaux se sont limités à quelques échanges sur les contraintes et besoins des trois territoires utilisés.

De fait, une perspective majeure de nos travaux à venir sera de présenter ce cadre méthodologique et ces résultats aux acteurs des territoires afin de tester la plus-value de son utilisation.

### **3. Développer une « *Systematic Mitigation Planning* » à l'aide de la modélisation spatiale**

Les outils de priorisation spatiale que nous utilisons dans ce cadre méthodologique sont issus de la Planification Systématique de la Conservation (SCP) et offrent de nombreuses applications pour aider à résoudre des problèmes en lien avec les parties prenantes (Moilanen et al., 2022a; Elina A. Virtanen et al., 2022). L'idée de mêler l'approche de SCP avec l'application de la séquence ERC a été initialement proposé par Kiesecker et al. (2010) afin d'anticiper la mise en œuvre de la séquence et mener des actions plus efficaces sur les plans écologiques, sociaux et économiques. Depuis des études ont confirmé le réel intérêt de combiner les deux concepts afin d'améliorer l'application de la séquence ERC (Bigard et al., 2020; Kujala et al., 2015; Moilanen, 2013; Underwood et al., 2018; Underwood, 2011; Whitehead et al., 2017). Bigard et al. (2020) propose en effet une démarche de « *Systematic Mitigation Planning* » qui s'articule autour des étapes de la séquence ERC appliquées dans le cadre de l'EES. Ainsi, l'anticipation dès la séquence ERC à l'échelle de la planification pourrait permettre l'amélioration voire la proposition d'une stratégie d'évitement (Boileau, 2022; Phalan et al., 2018) et d'une stratégie compensation (Kujala et al., 2015; Simmonds et al., 2020) qui font actuellement cruellement défaut. Dans l'esprit de ces travaux, nous illustrons l'intérêt d'ajuster le cadre méthodologique proposé pour répondre aux étapes de l'ERC.

Les objectifs de l'évitement sont similaires à ceux des SCP, il s'agit de définir les zones prioritaires de biodiversité à ne pas impacter pour l'évitement et à protéger pour les SCP (Bigard, 2018). Pour définir les objectifs de conservation, les parties prenantes sont intégrées au processus de SCP (Lehtomäki et al., 2016; Margules et Pressey, 2000; Pressey et Bottrill, 2008). De la même manière, le cadre méthodologique nécessite d'être confronté aux acteurs de la planification territoriale pour répondre à leurs besoins et représenter les enjeux de conservation locaux. Ainsi en fonction des questions et des objectifs des acteurs de l'aménagement du territoire, les composantes de la biodiversité et la hiérarchisation des enjeux peuvent être modulées, pour par exemple : (a) prioriser les enjeux de conservation (chapitre 2 ; Montesino Pouzols et al., 2014; Thomson et al., 2020), (b) prioriser les vulnérabilités des espèces aux pressions (chapitre 3 ; Tulloch et al., 2015; Elina A. Virtanen et al., 2022) et intégrer différentes facettes de la biodiversité (chapitre 4 ; Cadotte et Tucker, 2018; Sanguet et al., 2023).

L'évitement des impacts de l'aménagement du territoire nécessite également d'appréhender ses impacts cumulés (Article R 122-5 du code de l'environnement) qui restent peu appréhendés dans l'EE (Bigard et al., 2017a; Phalan et al., 2018). Les impacts cumulés désignent l'ensemble des incidences de différents projets sur la biodiversité en prenant en compte les effets à court, moyen et long termes, directs et indirects, permanents et temporaires, de chacun d'eux. Pour évaluer les impacts cumulés, il est nécessaire de connaître l'état de référence, l'état des enjeux actuels de biodiversité et les confronter aux pressions d'aménagement futures. De nombreux d'acteurs de l'aménagement<sup>41</sup> du territoire

---

<sup>41</sup> Groupes de travail de la CERCO (<https://cresco.fr/>) et l'UPGE (<https://www.genie-ecologique.fr/>)

s'accordent à dire que l'échelle territoriale de l'EES offre une meilleure évaluation des impacts cumulés (Bigard, 2018; Kiesecker et al., 2010; McKenney et Kiesecker, 2010; Ollivier et al., 2020; Whitehead et al., 2017).

Les données des futures pressions d'aménagement peuvent simplement utiliser les sites d'extension urbaine envisagés par la collectivité territoriale<sup>42</sup> ou bien mobiliser des outils de modélisation du processus d'urbanisation tels que SimUrba (Calvet et al., 2020) ou de calcul de potentiel foncier (Cerema, 2017). Les impacts cumulés futurs de l'aménagement du territoire peuvent être quantifiés en partie par l'identification des points de conflits (par composantes de biodiversité ou groupes taxonomiques) (Tardieu et al., 2015; Whitehead et al., 2017). Cette approche ne considère néanmoins pas le changement de valeur de biodiversité entre les changements d'occupations du sol, comme l'illustre les études d'écologie urbaine des Oiseaux en fonction du paysage urbain (Humphrey et al., 2023; Plummer et al., 2020). Les outils de modélisation peuvent permettre d'estimer ces changements (Guisan et al., 2017). Par ailleurs, pour éviter le « *shifting baseline syndrome* »<sup>43</sup> (Soga et Gaston, 2018) vis-à-vis de la biodiversité précédemment impactée, la collecte de l'artificialisation passée à travers des analyses diachroniques semble primordiale (Doxa et al., 2017). Pour cela, il convient de définir une date de référence qui est peut-être difficile à fixer en raison de la disponibilité des données passées (en particulier nécessaire à la modélisation). Néanmoins, bien que l'échelle de l'EES soit reconnue comme adaptée pour évaluer les impacts cumulés, encore très peu d'études ont été menées (Doxa et al., 2017; Whitehead et al., 2017).

En France, les guides d'application de l'ERC et l'autorité environnementale considèrent la planification territoriale essentiellement à l'échelle de l'évitement (CGDD, 2021, 2017). Néanmoins, considérer l'ensemble de la séquence ERC offre l'opportunité d'itérer la séquence afin d'aboutir à des projets d'aménagement plus sobres. Ainsi, la mise à disposition d'outils d'aide à la décision est précieuse. La modélisation offre la possibilité d'analyser les stratégies et différents scénarios d'aménagement afin de questionner les choix ainsi qu'anticiper la séquence ERC (Bigard, 2018; Bigard et Leroy, 2020; Boileau, 2022; Padilla et al., 2022; Tarabon, 2020). De plus, ces outils peuvent permettre d'opérer un travail prospectif permettant de construire une stratégie de compensation territorialisée (Kujala et al., 2015; Simmonds et al., 2020), à l'image des Sites Naturels de Restauration et Renaturation<sup>44</sup> (ex-SNC) (Padilla et al., 2022). Ils nécessitent alors de répondre aux contraintes d'équivalence écologique ainsi que d'efficacité et de faisabilité de la compensation (Quétier et al., 2014; Regnery, 2017). Les outils de SCP pourraient alors être utilisés pour résoudre les problèmes d'optimisation de ces trois contraintes de la compensation (Kujala et al., 2015; Kukkala et Moilanen, 2013; Moilanen, 2013). Par conséquent, les outils de modélisation et le cadre méthodologique utilisé

---

<sup>42</sup> Le règlement graphique des PLU(i) définit la vocation de chaque parcelle du cadastre du territoire concerné.

<sup>43</sup> L'amnésie écologique en français, est un concept qui suggère que chaque génération perçoit comme point de référence d'un écosystème celui qu'il a connu depuis sa naissance, changeant le point de référence vers des états dégradés.

<sup>44</sup> Anciennement Sites Naturels de Compensation (SNC) prévu par la loi "Biodiversité" du 8 août 2016, loi industrie verte du 23 octobre 2023 élargie ce dispositif à d'autres objectifs que la compensation notamment aux actions volontaires de restauration, le renommant alors SNRR.

dans cette thèse offrent la possibilité d'améliorer le traitement des étapes de la séquence ERC afin de combler ses importantes lacunes d'application qui amènent aujourd'hui à une perte nette de biodiversité. Des travaux complémentaires sont nécessaires pour ajuster les outils de modélisation aux différentes étapes de la séquence ERC ainsi que de tester leur intérêt, faisabilité et opérationnalité.

#### 4. Penser une planification du territoire dans un contexte plus large

Le changement climatique principalement dû aux activités humaines a entraîné une augmentation de la température moyenne globale d'1,2 degrés en 2022 par rapport aux niveaux de 1850-1900 (Pörtner et al., 2022). Les conséquences sur la biodiversité sont déjà visibles et le changement climatique figure déjà comme l'un des principaux moteurs d'érosion de la biodiversité (Araújo et al., 2011, 2006; Burns et al., 2016; IPBES, 2019) et cela devrait s'accroître à mesure que le changement climatique s'intensifie (Feehan et al., 2009; Pörtner et al., 2022). Le changement des variations de températures, du régime des pluies et l'augmentation et l'intensification des phénomènes extrêmes vont impacter l'ensemble des facettes de la biodiversité des gènes au biome (Bellard et al., 2012). Tsianou et al. (2021) relèvent l'influence majeure des facteurs climatiques sur la diversité fonctionnelle et spécifique des Amphibiens, Reptiles et des Mammifères d'Europe. Face à cela, la réponse des espèces peut s'exprimer à travers leur plasticité phénotypique ou évolutive : en se déplaçant spatialement, en modifiant leurs traits d'histoire de vie temporelle (ex. phénologie) ou en modifiant leurs traits d'histoire de vie physiologique (Bellard et al., 2012). Ainsi, le changement de répartition géographique est l'une des réponses des espèces (Costanza et Terando, 2019; Keeley et al., 2018; Thuiller, 2007). Or, la vitesse du changement climatique est plus rapide que le changement de distribution des espèces, faisant alors peser un risque d'extinction significatif pour les espèces exclues de leur niche climatique (Bellard et al., 2012; Devictor et al., 2012; Feehan et al., 2009; Jezkova et Wiens, 2016).

Les effets du changement climatique et de l'occupation du sol doivent être étudiés conjointement (Sirami et al., 2017). En effet, la fragmentation engendrée par l'artificialisation (Di Marco et al., 2018; Simkin et al., 2022) risque d'entraver la réponse des espèces aux changements climatiques en limitant les déplacements de nombreuses espèces (Feehan et al., 2009). Par ailleurs, les impacts du changement climatique sur les activités humaines vont nécessiter des adaptations vis-à-vis de nouvelles vulnérabilités<sup>45</sup> (incendies, montées des eaux, inondations, pertes agricoles...) (Dale et al., 2011; IPCC, 2023) qui risquent également d'impacter la biodiversité et donc s'ajouter aux impacts directs du changement climatique. Par exemple, les ENR<sup>46</sup> sont des nouvelles pressions qui peuvent impacter de manière importante la biodiversité (Dai et al., 2015; Gorman et al., 2023; Powell et Lenton, 2013; Serrano et al., 2020). Un autre exemple de pression concerne la montée des eaux<sup>47</sup> qui va entraîner le déplacement ou la perte d'habitat d'espèces (Bellard et al., 2014; Kuhfuss et al., 2016; Zhu et al., 2015) ainsi que le transfert d'activité humaine, comme l'illustre le programme de transfert de la

---

<sup>45</sup> Le degré par lequel un système risque de subir ou d'être affecté négativement par les effets néfastes des changements climatiques (GIECC).

<sup>46</sup> Energie renouvelable

<sup>47</sup> Carte de montée des eaux interactives : <https://coastal.climatecentral.org>



collection de ressources génétiques de vignes de l'INRAE en raison notamment du risque de pollution saline<sup>48</sup>.

Les outils de modélisation spatiale s'avèrent alors une aide précieuse pour prédire les enjeux de biodiversité en fonction des différents scénarios de changement climatique, d'occupation du sol et de futures pressions (Albert et al., 2017; Costanza et Terando, 2019; Dilts et al., 2016). En effet, ces outils peuvent aider à anticiper ces impacts à travers l'utilisation de scénarios de changement climatique et d'occupation du sol (voir chapitre 2 ; (Froidevaux et al., en soumission; Gorman et al., 2023). Par ailleurs, Zhu et al. (2023) révèlent que pour définir les futures zones à enjeux, différentes approches de modélisation spatiale semblent être à adapter en fonction de la capacité de dispersion des espèces<sup>49</sup>. Toutefois, la capacité de dispersion des espèces vis-à-vis des prédictions des modèles reste une importante source d'incertitude dans un contexte de changement climatique (Albert et al., 2017; Javeline et al., 2015; Kujala et al., 2013; Schmitz et al., 2015). Par conséquent, l'adaptation du cadre méthodologique pour répondre aux futurs changements majeurs pourrait aider les décisions d'aménagement du territoire d'aujourd'hui qui auront un impact sur la biodiversité de demain.

La planification de l'aménagement du territoire a donc un rôle essentiel à jouer vis-à-vis des impacts du changement climatique sur la biodiversité (Costanza et Terando, 2019; Schmitz et al., 2015). En effet, l'EES offre un cadre réglementaire pour anticiper les impacts de l'aménagement du territoire à travers une cohérence territoriale qui permet d'intégrer les continuités écologiques et les impacts cumulés (Bigard et Leroy, 2020; Tarabon et al., 2020; Whitehead et al., 2017), autant d'obstacles à l'adaptation des espèces et des écosystèmes face au changement climatique. Par ailleurs, la planification territoriale peut contribuer de manière significative à la prévention ou l'atténuation des risques en définissant de manière précoce des alternatives et des mesures d'adaptation (Berdoulay et Soubeyran, 2014; Jiricka-Pürner, et al., 2021). En France, les tendances et perspectives du territoire y compris les adaptations aux changements climatiques doivent être traitées dans les états initiaux des évaluations environnementales des documents d'urbanismes (CGDD, 2019). Or, de nombreux travaux concluent sur des recommandations généralistes qui restent difficiles à concrétiser et à appliquer par les décideurs et les aménageurs (Magnan, 2010; Magnan et al., 2012). Ainsi, l'Autorité environnementale (2019) révèle le manque actuel de perspectives dans un contexte de changement climatique des documents de planification territoriale.

---

<sup>48</sup> Autorité environnementale, Avis délibéré n° 2020-06 du 22 avril 2020 - Transfert de la collection de ressources génétiques de vignes de l'INRAE à Gruissan

<sup>49</sup> Pour les espèces au faible capacité de dispersion (par ex. les Amphibiens), l'approche de résilience climatique qui vise à identifier des habitats « refuges » dans lesquels l'espèce peut persister dans les conditions futures (Anderson et al., 2014). Alors que pour les espèces aux capacités de capacité de dispersion plus importantes (par ex. les Oiseaux), les approches de modélisation de niche écologiques (c.-à-d., SDM) sont plus adaptées car ces espèces peuvent être moins sensibles aux caractéristiques géophysiques capturées par une approche de résilience climatique (Zhu et al., 2023).

## 5. Comment transcrire les diagnostics de biodiversité dans les décisions politiques ?

Aujourd'hui, les choix d'aménagement du territoire se réalisent encore largement au détriment de l'environnement (Colsaet et al., 2018; Desjardins, 2021) ; comme l'illustre le projet de liaison autoroutière Castres-Toulouse en cours de construction où l'avis de l'Autorité environnementale recommande de « reconsidérer les mesures d'évitement, réduction et compensation proposées à l'aune des objectifs d'absence de perte nette de biodiversité et d'artificialisation nette »<sup>50</sup>. Sur ce même projet autoroutier, Christophe Cassou, climatologue et co-auteur du 6<sup>e</sup> rapport d'évaluation du GIEC déclare le 22.10.2023 « Il ne s'agit pas d'un déficit de connaissance mais d'un schéma de pensée verrouillé par une vision court-termiste portée par la démagogie qui ne résiste pas aux faits scientifiques ». Par ailleurs, de nombreux travaux pointent les élus locaux comme une catégorie d'acteurs déterminante dans la protection de la biodiversité dans le cadre de la planification territoriale (Bezombes et Regnery, 2020; Bigard, 2018; Dantec, 2017; Levrel et al., 2018). Ces éléments me questionnent alors sur le fait de savoir si le développement d'outils pour améliorer l'information des élus sur les enjeux de biodiversité est suffisant pour améliorer sa prise en compte dans l'aménagement du territoire.

Jules Boileau dans sa thèse évalue les facteurs influençant l'engagement des élus dans la mise en œuvre de la séquence ERC lors de la planification de l'aménagement du territoire (Boileau, 2022). À partir des réponses de quinze élus responsables des questions de biodiversité, d'aménagement et de planification au sein d'intercommunalités, il identifie et caractérise trois verrous. Le premier verrou concerne le manque d'implication des élus dans la prise en compte de la biodiversité lors de l'aménagement du territoire (Bigard, 2018; Boileau, 2022), en raison de la priorisation d'autres sujets et de la nature très politique des questions d'environnement. Le deuxième verrou est lié à une faible connaissance des enjeux réglementaires associés à la prise en compte de la biodiversité (Boileau, 2022; Dantec, 2017; Jacob et al., 2015; Levrel et al., 2018). Enfin, le dernier verrou concerne le décalage entre le discours des élus et celui des techniciens en raison de leur manque de communication (Boileau, 2022).

C'est dans ce sens que différentes structures comme par exemple l'UPGE ou l'ARB Occitanie engagent des travaux pour sensibiliser directement les élus aux questions de biodiversité à travers notamment un regard positif sur la biodiversité. A titre personnel, ces constats me motivent à continuer mes travaux de thèse afin de porter de futurs projets de recherche-action en y intégrant d'avantage les acteurs, notamment les décideurs.

---

<sup>50</sup> Autorité environnementale, Avis délibérés n° 2022-062 et 2022-073 du 6 octobre 2022 – Liaison autoroutière Castres-Toulouse (LACT) (31-82) – Actualisation de l'avis Ae 2016-62



## **BIBLIOGRAPHIE**

---

- Adriaensen, F., Chardon, J.P., De Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H., Matthysen, E., 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64, 233–247. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(02\)00242-6](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(02)00242-6)
- AFB, 2017. Des outils pour la mise en œuvre de la TVB (No. 91), Cahiers techniques.
- Afnor, 2023. Biodiversité et génie écologique - Démarche de conduite d'un état initial de la biodiversité dans le cadre d'un projet. <https://doi.org/NF X32-102>
- Agreste, 2021. L'occupation du sol entre 1982 et 2018 (No. 3), Les dossiers.
- Agreste, 2015. L'artificialisation des terres de 2006 à 2014 : pour deux tiers sur des espaces agricoles. (No. 326), La statistique agricole. Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt, France.
- Aiello-Lammens, M.E., Boria, R.A., Radosavljevic, A., Vilela, B., Anderson, R.P., 2015. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography* 38, 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Aizpurua, O., Cantú-Salazar, L., San Martin, G., Biver, G., Brotons, L., Titeux, N., 2015. Reconciling expert judgement and habitat suitability models as tools for guiding sampling of threatened species. *Journal of Applied Ecology* 52, 1608–1616. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12515>
- Albert, C.H., Chaurand, J., 2018. Comment choisir les espèces pour identifier des réseaux écologiques cohérents entre les niveaux administratifs et les niveaux biologiques ? *Sciences Eaux & Territoires* 26–31. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2018.25.05>
- Albert, C.H., Hervé, M., Fader, M., Bondeau, A., Leriche, A., Monnet, A.-C., Cramer, W., 2020. What ecologists should know before using land use/cover change projections for biodiversity and ecosystem service assessments. *Regional Environmental Change* 20, 106. <https://doi.org/10.1007/s10113-020-01675-w>
- Albert, C.H., Rayfield, B., Dumitru, M., Gonzalez, A., 2017. Applying network theory to prioritize multispecies habitat networks that are robust to climate and land-use change. *Conservation Biology* 31, 1383–1396. <https://doi.org/10.1111/cobi.12943>
- Allan, J.R., Possingham, H.P., Atkinson, S.C., Waldron, A., Di Marco, M., Butchart, S.H.M., Adams, V.M., Kissling, W.D., Worsdell, T., Sandbrook, C., Gibbon, G., Kumar, K., Mehta, P., Maron, M., Williams, B.A., Jones, K.R., Wintle, B.A., Reside, A.E., Watson, J.E.M., 2022. The minimum land area requiring conservation attention to safeguard biodiversity. *Science* 376, 1094–1101. <https://doi.org/10.1126/science.abl9127>
- Allnutt, T.F., McClanahan, T.R., Andréfouët, S., Baker, M., Lagabriele, E., McClennen, C., Rakotomanjaka, A.J.M., Tianarisoa, T.F., Watson, R., Kremen, C., 2012. Comparison of Marine Spatial Planning Methods in Madagascar Demonstrates Value of Alternative Approaches. *PLOS ONE* 7, e28969. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028969>
- Almenar, J.B., Bolowich, A., Elliot, T., Geneletti, D., Sonnemann, G., Rugani, B., 2019. Assessing habitat loss, fragmentation and ecological connectivity in Luxembourg to support spatial planning. *Landscape and Urban Planning* 189, 335–351. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.05.004>
- Anderson, M.G., Clark, M., Sheldon, A.O., 2014. Estimating Climate Resilience for Conservation across Geophysical Settings. *Conservation Biology* 28, 959–970. <https://doi.org/10.1111/cobi.12272>
- Anderson, R.P., 2003. Real vs. artefactual absences in species distributions: tests for *Oryzomys albigularis* (Rodentia: Muridae) in Venezuela. *Journal of Biogeography* 30, 591–605. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00867.x>

- Araújo, M.B., Alagador, D., Cabeza, M., Nogués-Bravo, D., Thuiller, W., 2011. Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters* 14, 484–492. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01610.x>
- Araújo, M.B., Thuiller, W., Pearson, R.G., 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* 33, 1712–1728. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01482.x>
- ARB Occitanie, 2020. Intégration de la biodiversité dans les SCoT et PLU-i - Résultat de l'enquête régionale Occitanie.
- Arnan, X., Cerdá, X., Retana, J., 2017. Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic ant diversity across the biogeographic regions of Europe. *Ecography* 40, 448–457. <https://doi.org/10.1111/ecog.01938>
- Arntzen, J.W., Abrahams, C., Meilink, W.R.M., Iosif, R., Zuiderwijk, A., 2017. Amphibian decline, pond loss and reduced population connectivity under agricultural intensification over a 38 year period. *Biodiversity and Conservation* 26, 1411–1430. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1307-y>
- Aronson, M.F.J., La Sorte, F.A., Nilon, C.H., Katti, M., Goddard, M.A., Lepczyk, C.A., Warren, P.S., Williams, N.S.G., Cilliers, S., Clarkson, B., Dobbs, C., Dolan, R., Hedblom, M., Klotz, S., Kooijmans, J.L., Kühn, I., MacGregor-Fors, I., McDonnell, M., Mörtberg, U., Pyšek, P., Siebert, S., Sushinsky, J., Werner, P., Winter, M., 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* 281, 20133330. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3330>
- Arponen, A., 2012. Prioritizing species for conservation planning. *Biodiversity and Conservation* 21, 875–893. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0242-1>
- Astudillo-Scalia, Y., Albuquerque, F., 2020. Why should we reconsider using species richness in spatial conservation prioritization? *Biodiversity and Conservation* 29, 2055–2067. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-01960-4>
- Aussel, A., Bellenfants, S., Catteau, E., Causse, G., Connord, C., Gaudillat, V., Laporte, O., Maisonneuve, B., Sacca, C., Villejoubert, G., 2023. Notice CarHab - Programme de cartographie nationale des habitats naturels et semi-naturels. MTECT, OFB, MNHN, IGN, réseau des CBN, EVS UMR 5600 Université Jean Monnet Saint- Etienne, PatriNat (OFB - MNHN - CNRS - IRD).
- Autorité environnementale, 2022. Synthèse annuelle 2022 de la conférence des autorités environnementales. Ministère de la transition écologique.
- Autorité environnementale, 2021. Synthèse annuelle 2021 de la conférence des autorités environnementales. Ministère de la transition écologique, France.
- Autorité environnementale, 2019. Synthèse annuelle 2019 L'Ae et les MRAe : une communauté d'Autorités environnementales. France.
- Autorité environnementale, 2018. L'Ae et les MRAe : une communauté d'Autorités environnementales Synthèse annuelle 2018. France.
- Autorité environnementale, 2017. L'Ae et les MRAe : une communauté d'Autorités environnementales Synthèse annuelle 2017. France.
- Autorité environnementale, 2016. L'Ae et les MRAe : une communauté d'Autorités environnementales Synthèse annuelle 2016. France.
- Azam, C., Le Viol, I., Julien, J.-F., Bas, Y., Kerbiriou, C., 2016. Disentangling the relative effect of light pollution, impervious surfaces and intensive agriculture on bat activity with a national-scale

- monitoring program. *Landscape Ecology* 31, 2471–2483. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0417-3>
- Baker, D.J., Maclean, I.M.D., Goodall, M., Gaston, K.J., 2022. Correlations between spatial sampling biases and environmental niches affect species distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 31, 1038–1050. <https://doi.org/10.1111/geb.13491>
- Baker, D.J., Maclean, I.M.D., Goodall, M., Gaston, K.J., 2021. Species distribution modelling is needed to support ecological impact assessments. *Journal of Applied Ecology* 21–26. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13782>
- Baker, M., Carter, J., Short, M., Jay, S., 2005. *Strategic Environmental Assessment and Land Use Planning: An International Evaluation*. Routledge.
- Ball, I.R., Possingham, H.P., Watts, M., 2009. Marxan and relatives: software for spatial conservation prioritisation. *Spatial conservation prioritisation: Quantitative methods and computational tools* 185–195.
- Balotari-Chiebao, F., Valkama, J., Byholm, P., 2021. Assessing the vulnerability of breeding bird populations to onshore wind-energy developments in Finland.
- Barber, R.A., Ball, S.G., Morris, R.K.A., Gilbert, F., 2022. Target-group backgrounds prove effective at correcting sampling bias in Maxent models. *Diversity and Distributions* 28, 128–141. <https://doi.org/10.1111/ddi.13442>
- Barnier, F., Figuet, S., Poncet, L., Touroult, J., 2018. *La biodiversité en France. 50 chiffres expliqués sur les espèces*. UMS PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), France.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–57. <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- Barré, K., Kerbiriou, C., Ing, R.-K., Bas, Y., Azam, C., Le Viol, I., Spoelstra, K., 2021. Bats seek refuge in cluttered environment when exposed to white and red lights at night. *Movement Ecology* 9, 3. <https://doi.org/10.1186/s40462-020-00238-2>
- Barré, K., Le Viol, I., Bas, Y., Julliard, R., Kerbiriou, C., 2018. Estimating habitat loss due to wind turbine avoidance by bats: Implications for European siting guidance. *Biological Conservation* 226, 205–214. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.011>
- Barreteau, O., Antona, M., D'Aquino, P., Aubert, S., Boissau, S., Bousquet, F., Daré, W., Etienne, M., Le Page, C., Mathevet, R., Trébuil, G., Weber, J., 2003. Our companion modelling approach. *Journal of Artificial Societies and Social Simulation*.
- Bas, Y., Kerbiriou, C., Roemer, C., Julien, J.-F., 2022. Maps of predicted bat distribution. *Muséum national d'Histoire naturelle*.
- Bas, Y., Kerbiriou, C., Roemer, C., Julien, J.-F., 2020. Bat population trends. *Muséum national d'Histoire naturelle*.
- Bauer, B., Kleyer, M., Albach, D.C., Blasius, B., Brose, U., Ferreira-Arruda, T., Feudel, U., Gerlach, G., Hof, C., Kreft, H., Kuczynski, L., Löhmus, K., Moorthi, S., Scherber, C., Scheu, S., Zotz, G., Hillebrand, H., 2021. Functional trait dimensions of trophic metacommunities. *Ecography* 44, 1486–1500. <https://doi.org/10.1111/ecog.05869>
- BBOP, 2012. *Standard on Biodiversity Offsets*. Business and Biodiversity Offsets Programme (BBOP), Washington D.C.

- Béchet, B., Le Bissonais, Y., Ruas, A., Aiguilera, A., André, M., Andrieu, H., Ay, J.-S., Baumont, C., Barbe, E., Beaudet-Vidal, L., et al. 2017. Sols artificialisés et processus d'artificialisation des sols, Déterminants, impacts et leviers d'action. INRA, France.
- Beck, J., Ballesteros-Mejia, L., Nagel, P., Kitching, I.J., 2013. Online solutions and the 'Wallacean shortfall': what does GBIF contribute to our knowledge of species' ranges? *Diversity and Distributions* 19, 1043–1050. <https://doi.org/10.1111/ddi.12083>
- Beck, J., Böller, M., Erhardt, A., Schwanghart, W., 2014. Spatial bias in the GBIF database and its effect on modeling species' geographic distributions. *Ecological Informatics* 19, 10–15. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2013.11.002>
- Beier, P., Spencer, W., Baldwin, R.F., McRAE, B.H., 2011. Toward Best Practices for Developing Regional Connectivity Maps: Regional Connectivity Maps. *Conservation Biology* 25, 879–892. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01716.x>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15, 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Bellard, C., Leclerc, C., Courchamp, F., 2014. Impact of sea level rise on the 10 insular biodiversity hotspots. *Global Ecology and Biogeography* 23, 203–212. <https://doi.org/10.1111/geb.12093>
- Belote, R.T., Barnett, K., Dietz, M.S., Burkle, L., Jenkins, C.N., Dreiss, L., Aycrigg, J.L., Aplet, G.H., 2021. Options for prioritizing sites for biodiversity conservation with implications for "30 by 30." *Biological Conservation* 264, 109378. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109378>
- Bennett, A.F., 1999. Linkages in the Landscape: The Role of Corridors and Connectivity in Wildlife Conservation. IUCN.
- Bennett, A.F., Haslem, A., White, M., Hollings, T., Thomson, J.R., 2023. How expert are 'experts'? Comparing expert predictions and empirical data on the use of farmland restoration sites by birds. *Biological Conservation* 282, 110018. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110018>
- Bennett, J.R., Elliott, G., Mellish, B., Joseph, L.N., Tulloch, A.I.T., Probert, W.J.M., Di Fonzo, M.M.I., Monks, J.M., Possingham, H.P., Maloney, R., 2014. Balancing phylogenetic diversity and species numbers in conservation prioritization, using a case study of threatened species in New Zealand. *Biological Conservation* 174, 47–54. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.03.013>
- Berdoulay, V., Soubeyran, O., 2014. Adaptation, science de la durabilité et pensée planificatrice. *Natures Sciences Sociétés* 22, 114–123. <https://doi.org/10.1051/nss/2014024>
- Bergès, L., Avon, C., Bezombes, L., Clauzel, C., Duflot, R., Foltête, J.-C., Gaucherand, S., Girardet, X., Spiegelberger, T., 2020. Environmental mitigation hierarchy and biodiversity offsets revisited through habitat connectivity modelling. *Journal of Environmental Management* 256, 109950. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109950>
- Bergsten, A., Zetterberg, A., 2013. To model the landscape as a network: A practitioner's perspective. *Landscape and Urban Planning* 119, 35–43. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2013.06.009>
- Beston, J.A., Diffendorfer, J.E., Loss, S.R., Johnson, D.H., 2016. Prioritizing Avian Species for Their Risk of Population-Level Consequences from Wind Energy Development. *PLOS ONE* 11, e0150813. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150813>
- Bezombes, L., 2017. Développement d'un cadre méthodologique pour l'évaluation de l'équivalence écologique : Application dans le contexte de la séquence "Éviter, Réduire, Compenser" en France (These de doctorat). Université Grenoble Alpes (ComUE).



- Bezombes, L., Kerbiriou, C., Spiegelberger, T., 2019. Do biodiversity offsets achieve No Net Loss? An evaluation of offsets in a French department. *Biological Conservation* 231, 24–29. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.004>
- Bezombes, L., Regnery, B., 2020. Séquence Éviter-Réduire-Compenser : des enjeux écologiques aux considérations pratiques pour atteindre l'objectif d'absence de perte nette de biodiversité. *Sciences Eaux & Territoires* 4–9. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2020.1.02>
- Bigard, C., 2018. Éviter-Réduire-Compenser: d'un idéal conceptuel aux défis de mise en œuvre : une analyse pluridisciplinaire et multi-échelle (Ecologie des communautés). Université de Montpellier, France.
- Bigard, C., Leroy, M., 2020. Appréhender la séquence Éviter-Réduire-Compenser dès la planification de l'aménagement : du changement d'échelle à sa mise en œuvre dans les territoires. *Sciences Eaux & Territoires* 31, 12–17. <https://doi.org/10.14758/set-revue.2020.1.04>
- Bigard, C., Pioch, S., Thompson, J.D., 2017a. The inclusion of biodiversity in environmental impact assessment: Policy-related progress limited by gaps and semantic confusion. *Journal of Environmental Management* 200, 35–45. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.05.057>
- Bigard, C., Regnery, B., Blasco, F., Thompson, J.D., 2017b. La prise en compte de la biodiversité dans les études d'impacts : évolutions prometteuses mais lacunaires. *Sciences Eaux & Territoires* 8. <https://doi.org/10.14758/set-revue.2017.hs.08>
- Bigard, C., Regnery, B., Pioch, S., Thompson, J.D., 2018. De la théorie à la pratique de la séquence Éviter-Réduire-Compenser (ERC) : éviter ou légitimer la perte de biodiversité ? *Développement durable et territoires* 9, [En ligne]. <https://doi.org/10.4000/developpementdurable.12032>
- Bigard, C., Thiriet, P., Pioch, S., Thompson, J.D., 2020. Strategic landscape-scale planning to improve mitigation hierarchy implementation: An empirical case study in Mediterranean France. *Land Use Policy* 90, 104286. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2019.104286>
- Bocedi, G., Palmer, S.C.F., Malchow, A.-K., Zurell, D., Watts, K., Travis, J.M.J., 2021. RangeShifter 2.0: an extended and enhanced platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Ecography* 44, 1453–1462. <https://doi.org/10.1111/ecog.05687>
- Boileau, J., 2022. Planification de l'aménagement des territoires et intégration des enjeux écologiques : améliorer l'application de la séquence Éviter-Réduire-Compenser par la modélisation écologique participative (These de doctorat). Montpellier 3, France.
- Boileau, J., Calvet, C., Pioch, S., Moulherat, S., 2022. Ecological equivalence assessment: The potential of genetic tools, remote sensing and metapopulation models to better apply the mitigation hierarchy. *Journal of Environmental Management* 305, 114415. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.114415>
- Booth, T.H., Nix, H.A., Busby, J.R., Hutchinson, M.F., 2014. bioclim: the first species distribution modelling package, its early applications and relevance to most current MaxEnt studies. *Diversity and Distributions* 20, 1–9. <https://doi.org/10.1111/ddi.12144>
- Botella, C., Joly, A., Bonnet, P., Monestiez, P., Munoz, F., 2018. A Deep Learning Approach to Species Distribution Modelling, in: Joly, A., Vrochidis, S., Karatzas, K., Karppinen, A., Bonnet, P. (Eds.), *Multimedia Tools and Applications for Environmental & Biodiversity Informatics*. Springer International Publishing, Germany, pp. 169–199. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-76445-0\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-319-76445-0_10)
- Bougrain Dubourg, A., Férey, P., 2020. Bilan de la loi pour la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages (No. 41120– 0020), *Journaux officiels*. Journal officiel de la république française, France.

- Bowler, D.E., Helldbjerg, H., Fox, A.D., de Jong, M., Böhning-Gaese, K., 2019. Long-term declines of European insectivorous bird populations and potential causes. *Conservation Biology* 33, 1120–1130. <https://doi.org/10.1111/cobi.13307>
- Box, G.E.P., 1979. Robustness in the Strategy of Scientific Model Building, in: Launer, R.L., Wilkinson, G.N. (Eds.), *Robustness in Statistics*. Academic Press, pp. 201–236. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-438150-6.50018-2>
- Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E., Schmiegelow, F.K.A., 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157, 281–300. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00200-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4)
- Boyd, R.J., Stewart, G., Pescott, O., 2023. Descriptive inference using large, unrepresentative nonprobability samples: An introduction for ecologists.
- Branton, M., Richardson, J.S., 2011. Assessing the Value of the Umbrella-Species Concept for Conservation Planning with Meta-Analysis. *Conservation Biology* 25, 9–20. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01606.x>
- Breiner, F.T., Guisan, A., Bergamini, A., Nobis, M.P., 2015. Overcoming limitations of modelling rare species by using ensembles of small models. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 1210–1218. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12403>
- Bright, J., Langston, R., Bullman, R., Evans, R., Gardner, S., Pearce-Higgins, J., 2008. Map of bird sensitivities to wind farms in Scotland: A tool to aid planning and conservation. *Biological Conservation* 141, 2342–2356. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.06.029>
- Brodie, J.F., Paxton, M., Nagulendran, K., Balamurugan, G., Clements, G.R., Reynolds, G., Jain, A., Hon, J., 2016. Connecting science, policy, and implementation for landscape-scale habitat connectivity. *Conservation Biology* 30, 950–961. <https://doi.org/10.1111/cobi.12667>
- Brown, C.J., Bode, M., Venter, O., Barnes, M.D., McGowan, J., Runge, C.A., Watson, J.E.M., Possingham, H.P., 2015. Effective conservation requires clear objectives and prioritizing actions, not places or species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112, E4342–E4342. <https://doi.org/10.1073/pnas.1509189112>
- Browning, E., Barlow, K.E., Burns, F., Hawkins, C., Boughey, K., 2021. Drivers of European bat population change: a review reveals evidence gaps. *Mammal Review* 51, 353–368. <https://doi.org/10.1111/mam.12239>
- Brumm, K.J., Hanks, R.D., Baldwin, R.F., Peoples, B.K., 2021. Accounting for multiple dimensions of biodiversity to assess surrogate performance in a freshwater conservation prioritization. *Ecological Indicators* 122, 107320. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107320>
- Brun, P., Thuiller, W., Chauvier, Y., Pellissier, L., Wüest, R.O., Wang, Z., Zimmermann, N.E., 2020. Model complexity affects species distribution projections under climate change. *Journal of Biogeography* 47, 130–142. <https://doi.org/10.1111/jbi.13734>
- Bull, J.W., Gordon, A., Watson, J.E.M., Maron, M., 2016. Seeking convergence on the key concepts in ‘no net loss’ policy. *Journal of Applied Ecology* 53, 1686–1693. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12726>
- Burns, F., Eaton, M.A., Barlow, K.E., Beckmann, B.C., Brereton, T., Brooks, D.R., Brown, P.M.J., Fulaj, N.A., Gent, T., Henderson, I., Noble, D.G., Parsons, M., Powney, G.D., Roy, H.E., Stroh, P., Walker, K., Wilkinson, J.W., Wotton, S.R., Gregory, R.D., 2016. Agricultural Management and Climatic Change Are the Major Drivers of Biodiversity Change in the UK. *PLOS ONE* 11, e0151595. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151595>

- Butchart, S.H.M., Akçakaya, H.R., Chanson, J., Baillie, J.E.M., Collen, B., Quader, S., Turner, W.R., Amin, R., Stuart, S.N., Hilton-Taylor, C., 2007. Improvements to the Red List Index. *PLOS ONE* 2, e140. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000140>
- Büttner, G., 2014. CORINE Land Cover and Land Cover Change Products, in: Manakos, I., Braun, M. (Eds.), *Land Use and Land Cover Mapping in Europe: Practices & Trends, Série de Livres Sur La Télédétection et Le Traitement Numérique Des Images*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 55–74. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-7969-3\\_5](https://doi.org/10.1007/978-94-007-7969-3_5)
- Cadotte, M., Albert, C.H., Walker, S.C., 2013. The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. *Ecology Letters* 16, 1234–1244. <https://doi.org/10.1111/ele.12161>
- Cadotte, M.W., Davies, T.J., Peres-Neto, P.R., 2017. Why phylogenies do not always predict ecological differences. *Ecological Monographs* 87, 535–551. <https://doi.org/10.1002/ecm.1267>
- Cadotte, M.W., Jonathan Davies, T., 2010. Rarest of the rare: advances in combining evolutionary distinctiveness and scarcity to inform conservation at biogeographical scales. *Diversity and Distributions* 16, 376–385. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00650.x>
- Cadotte, M.W., Tucker, C.M., 2018. Difficult decisions: Strategies for conservation prioritization when taxonomic, phylogenetic and functional diversity are not spatially congruent. *Biological Conservation* 225, 128–133. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.06.014>
- Caley, M.J., O’Leary, R.A., Fisher, R., Low-Choy, S., Johnson, S., Mengersen, K., 2014. What is an expert? A systems perspective on expertise. *Ecology and Evolution* 4, 231–242. <https://doi.org/10.1002/ece3.926>
- Calvaruso, C., Blanchart, A., Bertin, S., 2019. Diagnostic de la qualité des sols agricoles et forestiers : indicateurs de suivi et stratégies de déploiement. ADEME, France.
- Calvet, C., Delbar, V., Chapron, P., Brasebin, M., Perret, J., Moulherat, S., 2020. La biodiversité à l’épreuve des choix d’aménagement : une approche par la modélisation appliquée à la Région Occitanie. *Sciences Eaux & Territoires* 31, 24–31. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2020.1.06>
- Canbek, G., 2022. Gaining insights in datasets in the shade of “garbage in, garbage out” rationale: Feature space distribution fitting. *WIREs Data Mining and Knowledge Discovery* 12, e1456. <https://doi.org/10.1002/widm.1456>
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Carmona, C.P., Tamme, R., Pärtel, M., de Bello, F., Brosse, S., Capdevila, P., González-M., R., González-Suárez, M., Salguero-Gómez, R., Vásquez-Valderrama, M., Toussaint, A., 2021. Erosion of global functional diversity across the tree of life. *Science Advances* 7, eabf2675. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abf2675>
- Cash, D.W., Clark, W.C., Alcock, F., Dickson, N.M., Eckley, N., Guston, D.H., Jäger, J., Mitchell, R.B., 2003. Knowledge systems for sustainable development. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100, 8086–8091. <https://doi.org/10.1073/pnas.1231332100>
- Cazalis, V., 2020. Efficacité des aires protégées : la pierre angulaire de la conservation de la biodiversité permet-elle réellement de protéger la nature ? (phdthesis). Université Montpellier.
- CDB COP-10, 2010. Strategic Plan for Biodiversity 2011–2020, Aichi Biodiversity Targets.
- CDB COP-15, 2022. Strategic Plan for Biodiversity 2021–2030, Montréal, Biodiversity Targets.

- Cerema, 2019a. Quelle prise en compte des sols dans les documents d'urbanisme ? France.
- Cerema, 2019b. Mesure de l'artificialisation à l'aide des Fichiers Fonciers - Méthodologie. Cerema, Direction Générale de l'Aménagement, du Logement et de la Nature, Ministère de l'Agriculture, Commissariat général au développement durable, France.
- Cerema, 2017. Adaptation d'un outil de calcul du potentiel foncier. Cerema.
- Cernansky, R., 2017. Biodiversity moves beyond counting species. *Nature* 546, 22–24. <https://doi.org/10.1038/546022a>
- CESBIO, 2022. Dynamic Habitat Indices of NDVI - Available data [WWW Document]. URL <https://files.coinduf.eu/AFSfaJ2Kymt8iYWw/> (accessed 4.3.23).
- CESBIO, 2021. Variables for Biodiversity – Theia [WWW Document]. URL <https://www.theia-land.fr/en/ceslist/variables-for-biodiversity-sec/> (accessed 4.3.23).
- CGDD, 2021. Guide pour la mise en œuvre de l'évitement - Concilier environnement et aménagement des territoires. Commissariat Général au développement durable (CGDD), France.
- CGDD, 2019. A00 - Guide de l'évaluation environnementale des documents d'urbanisme - Une démarche au service de la qualité des documents d'urbanisme, Théma. Commissariat Général au développement durable (CGDD), France.
- CGDD, 2018. Evaluation environnementale - Guide d'aide à la définition des mesures ERC, Théma. Ministère de la transition écologique et solidaire, France.
- CGDD, 2017. Evaluation environnementale : La phase d'évitement de la séquence ERC, Théma. CGDD, Théma, France.
- CGDD, 2013. Lignes directrices nationales sur la séquence éviter, réduire et compenser les impacts sur les milieux naturels, Collection Références. Ministère de l'Écologie et du Développement durables, France.
- CGEDD, 2019. Propositions pour l'amélioration de la qualité des évaluations environnementales (No. 012747–01). Conseil Général de l'Environnement et du Développement Durable (CGEDD), France.
- Chambert, T., Duriez, O., Deleaux, M., Besnard, A., 2023. EolPop, a R-shiny tool for quantifying the demographic impact of species exposed to fatalities: Application to bird collisions with wind turbines. *Journal of Environmental Management* 345, 118923. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2023.118923>
- Chan, K.M.A., Shaw, M.R., Cameron, D.R., Underwood, E.C., Daily, G.C., 2006. Conservation Planning for Ecosystem Services. *PLOS Biology* 4, e379. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040379>
- Chang, W., Cheng, J., Allaire, J., Sievert, C., Schloerke, B., Xie, Y., Allen, H., McPherson, J., Dipert, A., Borges, B., 2023. shiny: Web Application Framework for R. R package version 1.8.0.
- Chaurand, J., 2017. La cohérence interterritoriale des projets de continuités écologiques. L'exemple de la politique Trame verte et bleue en France (These de doctorat). Paris, Institut agronomique, vétérinaire et forestier de France.
- Cherrier, O., Rouveyrol, P., 2021. Hiérarchisation des enjeux de conservation terrestres du réseau Natura 2000 français. UMS PatriNat (OFB/CNRS/MNHN), France.
- Christensen, R., 2022. ordinal: Regression Models for Ordinal Data version 2022.11-16 from CRAN.
- Church, R.L., Stoms, D.M., Davis, F.W., 1996. Reserve selection as a maximal covering location problem. *Biological Conservation* 76, 105–112. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(95\)00102-6](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00102-6)

- Claireau, F., Bas, Y., Pauwels, J., Barré, K., Machon, N., Allegrini, B., Puechmaille, S.J., Kerbiriou, C., 2019. Major roads have important negative effects on insectivorous bat activity. *Biological Conservation* 235, 53–62. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.04.002>
- Clare, J.D.J., Townsend, P.A., Anhalt-Depies, C., Locke, C., Stenglein, J.L., Frett, S., Martin, K.J., Singh, A., Van Deelen, T.R., Zuckerberg, B., 2019. Making inference with messy (citizen science) data: when are data accurate enough and how can they be improved? *Ecological Applications* 29, e01849. <https://doi.org/10.1002/eap.1849>
- Clauzel, C., Bonnevalle, C., 2019. Apports de la modélisation spatiale pour la gestion de la trame verte et bleue. *Cybergeo: European Journal of Geography*. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.32333>
- Clauzel, C., Godet, C., 2020. Combining spatial modeling tools and biological data for improved multispecies assessment in restoration areas. *Biological Conservation* 250, 108713. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108713>
- Clopper, C.J., Pearson, E.S., 1934. The use of confidence or fiducial limits illustrated in the cas of binomial. *Biometrika* 26, 404–413. <https://doi.org/10.1093/biomet/26.4.404>
- Colsaet, A., Laurans, Y., Levrel, H., 2018. What drives land take and urban land expansion? A systematic review. *Land Use Policy* 79, 339–349. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2018.08.017>
- Coly, R., Barré, K., Gourdain, P., Kerbiriou, C., Marmet, J., Tourout, J., 2017. Études chiroptérologiques dans les dossiers réglementaires éoliens : disponibilité de l'information et conformité avec les recommandations nationales et européennes 12.
- Cook, C.N., Mascia, M.B., Schwartz, M.W., Possingham, H.P., Fuller, R.A., 2013. Achieving Conservation Science that Bridges the Knowledge–Action Boundary. *Conservation Biology* 27, 669–678. <https://doi.org/10.1111/cobi.12050>
- Costanza, J.K., Terando, A.J., 2019. Landscape Connectivity Planning for Adaptation to Future Climate and Land-Use Change. *Current Landscape Ecology Reports* 4, 1–13. <https://doi.org/10.1007/s40823-019-0035-2>
- Costello, M.J., Vanhoorne, B., Appeltans, W., 2015. Conservation of biodiversity through taxonomy, data publication, and collaborative infrastructures. *Conservation Biology* 29, 1094–1099. <https://doi.org/10.1111/cobi.12496>
- Costello, M.J., Wiczorek, J., 2014. Best practice for biodiversity data management and publication. *Biological Conservation* 173, 68–73. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.10.018>
- Couderchet, L., Amelot, X., 2010. Faut-il brûler les Znieff ? *Cybergeo: European Journal of Geography*. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.23052>
- Cowie, R.H., Bouchet, P., Fontaine, B., 2022. The Sixth Mass Extinction: fact, fiction or speculation? *Biological Reviews* 97, 640–663. <https://doi.org/10.1111/brv.12816>
- Critchlow, R., Cunningham, C.A., Crick, H.Q.P., Macgregor, N.A., Morecroft, M.D., Pearce-Higgins, J.W., Oliver, T.H., Carroll, M.J., Beale, C.M., 2022. Multi-taxa spatial conservation planning reveals similar priorities between taxa and improved protected area representation with climate change. *Biodiversity and Conservation* 31, 683–702. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02357-1>
- Cunningham, R.B., Lindenmayer, D.B., 2005. Modeling Count Data of Rare Species: Some Statistical Issues. *Ecology* 86, 1135–1142. <https://doi.org/10.1890/04-0589>
- Dai, K., Bergot, A., Liang, C., Xiang, W.-N., Huang, Z., 2015. Environmental issues associated with wind energy – A review. *Renewable Energy* 75, 911–921. <https://doi.org/10.1016/j.renene.2014.10.074>

- Dale, V.H., Efroymson, R.A., Kline, K.L., 2011. The land use–climate change–energy nexus. *Landscape Ecology* 26, 755–773. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9606-2>
- Dantec, R., 2017. Rapport sur la réalité des mesures de compensation des atteintes à la biodiversité engagées sur des grands projets d'infrastructures, intégrant les mesures d'anticipation, les études préalables, les conditions de réalisation et leur suivi. Sénat, France.
- de Bello, F., Botta-Dukát, Z., Lepš, J., Fibich, P., 2021. Towards a more balanced combination of multiple traits when computing functional differences between species. *Methods in Ecology and Evolution* 12, 443–448. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13537>
- Delalandre, L., Gaüzère, P., Thuiller, W., Cadotte, M., Mouquet, N., Mouillot, D., Munoz, F., Denelle, P., Loiseau, N., Morin, X., Violle, C., 2022. Functionally distinct tree species support long-term productivity in extreme environments. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 289, 20211694. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1694>
- Delavenne, J., Metcalfe, K., Smith, R.J., Vaz, S., Martin, C.S., Dupuis, L., Coppin, F., Carpentier, A., 2012. Systematic conservation planning in the eastern English Channel: comparing the Marxan and Zonation decision-support tools. *ICES Journal of Marine Science* 69, 75–83. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr180>
- Desjardins, X., 2021. L'aménagement du territoire, Coursus. Armand Colin, France.
- Devictor, V., Bensaude-Vincent, B., 2016. From ecological records to big data: the invention of global biodiversity. *History and Philosophy of the Life Sciences* 38, 13. <https://doi.org/10.1007/s40656-016-0113-2>
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., Mouquet, N., 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13, 1030–1040. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x>
- Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, Å., Reif, J., Roy, D.B., Schweiger, O., Settele, J., Stefanescu, C., Van Strien, A., Van Turnhout, C., Vermouzek, Z., WallisDeVries, M., Wynhoff, I., Jiguet, F., 2012. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change* 2, 121–124. <https://doi.org/10.1038/nclimate1347>
- Dey, J., Renault, O., 2012. Comment les départements peuvent-ils prendre en compte la biodiversité - Biodiversité et société, in: *L'exigence de la réconciliation, Le temps des sciences*. Fayard, France, p. 471.
- Di Febbraro, M., Sallustio, L., Vizzarri, M., De Rosa, D., De Lisio, L., Loy, A., Eichelberger, B.A., Marchetti, M., 2018. Expert-based and correlative models to map habitat quality: Which gives better support to conservation planning? *Global Ecology and Conservation* 16, e00513. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00513>
- Di Marco, M., Venter, O., Possingham, H.P., Watson, J.E.M., 2018. Changes in human footprint drive changes in species extinction risk. *Nature Communications* 9, 4621. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07049-5>
- Di Minin, E., Brooks, T.M., Toivonen, T., Butchart, S.H.M., Heikinheimo, V., Watson, J.E.M., Burgess, N.D., Challender, D.W.S., Goettsch, B., Jenkins, R., Moilanen, A., 2019. Identifying global centers of unsustainable commercial harvesting of species. *Science Advances* 5, eaau2879. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau2879>
- Di Minin, E., Slotow, R., Hunter, L.T.B., Montesino Pouzols, F., Toivonen, T., Verburg, P.H., Leader-Williams, N., Petracca, L., Moilanen, A., 2016. Global priorities for national carnivore

- conservation under land use change. *Scientific Reports* 6, 23814. <https://doi.org/10.1038/srep23814>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P.B., Moles, A.T., Dickie, J., Gillison, A.N., Zanne, A.E., Chave, J., Joseph Wright, S., Sheremet'ev, S.N., Jactel, H., Baraloto, C., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J.S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M.D., Gorné, L.D., 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529, 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Díaz-García, J.M., Pineda, E., López-Barrera, F., Moreno, C.E., 2017. Amphibian species and functional diversity as indicators of restoration success in tropical montane forest. *Biodiversity and Conservation* 26, 2569–2589. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1372-2>
- Dickson, B.G., Albano, C.M., Anantharaman, R., Beier, P., Fargione, J., Graves, T.A., Gray, M.E., Hall, K.R., Lawler, J.J., Leonard, P.B., Littlefield, C.E., McClure, M.L., Novembre, J., Schloss, C.A., Schumaker, N.H., Shah, V.B., Theobald, D.M., 2019. Circuit-theory applications to connectivity science and conservation. *Conservation Biology* 33, 239–249. <https://doi.org/10.1111/cobi.13230>
- Dilts, T.E., Weisberg, P.J., Leitner, P., Matocq, M.D., Inman, R.D., Nussear, K.E., Esque, T.C., 2016. Multiscale connectivity and graph theory highlight critical areas for conservation under climate change. *Ecological Applications* 26, 1223–1237. <https://doi.org/10.1890/15-0925>
- Domisch, S., Friedrichs, M., Hein, T., Borgwardt, F., Wetzig, A., Jähnig, S.C., Langhans, S.D., 2019. Spatially explicit species distribution models: A missed opportunity in conservation planning? *Diversity and Distributions* 25, 758–769. <https://doi.org/10.1111/ddi.12891>
- Doxa, A., Albert, C.H., Leriche, A., Saatkamp, A., 2017. Prioritizing conservation areas for coastal plant diversity under increasing urbanization. *Journal of Environmental Management* 201, 425–434. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.06.021>
- DREAL PACA, 2017. Guide PLU(i) et biodiversité - Concilier nature et aménagement. DREAL PACA, Cerema.
- Dira, S., 2019. Vers une meilleure prise en compte des incertitudes dans le processus de la planification systémique de la conservation (phdthesis). Université Montpellier ; UR 03AGRO1 Ecosystemes et Ressources Aquatiques (Tunis).
- Dubos, N., Préau, C., Lenormand, M., Papuga, G., Monsarrat, S., Denelle, P., Louarn, M.L., Heremans, S., May, R., Roche, P., Luque, S., 2022. Assessing the effect of sample bias correction in species distribution models. *Ecological Indicators* 145, 109487. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109487>
- Ducros, D., Devillers, R., Messenger, A., Suet, M., Wachoum, A.S., Deschamps, C., Breme, B.M., Petersen, I.K., Kayser, Y., Vincent-Martin, N., Djimasngar, M.N., Portier, B., Champagnon, J., Mondain-Monval, J.-Y., Defos du Rau, P., 2023. Planning from scratch: A new modelling approach for designing protected areas in remote, data-poor regions. *Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14470>
- Duflot, R., Avon, C., Roche, P., Bergès, L., 2018. Combining habitat suitability models and spatial graphs for more effective landscape conservation planning: An applied methodological framework and a species case study. *Journal for Nature Conservation* 46, 38–47. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2018.08.005>
- Dupont, P., Demerges, D., Drouet, E., Luquet, G.Chr., 2013. Révision systématique, taxinomique et nomenclaturale des Rhopalocera et des Zygaenidae de France métropolitaine. Conséquences sur l'acquisition et la gestion des données d'inventaire (No. 19). MNHN-SPN.

- EEA, 2017. Landscapes in transition. An account of 25 years of land cover change in Europe (No. 10/2017), Publications Office of the European Union. European Environment Agency (EEA), Luxembourg.
- Elith, J., Leathwick, J.R., Hastie, T., 2008. A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology* 77, 802–813. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x>
- Elvidge, C.D., Zhizhin, M., Ghosh, T., Hsu, F.-C., Taneja, J., 2021. Annual Time Series of Global VIIRS Nighttime Lights Derived from Monthly Averages: 2012 to 2019. *Remote Sensing* 13, 922. <https://doi.org/10.3390/rs13050922>
- Essens, T., van Langevelde, F., Vos, R.A., Van Swaay, C.A.M., WallisDeVries, M.F., 2017. Ecological determinants of butterfly vulnerability across the European continent. *Journal of Insect Conservation* 21, 439–450. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-9972-4>
- Etard, A., Morrill, S., Newbold, T., 2020. Global gaps in trait data for terrestrial vertebrates. *Global Ecology and Biogeography* 29, 2143–2158. <https://doi.org/10.1111/geb.13184>
- European Commission, 2020. Communication from the commission to the European parliament, the council, the European economic and social committee and the committee of the regions: EU Biodiversity Strategy for 2030.
- Fahrig, L., 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *The Journal of wildlife management* 61, 603–610. <https://doi.org/10.2307/3802168>
- Feehan, J., Harley, M., van Minnen, J., 2009. Climate change in Europe. 1. Impact on terrestrial ecosystems and biodiversity. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29, 409–421. <https://doi.org/10.1051/agro:2008066>
- Ferraille, T., Kerbirou, C., Bigard, C., Claireau, F., Thompson, J.D., 2023. Integrating biodiversity assessments into local conservation planning: the importance of assessing suitable data sources. *Peer Community Journal, Ecology* 3. <https://doi.org/10.24072/pcjournal.331>
- Ferrier, S., Pressey, R.L., Barrett, T.W., 2000. A new predictor of the irreplaceability of areas for achieving a conservation goal, its application to real-world planning, and a research agenda for further refinement. *Biological Conservation* 93, 303–325. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00149-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00149-4)
- Firehock, K., Walker, R.A., 2015. *Strategic Green Infrastructure Planning: A Multi-Scale Approach*. Island Press.
- Fisher, R.A., 1935. The Logic of Inductive Inference. *Journal of the Royal Statistical Society* 98, 39–82. <https://doi.org/10.2307/2342435>
- Fithian, W., Elith, J., Hastie, T., Keith, D.A., 2015. Bias correction in species distribution models: pooling survey and collection data for multiple species. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 424–438. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12242>
- Fletcher, R., Fortin, M.-J., 2018. *Spatial Ecology and Conservation Modeling: Applications with R*. Springer International Publishing, Germany. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-01989-1>
- Fletcher, R.J., Hefley, T.J., Robertson, E.P., Zuckerberg, B., McCleery, R.A., Dorazio, R.M., 2019. A practical guide for combining data to model species distributions. *Ecology* 100, e02710. <https://doi.org/10.1002/ecy.2710>
- Fletcher, R.J., Reichert, B.E., Holmes, K., 2018. The negative effects of habitat fragmentation operate at the scale of dispersal. *Ecology* 99, 2176–2186. <https://doi.org/10.1002/ecy.2467>



- Foltête, J.-C., 2019. How ecological networks could benefit from landscape graphs: A response to the paper by Spartaco Gippoliti and Corrado Battisti. *Land Use Policy* 80, 391–394. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2018.04.020>
- Foltête, J.-C., Savary, P., Clauzel, C., Bourgeois, M., Girardet, X., Sahraoui, Y., Vuidel, G., Garnier, S., 2020. Coupling landscape graph modeling and biological data: a review. *Landscape Ecology* 35, 1035–1052. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-00998-7>
- Foltête, J.-C., Vuidel, G., Savary, P., Clauzel, C., Sahraoui, Y., Girardet, X., Bourgeois, M., 2021. Graphab: An application for modeling and managing ecological habitat networks. *Software Impacts* 8, 100065. <https://doi.org/10.1016/j.simpa.2021.100065>
- Fosse, J., Belaunde, J., Dégremont, M., Grémillet, A., 2019. Objectif "Zéro artificialisation nette" : quels leviers pour protéger les sols ? France Stratégie, France.
- Fourcade, Y., Engler, J.O., Rödder, D., Secondi, J., 2014. Mapping Species Distributions with MAXENT Using a Geographically Biased Sample of Presence Data: A Performance Assessment of Methods for Correcting Sampling Bias. *PLOS ONE* 9, e97122. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097122>
- Frick, W.F., Kingston, T., Flanders, J., 2020. A review of the major threats and challenges to global bat conservation. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1469, 5–25. <https://doi.org/10.1111/nyas.14045>
- Froidevaux, J.S.P., Le Viol, I., Barré, K., Bas, Y., Kerbirou, C., en soumission. Coupling renewable energy infrastructure planning and biodiversity conservation: a modeling-based framework 20.
- Froidevaux, J.S.P., Toshkova, N., Barbaro, L., Benítez-López, A., Kerbirou, C., Le Viol, I., Pacifici, M., Santini, L., Stawski, C., Russo, D., et al. 2023. A species-level trait dataset of bats in Europe and beyond. *Scientific Data* 10, 253. <https://doi.org/10.1038/s41597-023-02157-4>
- Fukuda, S., De Baets, B., 2016. Data prevalence matters when assessing species' responses using data-driven species distribution models. *Ecological Informatics* 32, 69–78. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2016.01.005>
- Fundingsland Tetlow, M., Hanusch, M., 2012. Strategic environmental assessment: the state of the art. *Impact Assessment and Project Appraisal* 30, 15–24. <https://doi.org/10.1080/14615517.2012.666400>
- Gallagher, R.V., Falster, D.S., Maitner, B.S., Salguero-Gómez, R., Vandvik, V., Pearse, W.D., Schneider, F.D., Kattge, J., Poelen, J.H., Madin, J.S., et al. 2020. Open Science principles for accelerating trait-based science across the Tree of Life. *Nature Ecology & Evolution* 4, 294–303. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1109-6>
- Gargominy, O., Terceire, S., Régnier, C., Ramage, T., Dupont, T., Daszkiewicz, P., Poncet, L., 2021. TAXREF v14, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en oeuvre et diffusion, Rapport Patrinat. UMS PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), France.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., Toussaint, J.-P., 2004. Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties During Secondary Succession. *Ecology* 85, 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Gaston, K.J., Fuller, R.A., 2008. Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 14–19. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.001>
- Gaucherand, S., Pioch, S., Quétier, F., Barillier, A., Olivereau, F., 2020. Enjeux d'une approche territorialisée de la séquence ERC : dialogue autour de quelques questions clés. *Sciences Eaux & Territoires* 31, 56–63. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2020.1.11>

- Gibb, H., Hochuli, D.F., 2002. Habitat fragmentation in an urban environment: large and small fragments support different arthropod assemblages. *Biological Conservation* 106, 91–100. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00232-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00232-4)
- Gillespie, T.W., Foody, G.M., Rocchini, D., Giorgi, A.P., Saatchi, S., 2008. Measuring and modelling biodiversity from space. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 32, 203–221. <https://doi.org/10.1177/0309133308093606>
- Godet, L., 2010. La « nature ordinaire » dans le monde occidental. *L'Espace géographique* 39, 295–308. <https://doi.org/10.3917/eg.394.0295>
- Godet, L., Devictor, V., 2018. What Conservation Does. *Trends in Ecology & Evolution* 33, 720–730. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.07.004>
- Gontier, M., Balfors, B., Mörtberg, U., 2006. Biodiversity in environmental assessment - current practice and tools for prediction. *Environmental Impact Assessment Review* 26, 268–286. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2005.09.001>
- Gonzalez, A., Vihervaara, P., Balvanera, P., Bates, A.E., Bayraktarov, E., Bellingham, P.J., Bruder, A., Campbell, J., Catchen, M.D., Cavender-Bares, J., et al. 2023. A global biodiversity observing system to unite monitoring and guide action. *Nature Ecology & Evolution* 1–5. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02171-0>
- Goodwin, B.J., Fahrig, L., 2002. How does landscape structure influence landscape connectivity? *Oikos* 99, 552–570. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.11824.x>
- Gorman, C.E., Torsney, A., Gaughran, A., McKeon, C.M., Farrell, C.A., White, C., Donohue, I., Stout, J.C., Buckley, Y.M., 2023. Reconciling climate action with the need for biodiversity protection, restoration and rehabilitation. *Science of The Total Environment* 857, 159316. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159316>
- Grand, J., Saunders, S.P., Michel, N.L., Elliott, L., Beilke, S., Bracey, A., Gehring, T.M., Gnass Giese, E.E., Howe, R.W., Kasberg, B., Miller, N., Niemi, G.J., Norment, C.J., Tozer, D.C., Wu, J., Wilsey, C., 2020. Prioritizing coastal wetlands for marsh bird conservation in the U.S. Great Lakes. *Biological Conservation* 249, 108708. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108708>
- Grenié, M., Denelle, P., Tucker, C.M., Munoz, F., Violle, C., 2017. funrar: An R package to characterize functional rarity. *Diversity and Distributions* 23, 1365–1371. <https://doi.org/10.1111/ddi.12629>
- Grenié, M., Mouillot, D., Villéger, S., Denelle, P., Tucker, C.M., Munoz, F., Violle, C., 2018. Functional rarity of coral reef fishes at the global scale: Hotspots and challenges for conservation. *Biological Conservation* 226, 288–299. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.08.011>
- Gruner, D.S., Bracken, M.E.S., Berger, S.A., Eriksson, B.K., Gamfeldt, L., Matthiessen, B., Moorthi, S., Sommer, U., Hillebrand, H., 2017. Effects of experimental warming on biodiversity depend on ecosystem type and local species composition. *Oikos* 126, 8–17. <https://doi.org/10.1111/oik.03688>
- Guilhaumon, F., Albouy, C., Claudet, J., Velez, L., Ben Rais Lasram, F., Tomasini, J.-A., Douzery, E.J.P., Meynard, C.N., Mouquet, N., Troussellier, M., Araújo, M.B., Mouillot, D., 2015. Representing taxonomic, phylogenetic and functional diversity: new challenges for Mediterranean marine-protected areas. *Diversity and Distributions* 21, 175–187. <https://doi.org/10.1111/ddi.12280>
- Guillera-Arroita, G., Lahoz-Monfort, J.J., Elith, J., Gordon, A., Kujala, H., Lentini, P.E., McCarthy, M.A., Tingley, R., Wintle, B.A., 2015. Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications. *Global Ecology and Biogeography* 24, 276–292. <https://doi.org/10.1111/geb.12268>

- Guillet, F., Le Floch, C., Julliard, R., 2019. Séquence Eviter-Réduire-Compenser : quelle biodiversité est visée par les mesures d'évitement ? *Sciences Eaux et Territoires* 1–8. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2019.HS.07>
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8, 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Guisan, A., Thuiller, W., Zimmermann, N.E., 2017. *Habitat Suitability and Distribution Models: with Applications in R*. Cambridge University Press.
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner, J.B., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P.R., Tulloch, A.I.T., Regan, T.J., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T.G., Rhodes, J.R., Maggini, R., Setterfield, S.A., Elith, J., Schwartz, M.W., Wintle, B.A., Broennimann, O., Austin, M., Ferrier, S., Kearney, M.R., Possingham, H.P., Buckley, Y.M., 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters* 16, 1424–1435. <https://doi.org/10.1111/ele.12189>
- Guisan, A., Zimmermann, N., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology 135, 147–186.
- Güneralp, B., Reba, M., Hales, B.U., Wentz, E.A., Seto, K.C., 2020. Trends in urban land expansion, density, and land transitions from 1970 to 2010: a global synthesis. *Environmental Research Letters* 15, 044015. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab6669>
- Hallmann, C.A., Ssymank, A., Sorg, M., de Kroon, H., Jongejans, E., 2021. Insect biomass decline scaled to species diversity: General patterns derived from a hoverfly community. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118, e2002554117. <https://doi.org/10.1073/pnas.2002554117>
- Hanson, J.O., Schuster, R., Morrell, N., Strimas-Mackey, M., Edwards, B.P.M., Watts, M.E., Arcese, P., Bennett, J., Possingham, H.P., 2021. prioritizr: Systematic Conservation Prioritization in R.
- Hao, T., Elith, J., Guillera-Arroita, G., Lahoz-Monfort, J.J., 2019. A review of evidence about use and performance of species distribution modelling ensembles like BIOMOD. *Diversity and Distributions* 25, 839–852. <https://doi.org/10.1111/ddi.12892>
- Hawke, A., 2009. *The Australian Environment Act: Report of the Independent Review of the Environment Protection and Biodiversity Conservation Act 1999*. Department of the Environment, Water, Heritage and the Arts, Australie.
- Hermoso, V., Kennard, M.J., Linke, S., 2015a. Assessing the risks and opportunities of presence-only data for conservation planning. *Journal of Biogeography* 42, 218–228. <https://doi.org/10.1111/jbi.12393>
- Hermoso, V., Kennard, M.J., Linke, S., 2015b. Evaluating the costs and benefits of systematic data acquisition for conservation assessments. *Ecography* 38, 283–292. <https://doi.org/10.1111/ecog.00792>
- Hölker, F., Bolliger, J., Davies, T.W., Giavi, S., Jechow, A., Kalinkat, G., Longcore, T., Spoelstra, K., Tidau, S., Visser, M.E., Knop, E., 2021. Pressing Research Questions on How Light Pollution Affects Biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9, 767177. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.767177>
- Honeck, E., Sanguet, A., Schlaepfer, M.A., Wyler, N., Lehmann, A., 2020. Methods for identifying green infrastructure. *SN Applied Sciences* 2, 1916. <https://doi.org/10.1007/s42452-020-03575-4>
- Horellou, A., Dore, A., Herard, K., Siblet, J.-P., 2014. *Guide méthodologique pour l'inventaire continu des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF) en milieu continental*. MNHN-SPN.
- Horváth, Z., Ptacnik, R., Vad, C.F., Chase, J.M., 2019. Habitat loss over six decades accelerates regional and local biodiversity loss via changing landscape connectance. *Ecology Letters* 22, 1019–1027. <https://doi.org/10.1111/ele.13260>

- Huang, J., He, J., Liu, D., Li, C., Qian, J., 2018. An ex-post evaluation approach to assess the impacts of accomplished urban structure shift on landscape connectivity. *Science of The Total Environment* 622–623, 1143–1152. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.094>
- Hughes, A.C., Orr, M.C., Ma, K., Costello, M.J., Waller, J., Provoost, P., Yang, Q., Zhu, C., Qiao, H., 2021. Sampling biases shape our view of the natural world. *Ecography* 44, 1259–1269. <https://doi.org/10.1111/ecog.05926>
- Humphrey, J.E., Haslem, A., Bennett, A.F., 2023. Housing or habitat: what drives patterns of avian species richness in urbanized landscapes? *Landscape Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s10980-023-01666-2>
- Husson, F., Lê, S., Pagès, J., 2017. *Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R*, 2nd ed, Chapman & Hall/CRC.
- IGN, 2022. Géoservices - Téléchargement de données [WWW Document]. URL <https://geoservices.ign.fr/telechargement> (accessed 4.3.23).
- Iknayan, K.J., Tingley, M.W., Furnas, B.J., Beissinger, S.R., 2014. Detecting diversity: emerging methods to estimate species diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 29, 97–106. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.10.012>
- Inglada, J., Vincent, A., Thierion, V., 2019. Theia OSO Land Cover Map 2019 [Data set]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.6538321>
- Inglada, J., Vincent, A., Thierion, V., 2018. Theia OSO Land Cover Map 2018 [Data set]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3613415>
- Insee, 2017. Évolution et structure de la population en 2017 – Population en 2017 | Insee. Institut national de la statistique et des études économiques, France.
- Iorio, É., Dusoulier, F., Soldati, F., Noël, F., Guilloton, J.-A., Doucet, G., Ponel, P., Dupont, P., Krieg-Jacquier, R., Chemin, S., Tillier, P., Touroult, J., 2022. Les Arthropodes terrestres dans les études d'impact : limites actuelles et propositions pour une meilleure prise en compte des enjeux de conservation. *Naturae* 43–99. <https://doi.org/10.5852/naturae2022a4>
- IPBES, 2019. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. IPBES secretariat. <https://doi.org/10.5281/zenodo.6417333>
- IPCC, 2023. Climate Change 2022 – Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- IUCN, 2001. IUCN Red List categories and criteria, version 3.1, IUCN Species Survival Commission. ed. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Jacob, C., Pioch, S., Thorin, S., 2016. The effectiveness of the mitigation hierarchy in environmental impact studies on marine ecosystems: A case study in France. *Environmental Impact Assessment Review* 60, 83–98. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2016.04.001>
- Jacob, C., Quétier, F., Aronson, J., Pioch, S., Levrel, H., 2015. Vers une politique française de compensation des impacts sur la biodiversité plus efficace : défis et perspectives. *Vertigo*. <https://doi.org/10.4000/vertigo.15385>
- Jalkanen, J., Vierikko, K., Moilanen, A., 2020. Spatial prioritization for urban Biodiversity Quality using biotope maps and expert opinion. *Urban Forestry & Urban Greening* 49, 126586. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2020.126586>

- Javeline, D., Hellmann, J.J., McLachlan, J.S., Sax, D.F., Schwartz, M.W., Castro Cornejo, R., 2015. Expert opinion on extinction risk and climate change adaptation for biodiversity. *Elementa: Science of the Anthropocene* 3, 000057. <https://doi.org/10.12952/journal.elementa.000057>
- Jenkins, C.N., Van Houtan, K.S., Pimm, S.L., Sexton, J.O., 2015. US protected lands mismatch biodiversity priorities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112, 5081–5086. <https://doi.org/10.1073/pnas.1418034112>
- Jetz, W., McGeoch, M.A., Guralnick, R., Ferrier, S., Beck, J., Costello, M.J., Fernandez, M., Geller, G.N., Keil, P., Merow, C., Meyer, C., Muller-Karger, F.E., Pereira, H.M., Regan, E.C., Schmeller, D.S., Turak, E., 2019. Essential biodiversity variables for mapping and monitoring species populations. *Nature Ecology & Evolution* 3, 539–551. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0826-1>
- Jetz, W., Thomas, G.H., Joy, J.B., Hartmann, K., Mooers, A.O., 2012. The global diversity of birds in space and time. *Nature* 491, 444–448. <https://doi.org/10.1038/nature11631>
- Jezkova, T., Wiens, J.J., 2016. Rates of change in climatic niches in plant and animal populations are much slower than projected climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283, 20162104. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2104>
- Jin, Y., Qian, H., 2019. V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography* 42, 1353–1359. <https://doi.org/10.1111/ecog.04434>
- Jiricka-Pürerer, A., Weichselbaumer, R., Juschten, M., Reinwald, F., 2021. Together we are Stronger – Examining Thematic and Procedural Entry Points for Multidisciplinary, Integral Spatial Planning Approaches to Confront Climate Change. Presented at the Real Corp 2021, Austria, pp. 943–955.
- Johnson, C.J., Hurley, M., Rapaport, E., Pullinger, M., 2012. Using Expert Knowledge Effectively: Lessons from Species Distribution Models for Wildlife Conservation and Management, in: Perera, A.H., Drew, C.A., Johnson, C.J. (Eds.), *Expert Knowledge and Its Application in Landscape Ecology*. Springer, Etats-Unis, pp. 153–171. [https://doi.org/10.1007/978-1-4614-1034-8\\_8](https://doi.org/10.1007/978-1-4614-1034-8_8)
- Johnson, S.A., Ober, H.K., Adams, D.C., 2017. Are keystone species effective umbrellas for habitat conservation? A spatially explicit approach. *Journal for Nature Conservation* 37, 47–55. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2017.03.003>
- Johnston, A., Auer, T., Fink, D., Strimas-Mackey, M., Iliff, M., Rosenberg, K.V., Brown, S., Lanctot, R., Rodewald, A.D., Kelling, S., 2020. Comparing abundance distributions and range maps in spatial conservation planning for migratory species. *Ecological Applications* 30, e02058. <https://doi.org/10.1002/eap.2058>
- Jomier, R., Solène, R., Dupont, P., 2018. National Scientific Validation for Data in the Information System on Nature and Landscapes (Système d'Information sur la Nature et les Paysages - SINP). *Biodiversity Information Science and Standards* e25881. <https://doi.org/10.3897/biss.2.25881>
- Julliard, R., Jiguet, F., 2002. Un suivi intégré des populations d'oiseaux communs en France, in: *Alauda*. Presented at the Colloque Francophone Ornithologique, Limoges, France, pp. 137–147.
- Julliard, R., Jiguet, F., Couvet, D., 2004. Common birds facing global changes: what makes a species at risk? *Global Change Biology* 10, 148–154. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2003.00723.x>
- Kadykalo, A.N., Buxton, R.T., Morrison, P., Anderson, C.M., Bickerton, H., Francis, C.M., Smith, A.C., Fahrig, L., 2021. Bridging research and practice in conservation. *Conservation Biology* 35, 1725–1737. <https://doi.org/10.1111/cobi.13732>

- Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P., Kessler, M., 2021. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *EnviDat* 170122. <https://doi.org/10.16904/envidat.228.v2.1>
- Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P., Kessler, M., 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data* 4, 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Kattge, J., Bönisch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Tautenhahn, S., Werner, G.D.A., Aakala, T., Abedi, M., et al. 2020. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology* 26, 119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Keeley, A.T.H., Ackerly, D.D., Cameron, D.R., Heller, N.E., Huber, P.R., Schloss, C.A., Thorne, J.H., Merenlender, A.M., 2018. New concepts, models, and assessments of climate-wise connectivity. *Environmental Research Letters* 13, 073002. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aacb85>
- Kerr, J.T., Ostrovsky, M., 2003. From space to species: ecological applications for remote sensing. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 299–305. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00071-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00071-5)
- Kiesecker, J.M., Copeland, H., Pocewicz, A., McKenney, B., 2010. Development by design: blending landscape-level planning with the mitigation hierarchy. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8, 261–266. <https://doi.org/10.1890/090005>
- Kim, V., Ralphs, T., Guzelsoy, M., Mahajan, A., Reinhard, H., Hornik, K., Szymanski, C., Theussl, S., 2023. Ipsymphony: Symphony integer linear programming solver in R.
- Knight, A.T., Cowling, R.M., Rouget, M., Balmford, A., Lombard, A.T., Campbell, B.M., 2008. Knowing But Not Doing: Selecting Priority Conservation Areas and the Research–Implementation Gap. *Conservation Biology* 22, 610–617. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00914.x>
- Kolmogorov, A., 1933. Sulla determinazione empirica di una legge didistribuzione. *Giorn Dell'inst Ital Degli Att* 4, 89–91.
- Kondratyeva, A., Grandcolas, P., Pavoine, S., 2019. Reconciling the concepts and measures of diversity, rarity and originality in ecology and evolution. *Biological Reviews* 94, 1317–1337. <https://doi.org/10.1111/brv.12504>
- Kraft, N.J.B., Cornwell, W.K., Webb, C.O., Ackerly, D.D., 2007. Trait Evolution, Community Assembly, and the Phylogenetic Structure of Ecological Communities. *The American Naturalist* 170, 271–283. <https://doi.org/10.1086/519400>
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K.M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters* 13, 597–605. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01457.x>
- Kremen, C., Cameron, A., Moilanen, A., Phillips, S.J., Thomas, C.D., Beentje, H., Dransfield, J., Fisher, B.L., Glaw, F., Good, T.C., Harper, G.J., Hijmans, R.J., Lees, D.C., Louis, E., Nussbaum, R., Raxworthy, C.J., Razafimpahanana, A., Schatz, G.E., Vences, M., Vieites, D.R., Wright, P.C., Zjhra, M., 2008. Aligning Conservation Priorities Across Taxa in Madagascar with High-Resolution Planning Tools. *Science* 320, 222–226. <https://doi.org/10.1126/science.1155193>
- Kuhfuss, L., Rey-Valette, H., Sourisseau, E., Heurtefeux, H., Ruf-ray, X., 2016. Evaluating the impacts of sea level rise on coastal wetlands in Languedoc-Roussillon, France. *Environmental Science & Policy* 59, 26–34. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2016.02.002>

- Kujala, H., Lahoz-Monfort, J.J., Elith, J., Moilanen, A., 2018a. Not all data are equal: Influence of data type and amount in spatial conservation prioritisation. *Methods in Ecology and Evolution* 9, 2249–2261. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13084>
- Kujala, H., Lahoz-Monfort, J.J., Elith, J., Moilanen, A., 2018b. Not all data are equal: Influence of data type and amount in spatial conservation prioritisation. *Methods Ecol Evol* 9, 2249–2261. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13084>
- Kujala, H., Moilanen, A., Araújo, M.B., Cabeza, M., 2013. Conservation Planning with Uncertain Climate Change Projections. *PLOS ONE* 8, e53315. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053315>
- Kujala, H., Moilanen, A., Gordon, A., 2018c. Spatial characteristics of species distributions as drivers in conservation prioritization. *Methods in Ecology and Evolution* 9, 1121–1132. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12939>
- Kujala, H., Whitehead, A.L., Morris, W.K., Wintle, B.A., 2015. Towards strategic offsetting of biodiversity loss using spatial prioritization concepts and tools: A case study on mining impacts in Australia. *Biological Conservation* 192, 513–521. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.08.017>
- Kukkala, A.S., Moilanen, A., 2013. Core concepts of spatial prioritisation in systematic conservation planning. *Biological Reviews* 88, 443–464. <https://doi.org/10.1111/brv.12008>
- La Sorte, F.A., Somveille, M., 2020. Survey completeness of a global citizen-science database of bird occurrence. *Ecography* 43, 34–43. <https://doi.org/10.1111/ecog.04632>
- Laforge, A., Pauwels, J., Faure, B., Bas, Y., Kerbiriou, C., Fonderflick, J., Besnard, A., 2019. Reducing light pollution improves connectivity for bats in urban landscapes. *Landscape Ecology* 34, 793–809. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00803-0>
- Lagabriele, E., Botta, A., Daré, W., David, D., Aubert, S., Fabricius, C., 2010. Modelling with stakeholders to integrate biodiversity into land-use planning - Lessons learned in Réunion Island (Western Indian Ocean). *Environmental Modelling & Software* 25, 1413–1427. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.01.011>
- Le Berre, M., Noble, V., Pires, M., Médail, F., Diadema, K., 2019. How to hierarchise species to determine priorities for conservation action? A critical analysis. *Biodiversity and Conservation* 28, 3051–3071. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01820-w>
- Leandro, C., 2023. Insect and arthropod conservation policies: the need for a paradigm shift. *Current Opinion in Insect Science* 58, 101075. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2023.101075>
- Leandro, C., Jay-Robert, P., Vergnes, A., 2017. Bias and perspectives in insect conservation: A European scale analysis. *Biological Conservation* 215, 213–224. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.07.033>
- Leclerc, C., Villéger, S., Marino, C., Bellard, C., 2020. Global changes threaten functional and taxonomic diversity of insular species worldwide. *Diversity and Distributions* 26, 402–414. <https://doi.org/10.1111/ddi.13024>
- Lees, C.M., Rutschmann, A., Santure, A.W., Beggs, J.R., 2021. Science-based, stakeholder-inclusive and participatory conservation planning helps reverse the decline of threatened species. *Biological Conservation* 260, 109194. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109194>
- Legras, G., Loiseau, N., Gaertner, J.-C., Poggiale, J.-C., Gaertner-Mazouni, N., 2020. Assessing functional diversity: the influence of the number of the functional traits. *Theoretical Ecology* 13, 117–126. <https://doi.org/10.1007/s12080-019-00433-x>
- Lehtomäki, J., Moilanen, A., 2013a. Methods and workflow for spatial conservation prioritization using Zonation. *Environmental Modelling & Software* 47, 128–137. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2013.05.001>

- Lehtomäki, J., Moilanen, A., 2013b. Methods and workflow for spatial conservation prioritization using Zonation. *Environmental Modelling & Software* 47, 128–137. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2013.05.001>
- Lehtomäki, J., Moilanen, A., Toivonen, T., Leathwick, J., 2016. Running a Zonation Planning Project 61.
- Leitão, R.P., Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S.E., Baraloto, C., Fortunel, C., Mendonça, F.P., Mouillot, D., 2016. Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283, 20160084. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0084>
- Léonard, L., Witté, I., Rouveyrol, P., Hérard, K., 2021. Du diagnostic au renforcement du réseau des aires protégées. UMS PatriNat.
- Léonard, L., Witté, I., Rouveyrol, P., Hérard, K., 2020. Représentativité et lacunes du réseaux d'aires protégées métropolitain terrestre au regard des enjeux de biodiversité. UMS PatriNat, France.
- Leone, F., Vinet, F., 2006. La vulnérabilité, un concept fondamental au cœur des méthodes d'évaluation des risques naturels. La vulnérabilité des sociétés et des territoires face aux menaces naturelles. *Analyses géographiques—Géorisques* 1, 9–25.
- Lepareur, F., Manceau, M., Reyjol, Y., Touroult, J., Robert, S., Vest, F., Horellou, A., Poncet, L., 2022. The nationwide 'ZNIEFF' inventory in France: an open dataset of more than one million species data in zones of high ecological value. *Biodiversity Data Journal* 10, e71222. <https://doi.org/10.3897/BDJ.10.e71222>
- Leroy, B., Delsol, R., Hugué, B., Meynard, C.N., Barhoumi, C., Barbet-Massin, M., Bellard, C., 2018. Without quality presence–absence data, discrimination metrics such as TSS can be misleading measures of model performance. *Journal of Biogeography* 45, 1994–2002. <https://doi.org/10.1111/jbi.13402>
- Levrel, H., Guillet, F., Lombard-Latune, J., Delforge, P., Frascaria-Lacoste, N., 2018. Application de la séquence éviter–réduire–compenser en France : le principe d'additionnalité mis à mal par 5 dérives. *Vertigo* [En ligne]. <https://doi.org/10.4000/vertigo.20619>
- Ligtenberg, A., Wachowicz, M., Bregt, A.K., Beulens, A., Kettenis, D.L., 2004. A design and application of a multi-agent system for simulation of multi-actor spatial planning. *Journal of Environmental Management, Modelling land use change and environmental impact* 72, 43–55. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2004.02.007>
- Lin, L., Deng, W., Huang, X., Kang, B., 2021. Fish taxonomic, functional, and phylogenetic diversity and their vulnerabilities in the largest river in southeastern China. *Ecology and Evolution* 11, 11533–11548. <https://doi.org/10.1002/ece3.7945>
- Lindenmayer, D.B., Westgate, M.J., 2020. Are Flagship, Umbrella and Keystone Species Useful Surrogates to Understand the Consequences of Landscape Change? *Current Landscape Ecology Reports* 5, 76–84. <https://doi.org/10.1007/s40823-020-00052-x>
- Lino, A., Fonseca, C., Rojas, D., Fischer, E., Pereira, M.J.R., 2019. A meta-analysis of the effects of habitat loss and fragmentation on genetic diversity in mammals. *Mammalian Biology* 94, 69–76. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.09.006>
- Loïs, G., Julien, J.-F., Dewulf, L., 2017. Liste rouge régionale des chauves-souris d'Île-de-France. Pantin : Natureparif, France.
- Lomba, A., Pellissier, L., Randin, C., Vicente, J., Moreira, F., Honrado, J., Guisan, A., 2010. Overcoming the rare species modelling paradox: A novel hierarchical framework applied to an Iberian endemic plant. *Biological Conservation* 143, 2647–2657. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.007>



- Mac Nally, R., Duncan, R.P., Thomson, J.R., Yen, J.D.L., 2018. Model selection using information criteria, but is the “best” model any good? *Journal of Applied Ecology* 55, 1441–1444. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13060>
- Magnan, A.K., 2010. Questions de recherche autour de l’adaptation au changement climatique. *Natures Sciences Sociétés* 18, 329–333.
- Magnan, A.K., Duvat, V., Garnier, E., 2012. Reconstituer les « trajectoires de vulnérabilité » pour penser différemment l’adaptation au changement climatique. *Natures Sciences Sociétés* 20, 82–91.
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., Villéger, S., 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography* 24, 728–740. <https://doi.org/10.1111/geb.12299>
- Mandelik, Y., Dayan, T., Feitelson, E., 2005. Planning for Biodiversity: the Role of Ecological Impact Assessment. *Conservation Biology* 19, 1254–1261. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00079.x>
- Margules, C., Pressey, R.L., 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405, 243–253. <https://doi.org/10.1038/35012251>
- Margules, C., Usher, M.B., 1981. Criteria used in assessing wildlife conservation potential: A review. *Biological Conservation* 21, 79–109. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(81\)90073-2](https://doi.org/10.1016/0006-3207(81)90073-2)
- Mariton, L., Kerbiriou, C., Bas, Y., Zanda, B., Le Viol, I., 2022. Even low light pollution levels affect the spatial distribution and timing of activity of a “light tolerant” bat species. *Environmental Pollution* 305, 119267. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119267>
- Maron, M., Brownlie, S., Bull, J.W., Evans, M.C., Hase, A.V., Quétier, F., Watson, J.E.M., Gordon, A., 2018. The many meanings of no net loss in environmental policy. *Nature Sustainability* 1, 19–27. <https://doi.org/10.1038/s41893-017-0007-7>
- Maron, M., Ives, C.D., Kujala, H., Bull, J.W., Maseyk, F.J.F., Bekessy, S., Gordon, A., Watson, J.E.M., Lentini, P.E., Gibbons, P., Possingham, H.P., Hobbs, R.J., Keith, D.A., Wintle, B.A., Evans, M.C., 2016. Taming a Wicked Problem: Resolving Controversies in Biodiversity Offsetting. *BioScience* 66, 489–498. <https://doi.org/10.1093/biosci/biw038>
- Matsuki, K., Kuperman, V., Van Dyke, J.A., 2016. The Random Forests statistical technique: An examination of its value for the study of reading. *Scientific Studies of Reading* 20, 20–33. <https://doi.org/10.1080/10888438.2015.1107073>
- Matutini, F., 2021. Conserver la biodiversité des régions fortement anthropisées : mobiliser différentes sources de données pour définir et compléter les réseaux écologiques. Cas des amphibiens en Pays-de-la-Loire. France. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.34084.81288>
- Matutini, F., Baudry, J., Fortin, M.-J., Pain, G., Pithon, J., 2021a. Integrating landscape resistance and multi-scale predictor of habitat selection for amphibian distribution modelling at large scale. *Landscape Ecology* 36, 3557–3573. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01327-2>
- Matutini, F., Baudry, J., Pain, G., Sineau, M., Pithon, J., 2021b. How citizen science could improve species distribution models and their independent assessment. *Ecology and Evolution* 11, 3028–3039. <https://doi.org/10.1101/2020.06.02.129536>
- Matutini, F., Pithon, J., Pain, G., Baudry, J., 2018. Using citizen science to assess ecological continuity: Amphibians and hedgerow networks in Pays-de-la-Loire (western France).
- Maxwell, S.L., Cazalis, V., Dudley, N., Hoffmann, M., Rodrigues, A.S.L., Stolton, S., Visconti, P., Woodley, S., Kingston, N., Lewis, E., Maron, M., Strassburg, B.B.N., Wenger, A., Jonas, H.D., Venter, O., Watson, J.E.M., 2020. Area-based conservation in the twenty-first century. *Nature* 586, 217–227. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2773-z>

- Maxwell, S.L., Fuller, R.A., Brooks, T.M., Watson, J.E.M., 2016. Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature News* 536, 143–145. <https://doi.org/10.1038/536143a>
- May, J., Hobbs, R.J., Valentine, L.E., 2017. Are offsets effective? An evaluation of recent environmental offsets in Western Australia. *Biological Conservation* 206, 249–257. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.038>
- Mazel, F., Pennell, M.W., Cadotte, M.W., Diaz, S., Dalla Riva, G.V., Grenyer, R., Leprieur, F., Mooers, A.O., Mouillot, D., Tucker, C.M., Pearse, W.D., 2018. Prioritizing phylogenetic diversity captures functional diversity unreliably. *Nature Communications* 9, 2888. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-05126-3>
- McDonald, R.I., Kareiva, P., Forman, R.T.T., 2008. The implications of current and future urbanization for global protected areas and biodiversity conservation. *Biological Conservation* 141, 1695–1703. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.025>
- McGarigal, K., 1995. FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Quantifying Landscape Structure. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- McKenney, B.A., Kiesecker, J.M., 2010. Policy Development for Biodiversity Offsets: A Review of Offset Frameworks. *Environmental Management* 45, 165–176. <https://doi.org/10.1007/s00267-009-9396-3>
- McKinney, M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation, Urbanization* 127, 247–260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005>
- McKinney, M.L., 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation: The impacts of urbanization on native species are poorly studied, but educating a highly urbanized human population about these impacts can greatly improve species conservation in all ecosystems. *BioScience* 52, 883–890. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0883:UBAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2)
- McRae, B.H., Dickson, B.G., Keitt, T.H., Shah, V.B., 2008. Using Circuit Theory to Model Connectivity in Ecology, Evolution, and Conservation. *Ecology* 89, 2712–2724. <https://doi.org/10.1890/07-1861.1>
- Mechin, A., 2020. Dimensionner les mesures de compensation écologique : des outils opérationnels pour une meilleure appropriation par les acteurs de l'aménagement du territoire (Géographie et aménagement de l'espace). <http://www.theses.fr>. Université de Montpellier 3, France.
- Mechin, A., Pioch, S., 2019. Séquence ERC : comment améliorer l'utilisation des méthodes de dimensionnement de la compensation écologique ? *Vertigo* 19. <https://doi.org/10.4000/vertigo.27310>
- MEDDE, 2014. Trame verte et bleue et documents d'urbanisme - Guide méthodologique. Ministère de l'Écologie et du Développement durables et de l'Énergie, France.
- MEDDE, GIS Sol, 2014. Enveloppes des milieux potentiellement humides de la France métropolitaine. Notice d'accompagnement. Programme de modélisation des milieux potentiellement humides de France. Ministère d'Écologie, du Développement Durable et de l'Énergie, Groupement d'Intérêt Scientifique Sol.
- Merow, C., Smith, M.J., Silander, J.A., 2013. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 36, 1058–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>

- Meurant, M., Gonzalez, A., Doxa, A., Albert, C.H., 2018. Selecting surrogate species for connectivity conservation. *Biological Conservation* 227, 326–334. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.09.028>
- Meyer, C., Kreft, H., Guralnick, R., Jetz, W., 2015. Global priorities for an effective information basis of biodiversity distributions. *Nature Communications* 6, 1–8. <https://doi.org/10.1038/ncomms9221>
- Meyer, C.B., 2007. Does Scale Matter in Predicting Species Distributions? Case Study with the Marbled Murrelet. *Ecological Applications* 17, 1474–1483. <https://doi.org/10.1890/06-1410.1>
- Meynard, C.N., Devictor, V., Mouillot, D., Thuiller, W., Jiguet, F., Mouquet, N., 2011. Beyond taxonomic diversity patterns: how do  $\alpha$ ,  $\beta$  and  $\gamma$  components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Global Ecology and Biogeography* 20, 893–903. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00647.x>
- Middleton-Welling, J., Dapporto, L., García-Barros, E., Wiemers, M., Nowicki, P., Plazio, E., Bonelli, S., Zaccagno, M., Šašić, M., Liparova, J., Schweiger, O., Harpke, A., Musche, M., Settele, J., Schmucki, R., Shreeve, T., 2020. A new comprehensive trait database of European and Maghreb butterflies, Papilionoidea. *Scientific Data* 7, 351. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00697-7>
- Miller, R.M., Rodríguez, J.P., Aniskowicz-Fowler, T., Bambaradeniya, C., Boles, R., Eaton, M.A., Gärdenfors, U., Keller, V., Molur, S., Walker, S., Pollock, C., 2006. Extinction Risk and Conservation Priorities. *Science* 313, 441–441. <https://doi.org/10.1126/science.313.5786.441a>
- Minor, E.S., Urban, D.L., 2008. A Graph-Theory Framework for Evaluating Landscape Connectivity and Conservation Planning. *Conservation Biology* 22, 297–307. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00871.x>
- Moilanen, A., 2013. Planning impact avoidance and biodiversity offsetting using software for spatial conservation prioritisation. *Wildlife Research* 40, 153–162. <https://doi.org/10.1071/WR12083>
- Moilanen, A., 2005. Methods for reserve selection: Interior point search. *Biological Conservation* 124, 485–492. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.02.012>
- Moilanen, A., Anderson, B.J., Eigenbrod, F., Heinemeyer, A., Roy, D.B., Gillings, S., Armsworth, P.R., Gaston, K.J., Thomas, C.D., 2011. Balancing alternative land uses in conservation prioritization. *Ecological Applications* 21, 1419–1426. <https://doi.org/10.1890/10-1865.1>
- Moilanen, A., Kohonen, I., Lehtinen, P., Jalkanen, J., Virtanen, E., Kujala, H., 2022a. Zonation 5 v1.0 user manual.
- Moilanen, A., Lehtinen, P., Kohonen, I., Jalkanen, J., Virtanen, E.A., Kujala, H., 2022b. Novel methods for spatial prioritization with applications in conservation, land use planning and ecological impact avoidance. *Methods in Ecology and Evolution* 13, 1062–1072. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13819>
- Moilanen, A., Wilson, K., Possingham, H., 2009. *Spatial Conservation Prioritization: Quantitative Methods and Computational Tools*. Oxford University Press, Etats-Unis.
- Montesino Pouzols, F., Toivonen, T., Di Minin, E., Kukkala, A.S., Kullberg, P., Kuusterä, J., Lehtomäki, J., Tenkanen, H., Verburg, P.H., Moilanen, A., 2014. Global protected area expansion is compromised by projected land-use and parochialism. *Nature* 516, 383–386. <https://doi.org/10.1038/nature14032>
- Morelli, F., Benedetti, Y., Callaghan, C.T., 2020. Ecological specialization and population trends in European breeding birds. *Global Ecology and Conservation* 22, e00996. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e00996>

- Moreno-Mateos, D., Maris, V., Béchet, A., Curran, M., 2015. The true loss caused by biodiversity offsets. *Biological Conservation* 192, 552–559. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.08.016>
- Mori, A.S., Furukawa, T., Sasaki, T., 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews* 88, 349–364. <https://doi.org/10.1111/brv.12004>
- Morkūnė, R., Marčiukaitis, M., Jurkin, V., Gecevičius, G., Morkūnas, J., Raudonikis, L., Markevičius, A., Narščius, A., Gasiūnaitė, Z.R., 2020. Wind energy development and wildlife conservation in Lithuania: A mapping tool for conflict assessment. *PLOS ONE* 15, e0227735. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227735>
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24, 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Mouillot, D., Bellwood, D.R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., Kulbicki, M., Lavergne, S., Lavorel, S., Mouquet, N., Paine, C.E.T., Renaud, J., Thuiller, W., 2013. Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLOS Biology* 11, e1001569. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001569>
- Moussus, J.-P., Lorin, T., Cooper, A., 2019. Guide pratique des papillons de France, Delachaux et Niestlé. ed. France.
- Mtengwana, B., Dube, T., Mudereri, B.T., Shoko, C., 2021. Modeling the geographic spread and proliferation of invasive alien plants (IAPs) into new ecosystems using multi-source data and multiple predictive models in the Heuningnes catchment, South Africa. *GIScience & Remote Sensing* 58, 483–500. <https://doi.org/10.1080/15481603.2021.1903281>
- Mudereri, B.T., Abdel-Rahman, E.M., Dube, T., Landmann, T., Khan, Z., Kimathi, E., Owino, R., Niassy, S., 2020. Multi-source spatial data-based invasion risk modeling of *Striga* (*Striga asiatica*) in Zimbabwe. *GIScience & Remote Sensing* 57, 553–571. <https://doi.org/10.1080/15481603.2020.1744250>
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Myhrvold, N.P., Baldrige, E., Chan, B., Sivam, D., Freeman, D.L., Ernest, S.K.M., 2015. An amniote life-history database to perform comparative analyses with birds, mammals, and reptiles. *Ecology* 96, 3109–3109. <https://doi.org/10.1890/15-0846R.1>
- Nations Unies, 1992. Convention sur la diversité biologique.
- Nay, O., Smith, A., 2002. Les intermédiaires en politique. Médiation et jeux d'institutions. *Economica*, p. 1.
- Neeson, T.M., Doran, P.J., Ferris, M.C., Fitzpatrick, K.B., Herbert, M., Khoury, M., Moody, A.T., Ross, J., Yacobson, E., McIntyre, P.B., 2018. Conserving rare species can have high opportunity costs for common species. *Global Change Biology* 24, 3862–3872. <https://doi.org/10.1111/gcb.14162>
- Ng, W.-T., Cândido de Oliveira Silva, A., Rima, P., Atzberger, C., Immitzer, M., 2018. Ensemble approach for potential habitat mapping of invasive *Prosopis* spp. in Turkana, Kenya. *Ecology and Evolution* 8, 11921–11931. <https://doi.org/10.1002/ece3.4649>
- Noble, B., Nwanekezie, K., 2017. Conceptualizing strategic environmental assessment: Principles, approaches and research directions. *Environmental Impact Assessment Review* 62, 165–173. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2016.03.005>
- Noss, R.F., 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology* 4, 355–364. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1990.tb00309.x>

- Olden, J.D., Rooney, T.P., 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 15, 113–120. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00214.x>
- Ollivier, C., Bezombes, L., Spiegelberger, T., Gaucherand, S., 2020. La territorialisation de la séquence ERC : quels enjeux liés au changement d'échelle spatiale ? *Sciences Eaux & Territoires* 31, 50–55. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2020.1.10>
- ONB, 2023a. Évolution du volume de données disponibles sur la biodiversité [WWW Document]. naturefrance. URL <http://naturefrance.fr/indicateurs/evolution-du-volume-de-donnees-disponibles-sur-la-biodiversite> (accessed 11.17.23).
- ONB, 2023b. Lacunes de connaissances naturalistes produites et partagées en métropole [WWW Document]. naturefrance. URL <http://naturefrance.fr/indicateurs/lacunes-de-connaissances-naturalistes-produites-et-partagees-en-metropole> (accessed 11.17.23).
- ONB, 2023c. Proportion d'espèces éteintes ou menacées dans la Liste rouge nationale [WWW Document]. naturefrance. URL <http://naturefrance.fr/indicateurs/proportion-despeces-eteintes-ou-menacees-dans-la-liste-rouge-nationale> (accessed 11.17.23).
- Opdam, P., Pouwels, R., van Rooij, S., Steingröver, E., Vos, C.C., 2008. Setting Biodiversity Targets in Participatory Regional Planning: Introducing Ecoprofiles. *Ecology and Society* 13.
- Padilla, B., 2018. Référentiel méthodologique de déploiement d'une offre de compensation territorialisée - Projet d'offre de compensation du Département des Yvelines (Référentiel méthodologique de déploiement d'une offre de compensation territorialisée). Yvelines Le Département et UMS 2006 PatriNat.
- Padilla, B., 2017. Définir les enjeux de la compensation, de l'échelle du territoire à l'échelle du projet - Projet d'offre de compensation du Département des Yvelines (Référentiel méthodologique de déploiement d'une offre de compensation territorialisée). Yvelines Le Département et UMS 2006 PatriNat.
- Padilla, B., Herard, K., Hulin, V., 2020. Manifeste pour une séquence CERCA (Connaître, Éviter, Réduire puis Compenser et Accompagner) territorialisée : initiatives pour l'action. *Sciences Eaux & Territoires* Numéro 31, 18–23. <https://doi.org/10.3917/set.031.0018>
- Padilla, B., Tarabon, S., Mouherat, S., Boileau, J., Soret, M., Papet, G., Bergès, L., 2022. Planification de la séquence « Éviter-Réduire-Compenser » à l'échelle du paysage : quel apport de la modélisation des réseaux écologiques à la mise en œuvre des sites naturels de compensation ? *Sciences Eaux & Territoires* 56–61. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2022.1.08>
- Paganini, M., Leidner, A.K., Geller, G., Turner, W., Wegmann, M., 2016. The role of space agencies in remotely sensed essential biodiversity variables. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 2, 132–140. <https://doi.org/10.1002/rse2.29>
- Palacio, R.D., Negret, P.J., Velásquez-Tibatá, J., Jacobson, A.P., 2021. A data-driven geospatial workflow to map species distributions for conservation assessments. *Diversity and Distributions* 27, 2559–2570. <https://doi.org/10.1111/ddi.13424>
- Papet, G., Vanpeene, S., 2020. Graphes Paysagers et séquence ERC - Comment intégrer les continuités écologiques à la séquence ERC avec les outils de graphes paysagers ? INRAE, France.
- Partidario, M.R., 2015. A strategic advocacy role in sea for sustainability. *Journal of Environmental Assessment Policy and Management* 17, 8. <https://doi.org/10.1142/S1464333215500155>
- Pe'er, G., Kramer-Schadt, S., 2008. Incorporating the perceptual range of animals into connectivity models. *Ecological Modelling* 213, 73–85. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.020>
- Pellegrin, C., Sabatier, R., Napoléone, C., Dutoit, T., 2018. La fabrique de la compensation écologique : controverses et pratiques – Une définition opérationnelle de la nature ordinaire adaptée à la

- compensation écologique. Le cas contrasté des régions Centre, Champagne-Ardenne et Paca. *Natures Sciences Sociétés* 26, 170–188. <https://doi.org/10.1051/nss/2018034>
- Pereira, H.M., Ferrier, S., Walters, M., Geller, G.N., Jongman, R.H.G., Scholes, R.J., Bruford, M.W., Brummitt, N., Butchart, S.H.M., Cardoso, A.C., Coops, N.C., Dulloo, E., Faith, D.P., Freyhof, J., Gregory, R.D., Heip, C., Höft, R., Hurtt, G., Jetz, W., Karp, D.S., McGeoch, M.A., Obura, D., Onoda, Y., Pettorelli, N., Reyers, B., Sayre, R., Scharlemann, J.P.W., Stuart, S.N., Turak, E., Walpole, M., Wegmann, M., 2013. Essential Biodiversity Variables. *Science* 339, 277–278. <https://doi.org/10.1126/science.1229931>
- Pettorelli, N., Schulte to Bühne, H., Tulloch, A., Dubois, G., Macinnis-Ng, C., Queirós, A.M., Keith, D.A., Wegmann, M., Schrodtt, F., Stellmes, M., Sonnenschein, R., Geller, G.N., Roy, S., Somers, B., Murray, N., Bland, L., Geijzendorffer, I., Kerr, J.T., Broszeit, S., Leitão, P.J., Duncan, C., El Serafy, G., He, K.S., Blanchard, J.L., Lucas, R., Mairota, P., Webb, T.J., Nicholson, E., 2018. Satellite remote sensing of ecosystem functions: opportunities, challenges and way forward. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 4, 71–93. <https://doi.org/10.1002/rse2.59>
- Pey, B., Nahmani, J., Auclerc, A., Capowiez, Y., Cluzeau, D., Cortet, J., Decaëns, T., Deharveng, L., Dubs, F., Joimel, S., Briard, C., Grumiaux, F., Laporte, M.-A., Pasquet, A., Pelosi, C., Pernin, C., Ponge, J.-F., Salmon, S., Santorufo, L., Hedde, M., 2014. Current use of and future needs for soil invertebrate functional traits in community ecology. *Basic and Applied Ecology* 15, 194–206. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.03.007>
- Phalan, B., Hayes, G., Brooks, S., Marsh, D., Howard, P., Costelloe, B., Vira, B., Kowalska, A., Whitaker, S., 2018. Avoiding impacts on biodiversity through strengthening the first stage of the mitigation hierarchy. *Oryx* 52, 316–324. <https://doi.org/10.1017/S0030605316001034>
- Phillips, S.J., 2017. A Brief Tutorial on Maxent.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190, 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips, S.J., Dudík, M., Elith, J., Graham, C.H., Lehmann, A., Leathwick, J., Ferrier, S., 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological Applications* 19, 181–197. <https://doi.org/10.1890/07-2153.1>
- Plummer, K.E., Gillings, S., Siriwardena, G.M., 2020. Evaluating the potential for bird-habitat models to support biodiversity-friendly urban planning. *Journal of Applied Ecology* 57, 1902–1914. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13703>
- PNA Chiroptères, 2017. Plan national d’actions en faveur des Chiroptères 2016-2025. Ministère de l’Écologie, du Développement durable et de l’Énergie, France.
- Pocock, M.J.O., Chandler, M., Bonney, R., Thornhill, I., Albin, A., August, T., Bachman, S., Brown, P.M.J., Cunha, D.G.F., Grez, A., Jackson, C., Peters, M., Rabarijaon, N.R., Roy, H.E., Zaviero, T., Danielsen, F., 2018. Chapter Six - A Vision for Global Biodiversity Monitoring With Citizen Science, in: Bohan, D.A., Dumbrell, A.J., Woodward, G., Jackson, M. (Eds.), *Advances in Ecological Research, Next Generation Biomonitoring: Part 2*. Academic Press, pp. 169–223. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2018.06.003>
- Pollock, L.J., O’Connor, L.M.J., Mokany, K., Rosauer, D.F., Talluto, M.V., Thuiller, W., 2020. Protecting Biodiversity (in All Its Complexity): New Models and Methods. *Trends in Ecology & Evolution* 35, 1119–1128. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.08.015>
- Ponder, W.F., Carter, G.A., Flemons, P., Chapman, R.R., 2001. Evaluation of Museum Collection Data for Use in Biodiversity Assessment. *Conservation Biology* 15, 648–657. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.015003648.x>

- Pope, J., Bond, A., Morrison-Saunders, A., Retief, F., 2013. Advancing the theory and practice of impact assessment: Setting the research agenda. *Environmental Impact Assessment Review* 41, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2013.01.008>
- Pörtner, H.O., Roberts, D.C., Poloczanska, E.S., Mintenbeck, K., Tignor, M., Alegría, A., Craig, M., Langsdorf, S., Löschke, S., Möller, V., Okem, A., 2022. IPCC, 2022: summary for policymakers, in: Pörtner, H.O., Roberts, D.C., Poloczanska, E.S., Mintenbeck, K., Craig, M., Langsdorf, S., Löschke, S., Möller, V., Okem, A., Rama, B. (Eds.), . Cambridge University Pres, Cambridge, UK and New York, NY, US, pp. 3–33.
- Powell, T.W.R., Lenton, T.M., 2013. Scenarios for future biodiversity loss due to multiple drivers reveal conflict between mitigating climate change and preserving biodiversity. *Environmental Research Letters* 8, 025024. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/2/025024>
- Pressey, R.L., Bottrill, M.C., 2008. Opportunism, Threats, and the Evolution of Systematic Conservation Planning. *Conservation Biology* 22, 1340–1345. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01032.x>
- Pressey, R.L., Nicholls, A.O., 1989. Efficiency in conservation evaluation: Scoring versus iterative approaches. *Biological Conservation, Australian Developments in Conservation Evaluation* 50, 199–218. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(89\)90010-4](https://doi.org/10.1016/0006-3207(89)90010-4)
- Purvis, A., Hector, A., 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405, 212–219. <https://doi.org/10.1038/35012221>
- Quétier, F., Regnery, B., Levrel, H., 2014. No net loss of biodiversity or paper offsets? A critical review of the French no net loss policy. *Environmental Science & Policy* 38, 120–131. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2013.11.009>
- R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing.
- Rabinowitz, D., 1981. Seven forms of rarity. *Biological aspects of rare plant conservation*, Wiley 205–2017.
- Reddy, C.S., 2021. Remote sensing of biodiversity: what to measure and monitor from space to species? *Biodiversity and Conservation* 30, 2617–2631. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02216-5>
- Reghezza, M., 2006. Réflexions autour de la vulnérabilité métropolitaine: la métropole parisienne face au risque de crue centennale. (Géographie). Université de Nanterre - Paris X.
- Regnery, B., 2017. La Compensation écologique - Concepts et limites pour conserver la biodiversité, Hors collection. ed. Muséum national d'histoire naturelle (MNHN), France.
- Regnery, B., Quétier, F., Cozannet, N., Gaucherand, S., Laroche, A., Burylo, M., Couvet, D., Kerbiriou, C., 2013. Mesures compensatoires pour la biodiversité : comment améliorer les dossiers environnementaux et la gouvernance? *Sciences Eaux & Territoires* 1–8. <https://doi.org/10.14758/SET-REVUE.2013.HS.04>
- Roberge, J.-M., Angelstam, P., 2004. Usefulness of the Umbrella Species Concept as a Conservation Tool. *Conservation Biology* 18, 76–85. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00450.x>
- Roberts, D.R., Bahn, V., Ciuti, S., Boyce, M.S., Elith, J., Guillera-Arroita, G., Hauenstein, S., Lahoz-Monfort, J.J., Schröder, B., Thuiller, W., Warton, D.I., Wintle, B.A., Hartig, F., Dormann, C.F., 2017. Cross-validation strategies for data with temporal, spatial, hierarchical, or phylogenetic structure. *Ecography* 40, 913–929. <https://doi.org/10.1111/ecog.02881>
- Robertson, M.P., Caithness, N., Villet, M.H., 2001. A PCA-based modelling technique for predicting environmental suitability for organisms from presence records. *Diversity and Distributions* 7, 15–27. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2001.00094.x>

- Rocchini, D., Boyd, D.S., Féret, J.-B., Foody, G.M., He, K.S., Lausch, A., Nagendra, H., Wegmann, M., Pettorelli, N., 2016. Satellite remote sensing to monitor species diversity: potential and pitfalls. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 2, 25–36. <https://doi.org/10.1002/rse2.9>
- Rocchini, D., Luque, S., Pettorelli, N., Bastin, L., Doktor, D., Faedi, N., Feilhauer, H., Féret, J.-B., Foody, G.M., Gavish, Y., Godinho, S., Kunin, W.E., Lausch, A., Leitão, P.J., Marcantonio, M., Neteler, M., Ricotta, C., Schmidtlein, S., Vihervaara, P., Wegmann, M., Nagendra, H., 2018. Measuring  $\beta$ -diversity by remote sensing: A challenge for biodiversity monitoring. *Methods in Ecology and Evolution* 9, 1787–1798. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12941>
- Rocchini, D., Salvatori, N., Beierkuhnlein, C., Chiarucci, A., de Boissieu, F., Förster, M., Garzon-Lopez, C.X., Gillespie, T.W., Hauffe, H.C., He, K.S., Kleinschmit, B., Lenoir, J., Malavasi, M., Moudrý, V., Nagendra, H., Payne, D., Šímová, P., Torresani, M., Wegmann, M., Féret, J.-B., 2021. From local spectral species to global spectral communities: A benchmark for ecosystem diversity estimate by remote sensing. *Ecological Informatics* 61, 101195. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2020.101195>
- Rödger, D., Nekum, S., Cord, A.F., Engler, J.O., 2016. Coupling Satellite Data with Species Distribution and Connectivity Models as a Tool for Environmental Management and Planning in Matrix-Sensitive Species. *Environmental Management* 58, 130–143. <https://doi.org/10.1007/s00267-016-0698-y>
- Rodrigues, A.S.L., Andelman, S.J., Bakarr, M.I., Boitani, L., Brooks, T.M., Cowling, R.M., Fishpool, L.D.C., da Fonseca, G.A.B., Gaston, K.J., Hoffmann, M., Long, J.S., Marquet, P.A., Pilgrim, J.D., Pressey, R.L., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S.N., Underhill, L.G., Waller, R.W., Watts, M.E.J., Yan, X., 2004. Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity. *Nature* 428, 640–643. <https://doi.org/10.1038/nature02422>
- Rodrigues, A.S.L., Cazalis, V., 2020. The multifaceted challenge of evaluating protected area effectiveness. *Nature Communications* 11, 5147. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18989-2>
- Rodriguez, L., Devictor, V., Maris, V., 2018. L'articulation entre savoirs et actions dans trois dispositifs environnementaux : conservation, évaluation d'impact et restauration. *Vertigo*. <https://doi.org/10.4000/vertigo.20879>
- Roemer, C., al., al., En préparation. From passive monitoring to the mapping of migration routes: accounting for identification errors when building species abundance distribution models and inferring seasonal connectivity.
- Roemer, C., Coulon, A., Disca, T., Bas, Y., 2021. Influence of local landscape and time of year on bat-road collision risks. *Peer Community Journal* 1, e54. <https://doi.org/10.24072/pcjournal.59>
- Roemer, C., Disca, T., Coulon, A., Bas, Y., 2017. Bat flight height monitored from wind masts predicts mortality risk at wind farms. *Biological Conservation* 215, 116–122. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.09.002>
- Rondinini, C., Wilson, K.A., Boitani, L., Grantham, H., Possingham, H.P., 2006. Tradeoffs of different types of species occurrence data for use in systematic conservation planning. *Ecology Letters* 9, 1136–1145. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00970.x>
- Rouveyrol, P., Leroy, M., 2021. L'efficacité du réseau Natura 2000 terrestre en France. UMS PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), France.
- RStudio Team, 2020. RStudio: Integrated Development for R.
- Runge, C.A., Tulloch, A.I.T., Possingham, H.P., Tulloch, V.J.D., Fuller, R.A., 2016. Incorporating dynamic distributions into spatial prioritization. *Diversity Distrib.* 22, 332–343. <https://doi.org/10.1111/ddi.12395>



- Saenz, S., Walschburger, T., González, J.C., León, J., McKenney, B., Kiesecker, J., 2013. A Framework for Implementing and Valuing Biodiversity Offsets in Colombia: A Landscape Scale Perspective. *Sustainability* 5, 4961–4987. <https://doi.org/10.3390/su5124961>
- Sahlean, T.C., Papeş, M., Strugariu, A., Gherghel, I., 2020. Ecological corridors for the amphibians and reptiles in the Natura 2000 sites of Romania. *Scientific Reports* 10, 19464. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76596-z>
- Sahraoui, Y., De Godoy Leski, C., Benot, M.-L., Revers, F., Salles, D., van Halder, I., Barneix, M., Carassou, L., 2021. Integrating ecological networks modelling in a participatory approach for assessing impacts of planning scenarios on landscape connectivity. *Landscape and Urban Planning* 209, 104039. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2021.104039>
- Sahraoui, Y., Foltête, J.-C., Clauzel, C., 2017. A multi-species approach for assessing the impact of land-cover changes on landscape connectivity. *Landscape Ecology* 32, 1819–1835. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0551-6>
- Sanders, H., Saxe, J., 2017. Garbage in, garbage out: how purportedly great ML models can be screwed up by bad data. Presented at the Blackhat, Las Vegas, USA, p. 6.
- Sanderson, Eric W., Jaiteh, M., Levy, M.A., Redford, K.H., Wannebo, A.V., Woolmer, G., 2002. The Human Footprint and the Last of the Wild: The human footprint is a global map of human influence on the land surface, which suggests that human beings are stewards of nature, whether we like it or not. *BioScience* 52, 891–904. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0891:THFATL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0891:THFATL]2.0.CO;2)
- Sanderson, Eric W, Redford, K.H., Vedder, A., Coppolillo, P.B., Ward, S.E., 2002. A conceptual model for conservation planning based on landscape species requirements. *Landscape and Urban Planning* 58, 41–56. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(01\)00231-6](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(01)00231-6)
- Sanguet, A., Wyler, N., Guinaudeau, B., Waller, N., Urbina, L., Huber, L., Fischer, C., Lehmann, A., 2023. Mapping Ecological Infrastructure in a Cross-Border Regional Context. *Land* 12, 2010. <https://doi.org/10.3390/land12112010>
- Sarkar, S., 2005. *Biodiversity and Environmental Philosophy: An Introduction*. Cambridge University Press.
- Saura, S., Pascual-Hortal, L., 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning* 83, 91–103. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2007.03.005>
- Savary, P., Foltête, J.C., Garnier, S., 2022. Cost distances and least cost paths respond differently to cost scenario variations: a sensitivity analysis of ecological connectivity modeling. *International Journal of Geographical Information Science* 36, 1652–1676. <https://doi.org/10.1080/13658816.2021.2014852>
- SCAP, 2021. *Stratégie nationale pour les aires protégées 2030*. Ministère de la Transition écologique et de la Cohésion des territoires, France.
- Schmitz, O.J., Lawler, J.J., Beier, P., Groves, C., Knight, G., Boyce, D.A., Bulluck, J., Johnston, K.M., Klein, M.L., Muller, K., Pierce, D.J., Singleton, W.R., Strittholt, J.R., Theobald, D.M., Trombulak, S.C., Trainor, A., 2015. *Conserving Biodiversity: Practical Guidance about Climate Change Adaptation Approaches in Support of Land-use Planning*. *Natural Areas Journal* 35, 190–203. <https://doi.org/10.3375/043.035.0120>
- Schoener, T.W., 1968. The Anolis Lizards of Bimini: Resource Partitioning in a Complex Fauna. *Ecology* 49, 704–726. <https://doi.org/10.2307/1935534>

- Schtickzelle, N., 2023. Biodiversity databases are ever more numerous, but can they be used reliably for Species Distribution Modelling? *PCIEcology* 1, 100539. <https://doi.org/10.24072/pci.ecology.100539>
- Schweiger, O., Harpke, A., Wiemers, M., Settele, J., 2014. CLIMBER: Climatic niche characteristics of the butterflies in Europe. *ZooKeys* 65–84. <https://doi.org/10.3897/zookeys.367.6185>
- Scolozzi, R., Geneletti, D., 2012. A multi-scale qualitative approach to assess the impact of urbanization on natural habitats and their connectivity. *Environmental Impact Assessment Review* 36, 9–22. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2012.03.001>
- Scott, J.M., Heglund, P., Morrison, M.L., 2002. *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*. Island Press.
- Semeraro, T., Radicchio, B., Medagli, P., Arzeni, S., Turco, A., Geneletti, D., 2021. Integration of Ecosystem Services in Strategic Environmental Assessment of a Peri-Urban Development Plan. *Sustainability* 13, 122. <https://doi.org/10.3390/su13010122>
- Serrano, D., Margalida, A., Pérez-García, J.M., Juste, J., Traba, J., Valera, F., Carrete, M., Aihartza, J., Real, J., Mañosa, S., Flaquer, C., Garin, I., Morales, Manuel B., Alcalde, J.T., Arroyo, B., -Zapata, J.A., Blanco, G., Negro, J.J., Tella, J.L., Ibañez, C., Tellería, J.L., Hiraldo, F., Donazar, J.A., 2020. Renewables in Spain threaten biodiversity. *Science* 370, 1282–1283. <https://doi.org/10.1126/science.abf6509>
- Seto, K.C., Fragkias, M., Güneralp, B., Reilly, M.K., 2011. A Meta-Analysis of Global Urban Land Expansion. *PLOS ONE* 6, e23777. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023777>
- Seto, K.C., Güneralp, B., Hutyrá, L.R., 2012. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 16083–16088. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211658109>
- Sheard, C., Neate-Clegg, M.H.C., Alioravainen, N., Jones, S.E.I., Vincent, C., MacGregor, H.E.A., Bregman, T.P., Claramunt, S., Tobias, J.A., 2020. Ecological drivers of global gradients in avian dispersal inferred from wing morphology. *Nature Communications* 11, 2463. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16313-6>
- Sheate, W.R., 2016. How Strategic is Strategic Environmental Assessment? The importance of ‘tiering’ with EIA.
- Shirey, V., Belitz, M.W., Barve, V., Guralnick, R., 2021. A complete inventory of North American butterfly occurrence data: narrowing data gaps, but increasing bias. *Ecography* 44, 537–547. <https://doi.org/10.1111/ecog.05396>
- Silva, J.M.C. da, Wheeler, E., 2017. Ecosystems as infrastructure. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15, 32–35. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2016.11.005>
- Silvestro, D., Gorla, S., Sterner, T., Antonelli, A., 2022. Improving biodiversity protection through artificial intelligence. *Nature Sustainability* 5, 415–424. <https://doi.org/10.1038/s41893-022-00851-6>
- Simkin, R.D., Seto, K.C., McDonald, R.I., Jetz, W., 2022. Biodiversity impacts and conservation implications of urban land expansion projected to 2050. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119, e2117297119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2117297119>
- Simmonds, J.S., Sonter, L.J., Watson, J.E.M., Bennun, L., Costa, H.M., Dutson, G., Edwards, S., Grantham, H., Griffiths, V.F., Jones, J.P.G., Kiesecker, J., Possingham, H.P., Puydarrieux, P., Quétier, F., Rainer, H., Rainey, H., Roe, D., Savy, C.E., Souquet, M., ten Kate, K., Victurine, R., Hase, A., Maron, M., 2020. Moving from biodiversity offsets to a target-based approach for ecological compensation. *CONSERVATION LETTERS* 13. <https://doi.org/10.1111/conl.12695>

- Sinclair, S.P., Milner-Gulland, E. J., Smith, R.J., McIntosh, E.J., Possingham, H.P., Vercammen, A., Knight, A.T., 2018. The use, and usefulness, of spatial conservation prioritizations. *Conservation Letters* 11, e12459. <https://doi.org/10.1111/conl.12459>
- Sirami, C., Caplat, P., Popy, S., Clamens, A., Arlettaz, R., Jiguet, F., Brotons, L., Martin, J.-L., 2017. Impacts of global change on species distributions: obstacles and solutions to integrate climate and land use. *Global Ecology and Biogeography* 26, 385–394. <https://doi.org/10.1111/geb.12555>
- Skidmore, A.K., Coops, N.C., Neinavaz, E., Ali, A., Schaepman, M.E., Paganini, M., Kissling, W.D., Vihervaara, P., Darvishzadeh, R., Feilhauer, H., et al. 2021. Priority list of biodiversity metrics to observe from space. *Nature Ecology & Evolution* 5, 896–906. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01451-x>
- Smith, F.A., Lyons, S.K., Ernest, S.K.M., Jones, K.E., Kaufman, D.M., Dayan, T., Marquet, P.A., Brown, J.H., Haskell, J.P., 2003. Body Mass of Late Quaternary Mammals. *Ecology* 84, 3403–3403. <https://doi.org/10.1890/02-9003>
- Sneath, P.H.A., Sokal, R.R., 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification.
- Soberón, J., 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10, 1115–1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- Sofaer, H.R., Jarnevich, C.S., Pearse, I.S., Smyth, R.L., Auer, S., Cook, G.L., Edwards, T.C., Jr, Guala, G.F., Howard, T.G., Morissette, J.T., Hamilton, H., 2019. Development and Delivery of Species Distribution Models to Inform Decision-Making. *BioScience* 69, 544–557. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz045>
- Soga, M., Gaston, K.J., 2018. Shifting baseline syndrome: causes, consequences, and implications. *Frontiers in Ecology and the Environment* 16, 222–230. <https://doi.org/10.1002/fee.1794>
- Solan, M., Cardinale, B.J., Downing, A.L., Engelhardt, K.A.M., Ruesink, J.L., Srivastava, D.S., 2004. Extinction and Ecosystem Function in the Marine Benthos. *Science* 306, 1177–1180. <https://doi.org/10.1126/science.1103960>
- Sordello, R., Billon, L., Amsallem, J., Vanpeene, S., 2017. Bilan technique et scientifique sur l'élaboration des Schémas régionaux de cohérence écologique. Méthodes d'identification des composantes de la TVB. Centre de ressources TVB.
- Sordello, R., Conruyt-Rogéon, G., Merlet, F., Houard, X., Touroult, J., 2013. Synthèses bibliographiques sur les traits de vie de 39 espèces proposées pour la cohérence nationale de la Trame verte et bleue relatifs à leurs déplacements et besoins de continuité écologique. Muséum national d'histoire naturelle (MNHN) - Service du patrimoine naturel (SPN) & Office pour les insectes et leur environnement (OPIE), France.
- Sousa-Baena, M.S., Garcia, L.C., Peterson, A.T., 2014. Completeness of digital accessible knowledge of the plants of Brazil and priorities for survey and inventory. *Diversity and Distributions* 20, 369–381. <https://doi.org/10.1111/ddi.12136>
- Srisa-An, C., 2021. Guideline of Collinearity - Avoidable Regression Models on Time-series Analysis, in: 2021 2nd International Conference on Big Data Analytics and Practices (IBDAP). Presented at the 2021 2nd International Conference on Big Data Analytics and Practices (IBDAP), Bangkok, Thailand, pp. 28–32. <https://doi.org/10.1109/IBDAP52511.2021.9552165>
- Stekhoven, D.J., Bühlmann, P., 2012. MissForest--non-parametric missing value imputation for mixed-type data. *Bioinformatics* 28, 112–118. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr597>

- Støa, B., Halvorsen, R., Stokland, J.N., Gusarov, V.I., 2019. How much is enough? Influence of number of presence observations on the performance of species distribution models. *Sommerfeltia* 39, 1–28. <https://doi.org/10.2478/som-2019-0001>
- Storchová, L., Hořák, D., 2018. Life-history characteristics of European birds. *Global Ecology and Biogeography* 27, 400–406. <https://doi.org/10.1111/geb.12709>
- Tallis, H., Kennedy, C.M., Ruckelshaus, M., Goldstein, J., Kiesecker, J.M., 2015. Mitigation for one & all: An integrated framework for mitigation of development impacts on biodiversity and ecosystem services. *Environmental Impact Assessment Review* 55, 21–34. <https://doi.org/10.1016/j.eiar.2015.06.005>
- Tang, J., Lu, H., Xue, Y., Li, J., Li, G., Mao, Y., Deng, C., Li, D., 2021. Data-driven planning adjustments of the functional zoning of Houhe National Nature Reserve. *Global Ecology and Conservation* 29, e01708. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01708>
- Tarabon, S., 2020. La prise en compte des fonctionnalités écologiques dans l'aménagement des territoires et l'application de la séquence Éviter-Réduire-Compenser. De l'échelle projet à la planification (Biodiversité et Ecologie). Université d'Avignon, France.
- Tarabon, S., Bergès, L., Dutoit, T., Isselin-Nondedeu, F., 2019a. Environmental impact assessment of development projects improved by merging species distribution and habitat connectivity modelling. *Journal of Environmental Management* 241, 439–449. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.02.031>
- Tarabon, S., Bergès, L., Dutoit, T., Isselin-Nondedeu, F., 2019b. Maximizing habitat connectivity in the mitigation hierarchy. A case study on three terrestrial mammals in an urban environment. *Journal of Environmental Management* 243, 340–349. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.04.121>
- Tarabon, S., Calvet, C., Delbar, V., Dutoit, T., Isselin-Nondedeu, F., 2020. Integrating a landscape connectivity approach into mitigation hierarchy planning by anticipating urban dynamics. *Landscape and Urban Planning* 202, 103871. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103871>
- Tarabon, S., Dutoit, T., Isselin-Nondedeu, F., 2021. Pooling biodiversity offsets to improve habitat connectivity and species conservation. *Journal of Environmental Management* 277, 111425. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111425>
- Tardieu, L., Roussel, S., Thompson, J.D., Labarraque, D., Salles, J.-M., 2015. Combining direct and indirect impacts to assess ecosystem service loss due to infrastructure construction. *Journal of Environmental Management* 152, 145–157. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2015.01.034>
- Tatoni, T., Ritan-Olivry, C., Albert, C., Kaldonski, N., Vanpeene, S., 2020. Rapport final E=RC+, ne pas mettre tous ces E dans le même panier ! Programme ITTECOP.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K., Merriam, G., 1993. Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos* 68, 571–573. <https://doi.org/10.2307/3544927>
- Telenius, A., 2011. Biodiversity information goes public: GBIF at your service. *Nordic Journal of Botany* 29, 378–381. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2011.01167.x>
- Thévenin, C., Mouchet, M., Robert, A., Kerbiriou, C., Sarrazin, F., 2022. Functional representativeness and distinctiveness of reintroduced birds and mammals in Europe. *Scientific Reports* 12, 4081. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07991-x>
- Thiérion, V., Herrault, P.A., Vincent, A., Inglada, J., Sheeren, D., 2017. French land cover map based on Sentinel-2 time series images to model species richness of hoverflies, in: IUFRO 8.01.02

- Landscape Ecology Conference 2017, IUFRO 8.01.02 Landscape Ecology Conference 2017. The Green-Blue Nexus: Forests, Landscapes and Services. IUFRO, Halle, Germany, p. 140 p.
- Thomassen, H.A., Fuller, T., Buermann, W., Milá, B., Kieswetter, C.M., Jarrín-V., P., Cameron, S.E., Mason, E., Schweizer, R., Schlunegger, J., Chan, J., Wang, O., Peralvo, M., Schneider, C.J., Graham, C.H., Pollinger, J.P., Saatchi, S., Wayne, R.K., Smith, T.B., 2011. Mapping evolutionary process: a multi-taxa approach to conservation prioritization. *Evolutionary Applications* 4, 397–413. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00172.x>
- Thompson, J.D., Letourneau, A., 2013. Identification des continuités écologiques associées aux pratiques agricoles en Languedoc Roussillon - Note méthodologique pour le Schéma Régional de Cohérence Ecologique. France.
- Thomson, J., Regan, T.J., Hollings, T., Amos, N., Geary, W.L., Parkes, D., Hauser, C.E., White, M., 2020. Spatial conservation action planning in heterogeneous landscapes. *Biological Conservation* 250, 108735. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108735>
- Thuiller, W., 2007. Climate change and the ecologist. *Nature* 448, 550–552. <https://doi.org/10.1038/448550a>
- Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., Araújo, M.B., 2009. BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32, 369–373. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x>
- Tittensor, D.P., Walpole, M., Hill, S.L.L., Boyce, D.G., Britten, G.L., Burgess, N.D., Butchart, S.H.M., Leadley, P.W., Regan, E.C., Alkemade, R., et al. 2014. A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets. *Science* 346, 241–244. <https://doi.org/10.1126/science.1257484>
- Touroult, J., Chaumet, S., Poncet, L., Sibley, J.-P., 2017. Diagnostic et recommandations pour une stratégie d'acquisition de connaissances naturalistes continentales. UMS PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), France.
- Toussaint, A., Brosse, S., Bueno, C.G., Pärtel, M., Tamme, R., Carmona, C.P., 2021. Extinction of threatened vertebrates will lead to idiosyncratic changes in functional diversity across the world. *Nature Communications* 12, 5162. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-25293-0>
- Tracey, J.A., 2006. Individual-based modeling as a tool for conserving connectivity, in: Crooks, K.R., Sanjayan, M. (Eds.), *Connectivity Conservation*, Conservation Biology. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 343–368. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511754821.016>
- Troudet, J., Grandcolas, P., Blin, A., Vignes-Lebbe, R., Legendre, F., 2017. Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Scientific Reports* 7, 9132. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-09084-6>
- Tsianou, M.A., Kallimanis, A.S., 2020. Geographical patterns and environmental drivers of functional diversity and trait space of amphibians of Europe. *Ecological Research* 35, 123–138. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12069>
- Tsianou, M.A., Lazarina, M., Michailidou, D.-E., Andrikou-Charitidou, A., Sgardelis, S.P., Kallimanis, A.S., 2021. The Effect of Climate and Human Pressures on Functional Diversity and Species Richness Patterns of Amphibians, Reptiles and Mammals in Europe. *Diversity* 13, 275. <https://doi.org/10.3390/d13060275>
- Tucker, C.J., 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment* 8, 127–150. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(79\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0034-4257(79)90013-0)

- Tulloch, A.I.T., Gordon, A., Runge, C.A., Rhodes, J.R., 2019. Integrating spatially realistic infrastructure impacts into conservation planning to inform strategic environmental assessment. *Conservation Letters* 12, e12648. <https://doi.org/10.1111/conl.12648>
- Tulloch, A.I.T., Sutcliffe, P., Naujokaitis-Lewis, I., Tingley, R., Brotons, L., Ferraz, K.M.P.M.B., Possingham, H., Guisan, A., Rhodes, J.R., 2016. Conservation planners tend to ignore improved accuracy of modelled species distributions to focus on multiple threats and ecological processes. *Biological Conservation* 199, 157–171. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.04.023>
- Tulloch, V.J., Tulloch, A.I., Visconti, P., Halpern, B.S., Watson, J.E., Evans, M.C., Auerbach, N.A., Barnes, M., Beger, M., Chadès, I., Giakoumi, S., McDonald-Madden, E., Murray, N.J., Ringma, J., Possingham, H.P., 2015. Why do we map threats? Linking threat mapping with actions to make better conservation decisions. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13, 91–99. <https://doi.org/10.1890/140022>
- UICN France, 2021. La Liste rouge des espèces menacées en France – Faune de Guadeloupe. UICN Comité français, OFB & MNHN, France.
- UICN France, 2013. Les espaces naturels protégés en France: une pluralité d'outils au service de la conservation de la biodiversité. UICN, France.
- Underwood, E., Taylor, K., Tucker, G., 2018. The use of biodiversity data in spatial planning and impact assessment in Europe. *Research Ideas and Outcomes* 4, e28045. <https://doi.org/10.3897/rio.4.e28045>
- Underwood, J.G., 2011. Combining Landscape-Level Conservation Planning and Biodiversity Offset Programs: A Case Study. *Environmental Management* 47, 121–129. <https://doi.org/10.1007/s00267-010-9589-9>
- UNEP-WCMC, UICN, 2021. Protected Planet Report 2020 assesses the state of protected areas around the world. ONU, UICN, Cambridge, UK; Gland, Switzerland.
- Vaissière, A.-C., Quétier, F., Bierry, A., Vannier, C., Baptist, F., Lavorel, S., 2021. Modeling Alternative Approaches to the Biodiversity Offsetting of Urban Expansion in the Grenoble Area (France): What Is the Role of Spatial Scales in 'No Net Loss' of Wetland Area and Function? *Sustainability* 13, 5951. <https://doi.org/10.3390/su13115951>
- Valavi, R., Elith, J., Lahoz-Monfort, J.J., Guillera-Arroita, G., 2021a. Modelling species presence-only data with random forests. *Ecography* 44, 1731–1742. <https://doi.org/10.1111/ecog.05615>
- Valavi, R., Guillera-Arroita, G., Lahoz-Monfort, J.J., Elith, J., 2021b. Predictive performance of presence-only species distribution models: a benchmark study with reproducible code. *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.1002/ecm.1486>
- van Schalkwyk, J., Pryke, J.S., Samways, M.J., 2019. Contribution of common vs. rare species to species diversity patterns in conservation corridors. *Ecological Indicators* 104, 279–288. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.05.014>
- van Vliet, J., 2019. Direct and indirect loss of natural area from urban expansion. *Nature Sustainability* 2, 755–763. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0340-0>
- Velazco, S.J.E., Ribeiro, B.R., Laureto, L.M.O., De Marco Júnior, P., 2020. Overprediction of species distribution models in conservation planning: A still neglected issue with strong effects. *Biological Conservation* 252, 108822. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108822>
- Venter, O., Magrath, A., Outram, N., Klein, C.J., Possingham, H.P., Di Marco, M., Watson, J.E.M., 2018. Bias in protected-area location and its effects on long-term aspirations of biodiversity conventions. *Conservation Biology* 32, 127–134. <https://doi.org/10.1111/cobi.12970>

- Venter, O., Sanderson, E.W., Magrath, A., Allan, J.R., Beher, J., Jones, K.R., Possingham, H.P., Laurance, W.F., Wood, P., Fekete, B.M., Levy, M.A., Watson, J.E.M., 2016. Global terrestrial Human Footprint maps for 1993 and 2009. *Scientific Data* 3, 1–10. <https://doi.org/10.1038/sdata.2016.67>
- Villéger, S., Grenouillet, G., Brosse, S., 2013. Decomposing functional  $\beta$ -diversity reveals that low functional  $\beta$ -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 22, 671–681. <https://doi.org/10.1111/geb.12021>
- Villero, D., Pla, M., Camps, D., Ruiz-Olmo, J., Brotons, L., 2017. Integrating species distribution modelling into decision-making to inform conservation actions. *Biodiversity and Conservation* 26, 251–271. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1243-2>
- Vimal, R., Mathevet, R., Thompson, J.D., 2012. The changing landscape of ecological networks. *Journal for Nature Conservation* 20, 49–55. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2011.08.001>
- Violle, C., Jiang, L., 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology* 2, 87–93. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtp007>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Violle, C., Thuiller, W., Mouquet, N., Munoz, F., Kraft, N.J.B., Cadotte, M.W., Livingstone, S.W., Mouillot, D., 2017. Functional Rarity: The Ecology of Outliers. *Trends in Ecology & Evolution* 32, 356–367. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.002>
- Virely, B., 2017. Artificialisation, de la mesure à l'action. Commissariat Général au développement durable (CGDD), France.
- Virtanen, E. A., Lappalainen, J., Nurmi, M., Viitasalo, M., Tikanmäki, M., Heinonen, J., Atlaskin, E., Kallasvuo, M., Tikkanen, H., Moilanen, A., 2022. Balancing profitability of energy production, societal impacts and biodiversity in offshore wind farm design. *Renewable and Sustainable Energy Reviews* 158, 112087. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2022.112087>
- Virtanen, Elina A., Söderholm, M., Moilanen, A., 2022. How threats inform conservation planning—A systematic review protocol. *PLOS ONE* 17, e0269107. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0269107>
- Visalli, M.E., Best, B.D., Cabral, R.B., Cheung, W.W.L., Clark, N.A., Garilao, C., Kaschner, K., Kesner-Reyes, K., Lam, V.W.Y., Maxwell, S.M., Mayorga, J., Moeller, H.V., Morgan, L., Crespo, G.O., Pinsky, M.L., White, T.D., McCauley, D.J., 2020. Data-driven approach for highlighting priority areas for protection in marine areas beyond national jurisdiction. *Marine Policy* 122, 103927. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2020.103927>
- Voinov, A., Bousquet, F., 2010. Modelling with stakeholders. *Environmental Modelling & Software*, Thematic Issue - Modelling with Stakeholders 25, 1268–1281. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.03.007>
- Vos, C.C., Verboom, J., Opdam, P.F.M., Ter Braak, C.J.F., 2001. Toward Ecologically Scaled Landscape Indices. *The American Naturalist* 157, 24–41. <https://doi.org/10.1086/317004>
- Walsh, A., Sullivan, C.A., Waldren, S., Finn, J.A., 2019. Development of a scoring method to identify important areas of plant diversity in Ireland. *Journal for Nature Conservation* 47, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2018.10.002>
- Wang, F., Winkler, J., Viña, A., McShea, W.J., Li, S., Connor, T., Zhao, Z., Wang, D., Yang, H., Tang, Y., Zhang, J., Liu, J., 2021. The hidden risk of using umbrella species as conservation surrogates: A spatio-temporal approach. *Biological Conservation* 253, 108913. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108913>

- Warren, D., Dinnage, R., 2022. ENMTools: Analysis of Niche Evolution using Niche and Distribution Models.
- Warren, D.L., Glor, R.E., Turelli, M., 2008. Environmental Niche Equivalency Versus Conservatism: Quantitative Approaches to Niche Evolution. *Evolution* 62, 2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Weissgerber, M., Roturier, S., Julliard, R., Guillet, F., 2019. Biodiversity offsetting: Certainty of the net loss but uncertainty of the net gain. *Biological Conservation* 237, 200–208. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.06.036>
- White, H.J., Montgomery, W.I., Storchová, L., Hořák, D., Lennon, J.J., 2018. Does functional homogenization accompany taxonomic homogenization of British birds and how do biotic factors and climate affect these processes? *Ecology and Evolution* 8, 7365–7377. <https://doi.org/10.1002/ece3.4267>
- Whitehead, A.L., Kujala, H., Wintle, B.A., 2017. Dealing with Cumulative Biodiversity Impacts in Strategic Environmental Assessment: A New Frontier for Conservation Planning. *Conservation Letters* 10, 195–204. <https://doi.org/10.1111/conl.12260>
- Wiemers, M., Chazot, N., Wheat, C.W., Schweiger, O., Wahlberg, N., 2020. A complete time-calibrated multi-gene phylogeny of the European butterflies. *ZooKeys* 938, 97–124. <https://doi.org/10.3897/zookeys.938.50878>
- Wiemers, M., Chazot, N., Wheat, C.W., Schweiger, O., Wahlberg, N., 2019. A complete time-calibrated multi-gene phylogeny of the European butterflies - data [Data set]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3531555>
- Wilman, H., Belmaker, J., Simpson, J., de la Rosa, C., Rivadeneira, M.M., Jetz, W., 2014. EltonTraits 1.0: Species-level foraging attributes of the world's birds and mammals. *Ecology* 95, 2027–2027. <https://doi.org/10.1890/13-1917.1>
- Witté, I., Léonard, L., Rouveyrol, P., 2018. Positionnement des espaces protégés par rapport aux enjeux de biodiversité des milieux humides métropolitains (No. 2018–10). UMS PatriNat, France.
- Witté, I., Touroult, J., 2017. Identification et cartographie des zones de méconnaissance naturaliste à l'échelle nationale (métropole) à partir des données partagées (No. 2017–6). Muséum National d'Histoire Naturel (MNHN) - Service du Patrimoine Naturel (SPN), France.
- Zambrano, J., Garzon-Lopez, C.X., Yeager, L., Fortunel, C., Cordeiro, N.J., Beckman, N.G., 2019. The effects of habitat loss and fragmentation on plant functional traits and functional diversity: what do we know so far? *Oecologia* 191, 505–518. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04505-x>
- Zetterberg, A., Mörtberg, U.M., Balfors, B., 2010. Making graph theory operational for landscape ecological assessments, planning, and design. *Landscape and Urban Planning* 95, 181–191. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.01.002>
- Zhu, G., Giam, X., Armsworth, P.R., Cho, S.-H., Papeş, M., 2023. Biodiversity conservation adaptation to climate change: Protecting the actors or the stage. *Ecological Applications* 33, e2765. <https://doi.org/10.1002/eap.2765>
- Zhu, M.-J., Hctor, T.S., Volk, M., Frank, K.I., Zwick, P.D., Carr, M.H., Linhoss, A.C., 2015. Spatial conservation prioritization to conserve biodiversity in response to sea level rise and land use change in the Matanzas River Basin, Northeast Florida. *Landscape and Urban Planning* 144, 103–118. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2015.08.018>



- Zipkin, E.F., Saunders, S.P., 2018. Synthesizing multiple data types for biological conservation using integrated population models. *Biological Conservation* 217, 240–250. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.10.017>
- Zuckerberg, B., Huettmann, F., Frair, J., 2011. Proper Data Management as a Scientific Foundation for Reliable Species Distribution Modeling, in: Drew, C.A., Wiersma, Y.F., Huettmann, F. (Eds.), *Predictive Species and Habitat Modeling in Landscape Ecology: Concepts and Applications*. Springer, Etats-Unis, pp. 45–70. [https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7390-0\\_4](https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7390-0_4)
- Zurell, D., Franklin, J., König, C., Bouchet, P., Dormann, C., Elith, J., Fandos, G., Feng, X., Guillera-Arroita, G., Guisan, A., Lahoz-Monfort, J.J., Leitão, P.J., Park, D., Peterson, A.T., Rapacciuolo, G., Schmatz, D., Schröder, B., Serra-Diaz, J.M., Thuiller, W., Yates, K., Zimmermann, N., Merow, C., 2020. A standard protocol for reporting species distribution models. <https://doi.org/10.18452/22268>

## **ANNEXES**

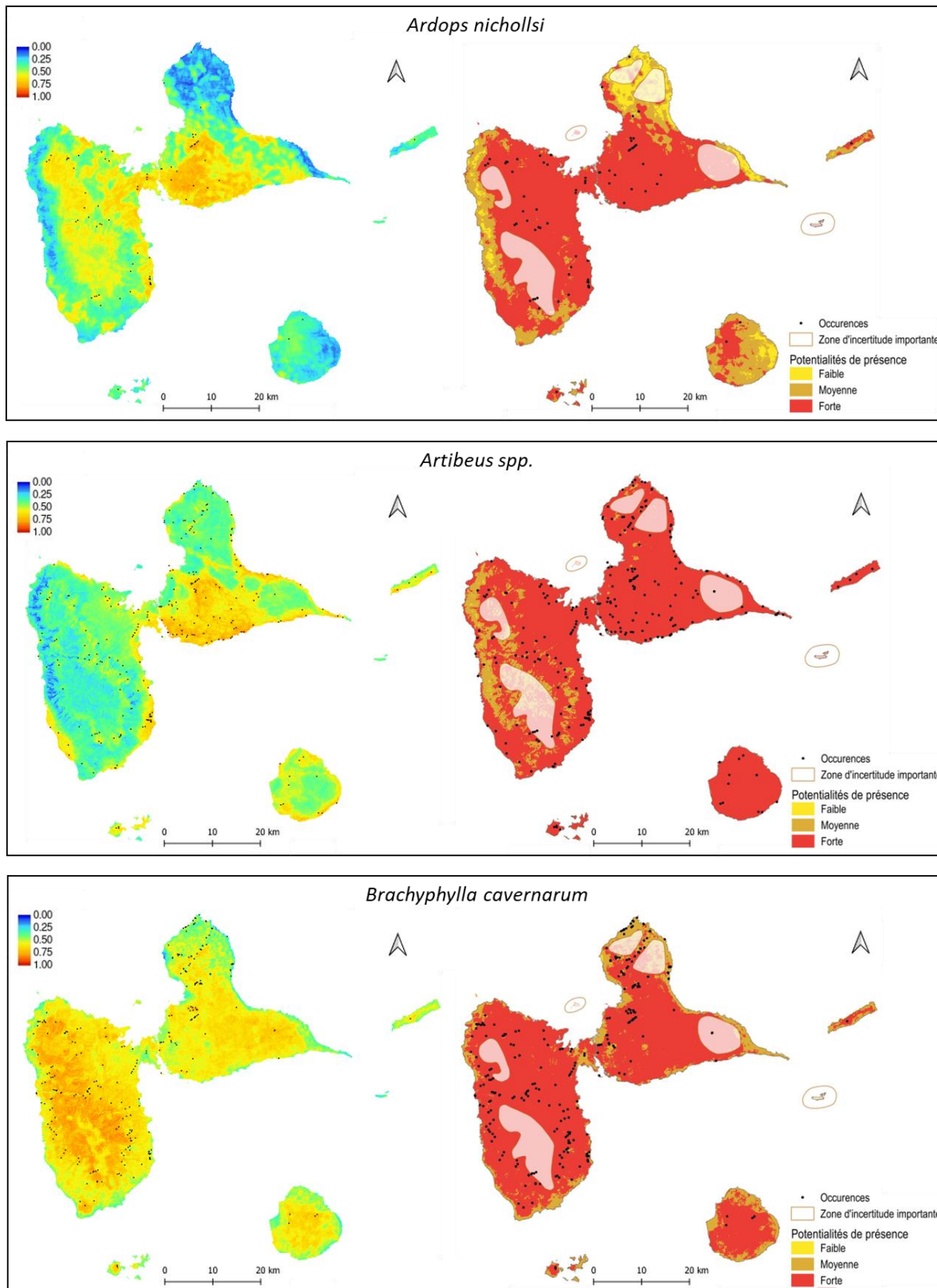
---

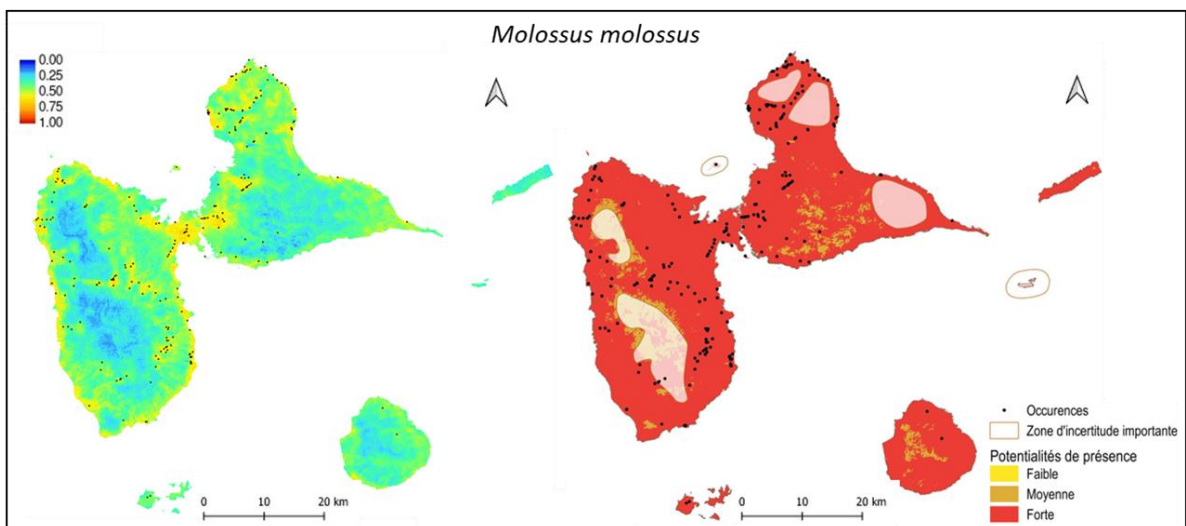
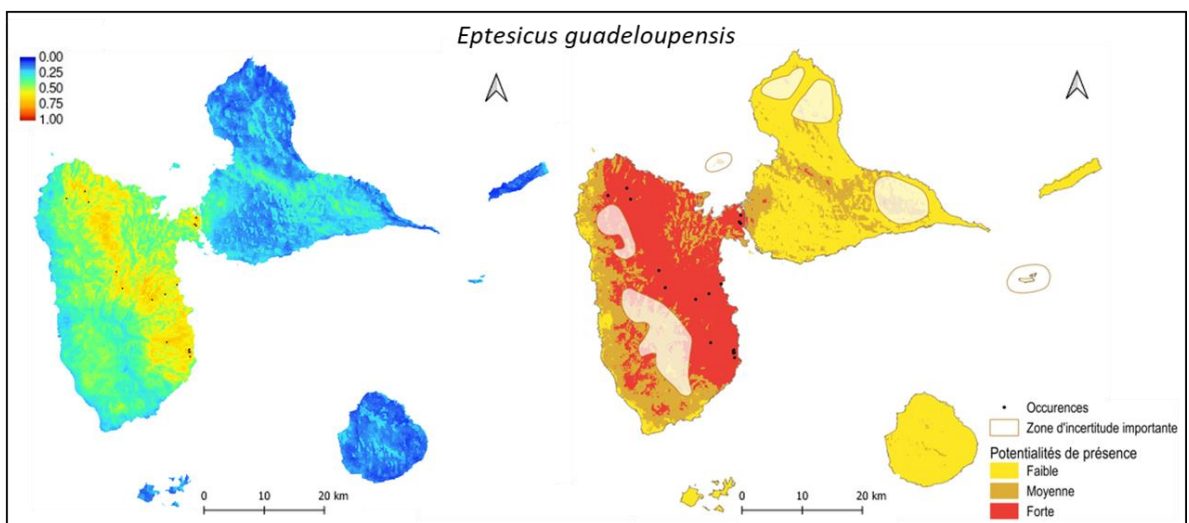
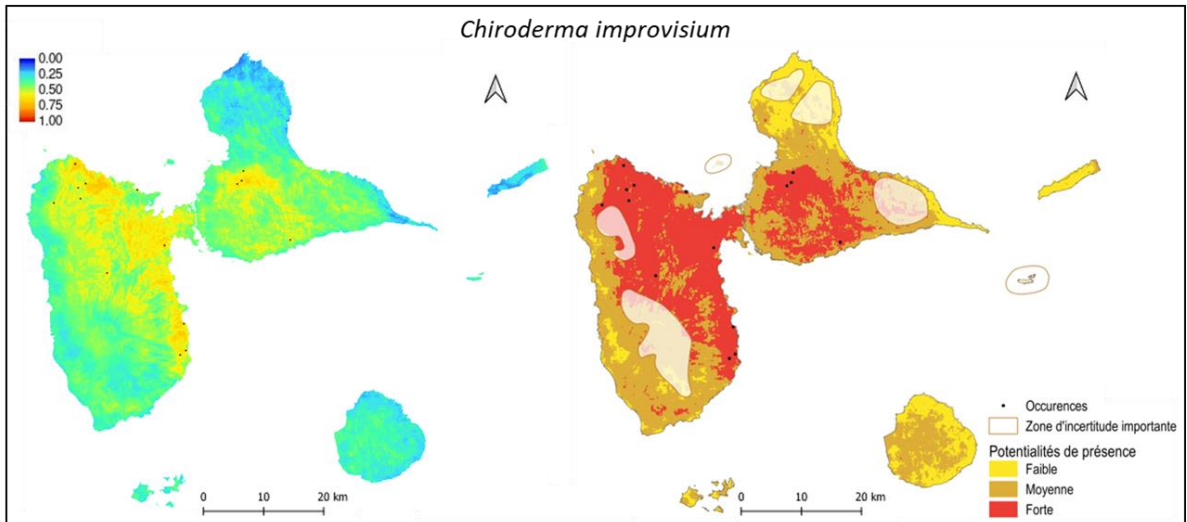
## Annexes chapitre 1

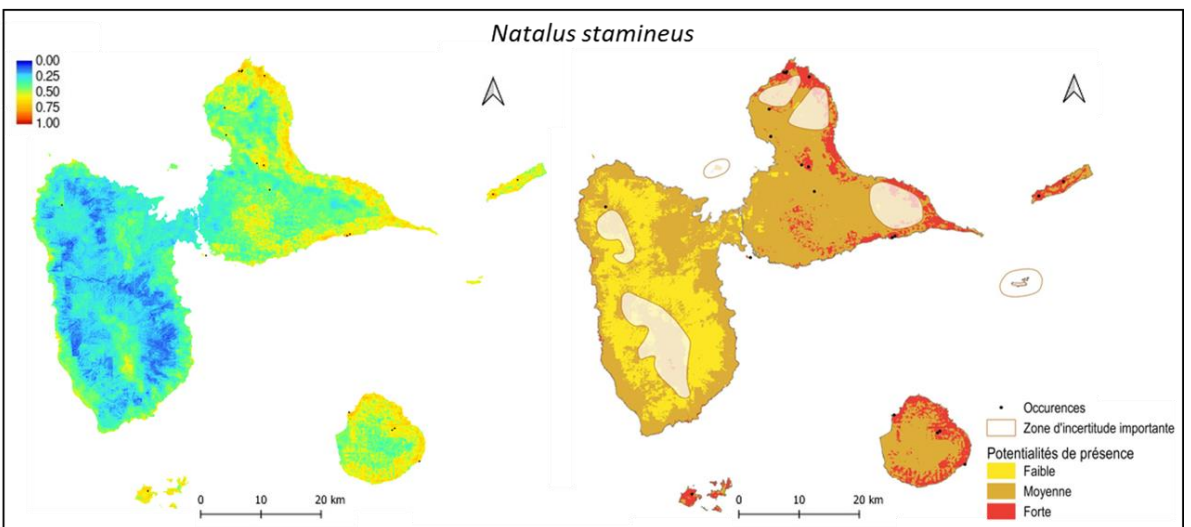
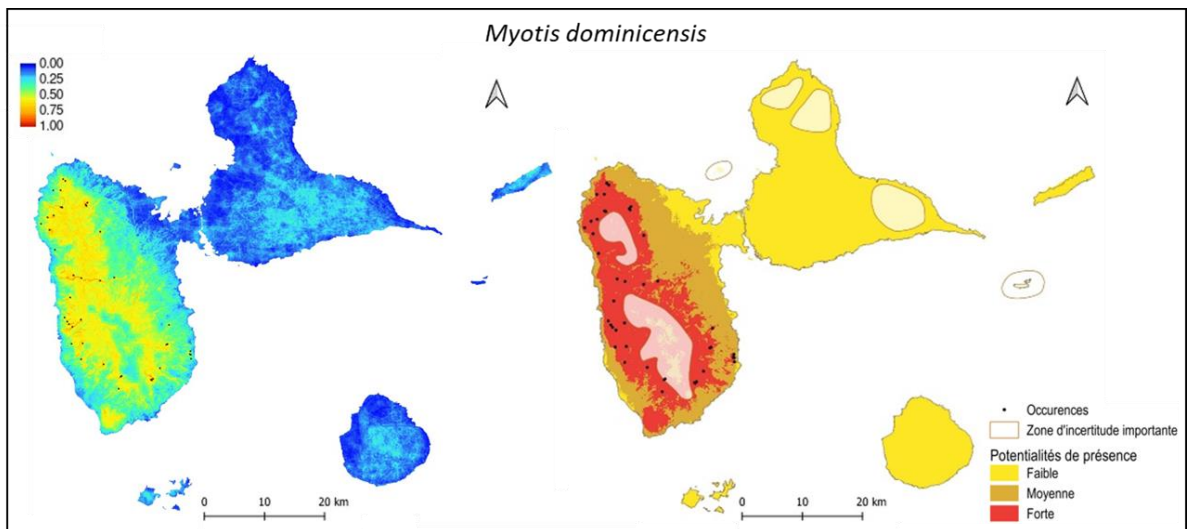
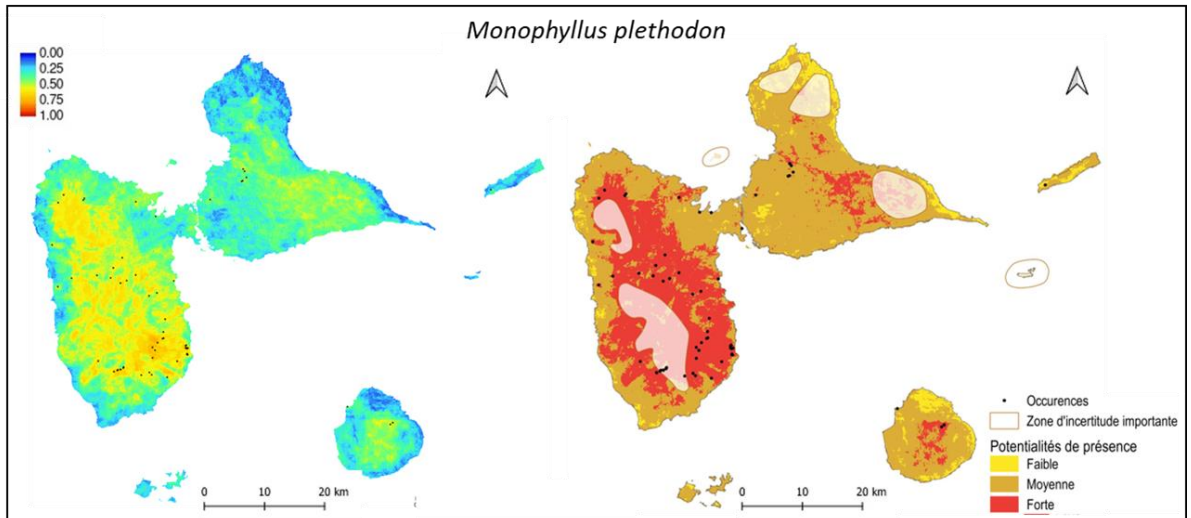
Tableau S 1. Variables environnementales sélectionnées pour les modèles de distribution des espèces.

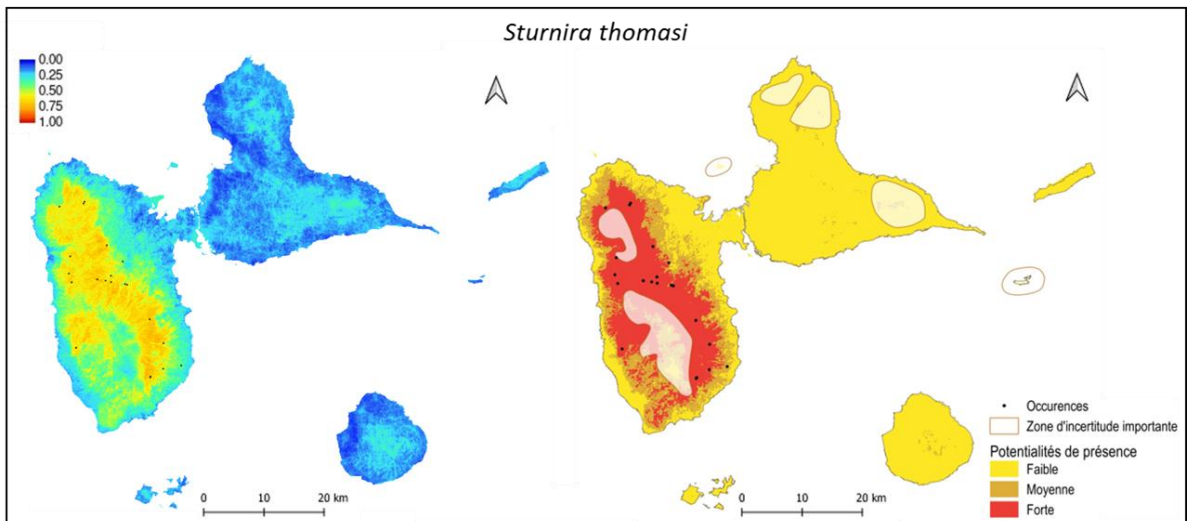
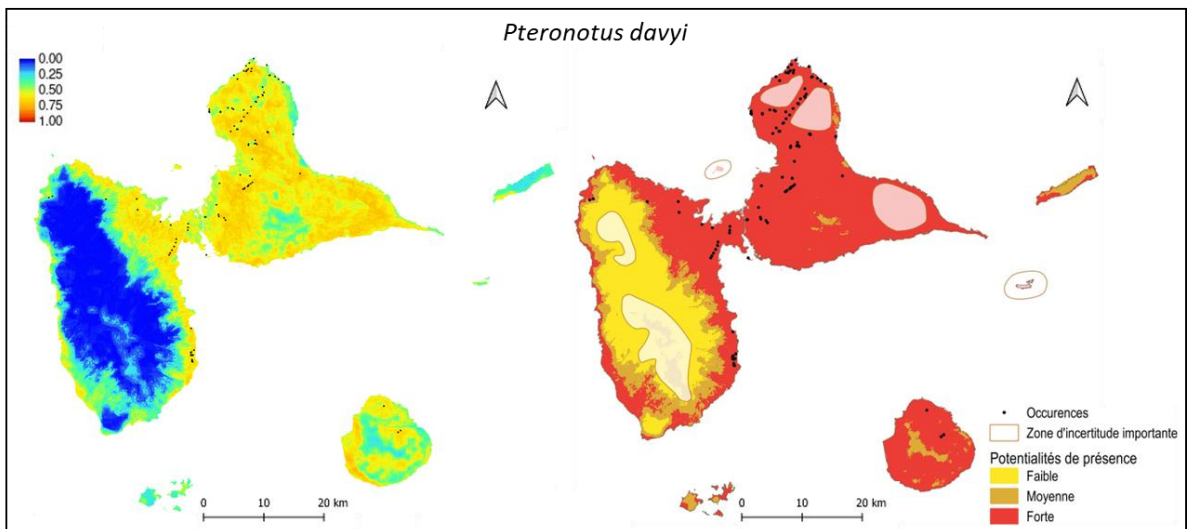
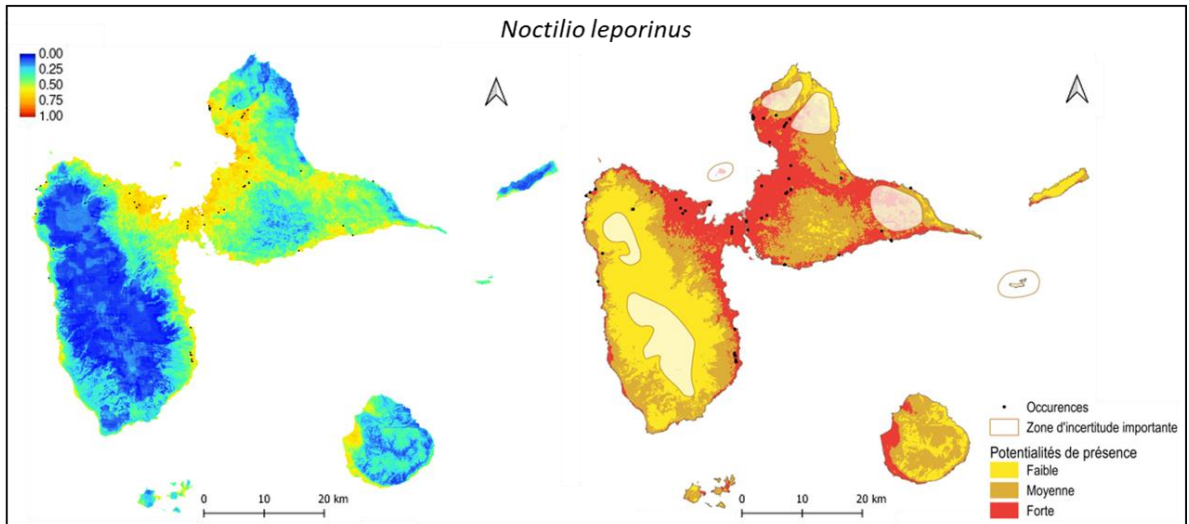
	Type	Variables	Base de données	Année	Source
Géographique	Elévation	Elévation Pente Indice de position topographique (TPI)	BD ALTI, IGN	2014	IGN
	Cours d'eau	Densité de cours d'eau (mètre linéaire) dans une zone tampon de 50, 500 et 2000 mètres	BDTOPO, IGN	2022	IGN
Occupation du sol	Couverture du sol (brut)	Densité (surface cumulée) dans une zone tampon de 50, 500 et 2000 mètres pour chaque classe : Surface Anthropisée (CS1.1), Sol nu (CS1.2), Marais (CS2.1.2.1), Fourré (CS2.1.2.3), Mangrove (CS2.1.1.1.1), Espace herbacé non anthropisé (CS2.2.1.1.2), Espace herbacé non anthropisé (CS2.2.1.1.1)	Karucover, couvert	2017	KaruGéo
	Couverture du sol (modifiée)	Densité (surface cumulée) dans une zone tampon de 50, 500 et 2000 mètres pour chaque classe : Eau continentale	KaruCover couvert et Atlas des zones humides	2017, 2007	KaruGéo
		Densité (surface cumulée) dans une zone tampon de 50, 500 et 2000 mètres pour chaque classe : Forêt xérophile, mésophile, ombrophile, mésoxérophile et altimontain	KaruCover couvert et carte de Rousseau	2017, 1996	KaruGéo
	Usage du sol	Densité (surface cumulée) dans une zone tampon de 50, 500 et 2000 mètres pour chaque classe : culture favorable et défavorable pour les frugivores (respectivement, Bananeraies et Verger ; Cannais et Maraichage et autres cultures)	Karucover, usage	2017	KaruGéo
Pollution / Fragmentati	Pollution lumineuse	Valeur moyenne dans une zone tampon de 50, 500 et 2000 mètres	VIIRS nighttime lights	2015	Elvidge et al., 2021
	Routes	Distance aux routes départementales	BDTOPO, IGN	2022	IGN
	Eolien	Distance à l'éolienne la plus proche	DEAL Guadeloupe	2022	DEAL Guadeloupe

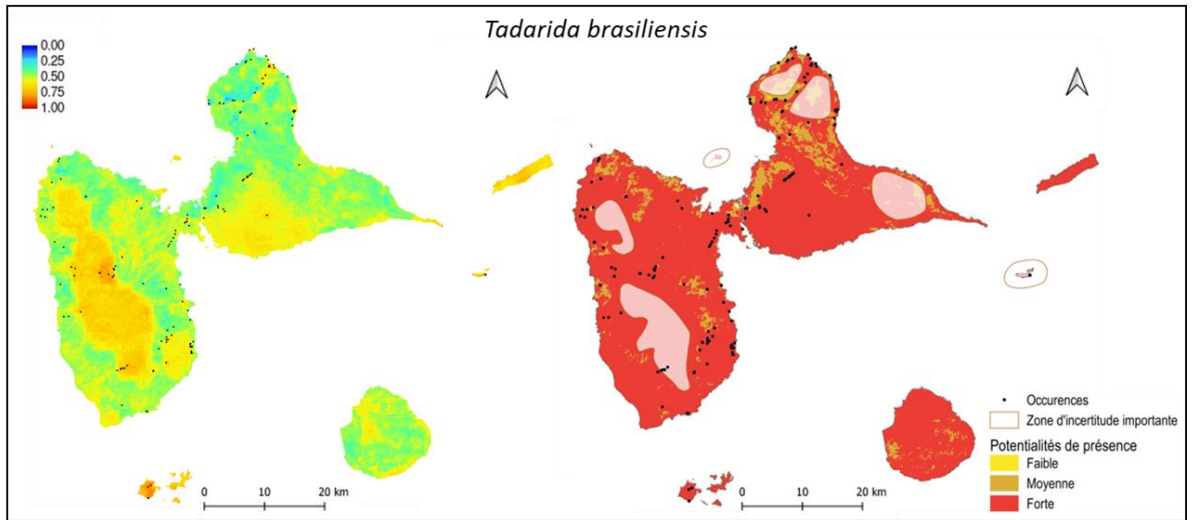
Figure S 1. Cartes et modèles dans le cadre du « Guide sur la prise en compte des Chiroptères dans les projets d'aménagement en Guadeloupe ». Modèles de distribution spatiale (à gauche) et cartes de potentialités de présence (à droite) des Chiroptères de Guadeloupe.







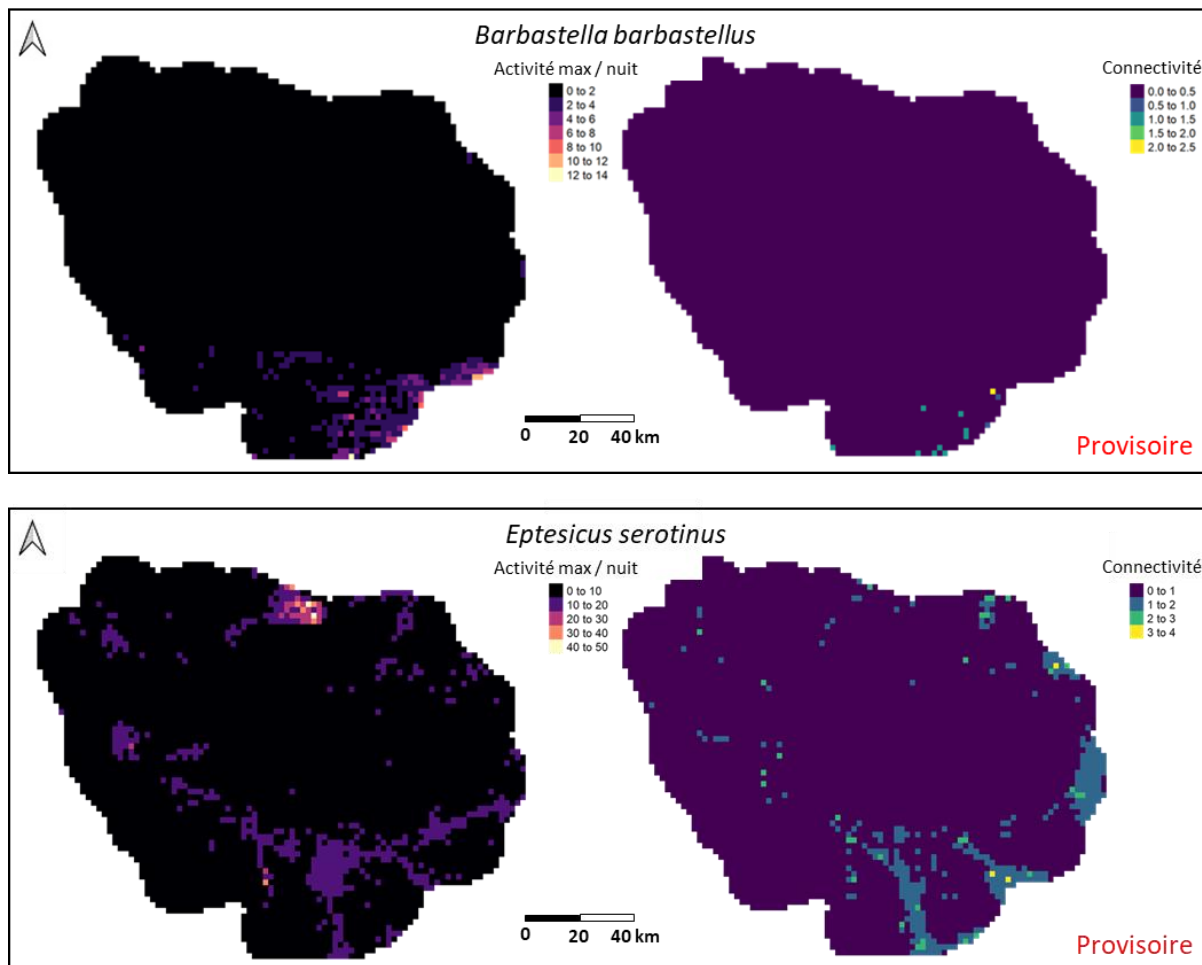


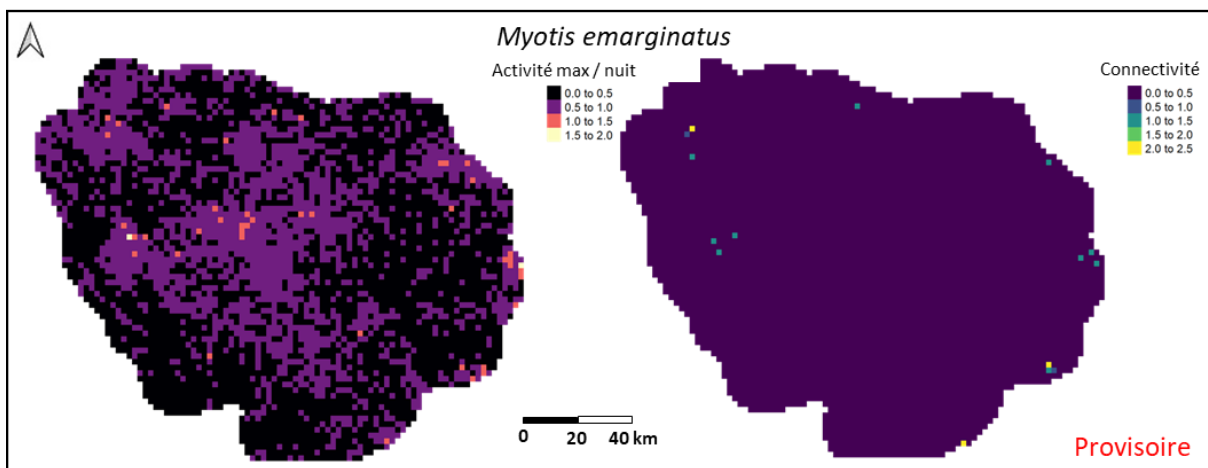
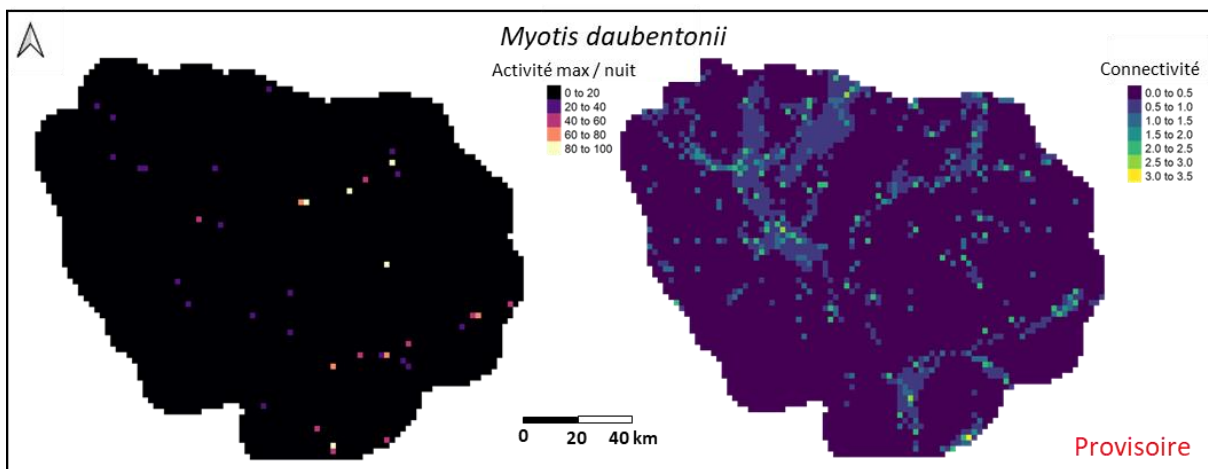
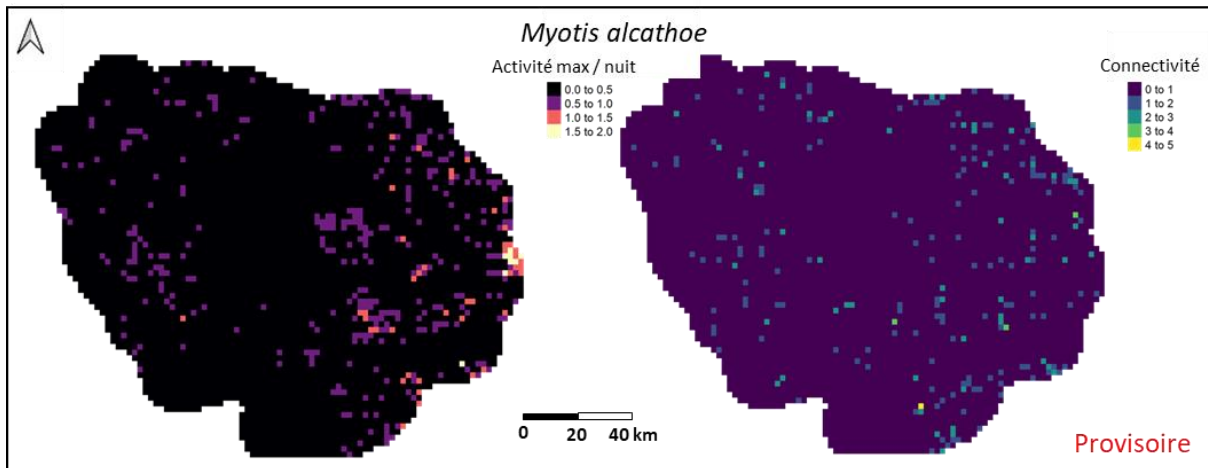


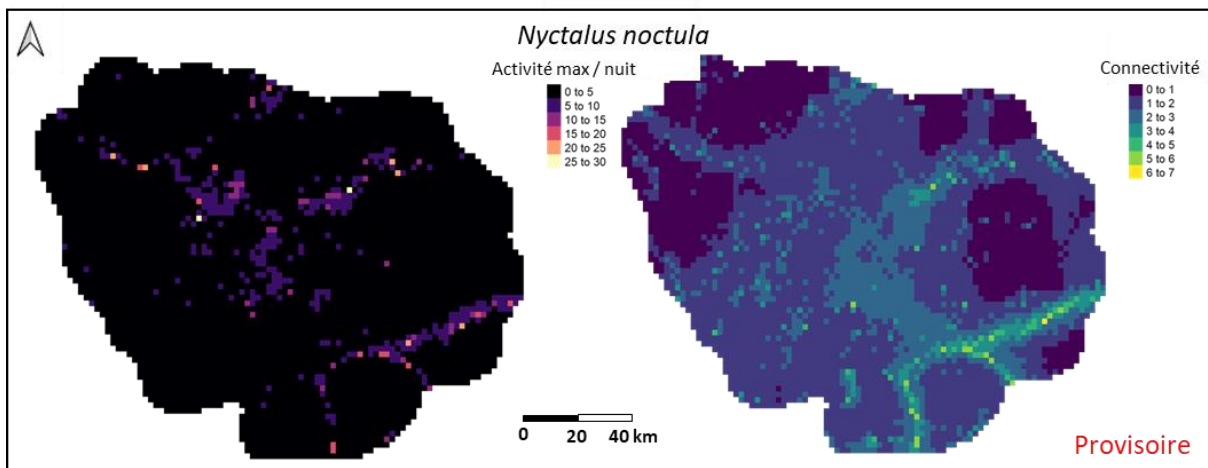
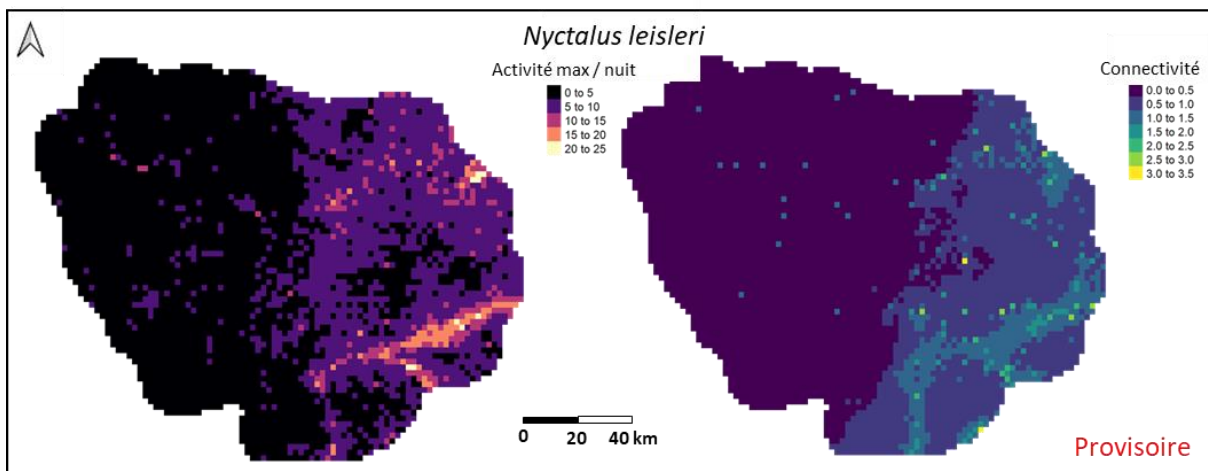
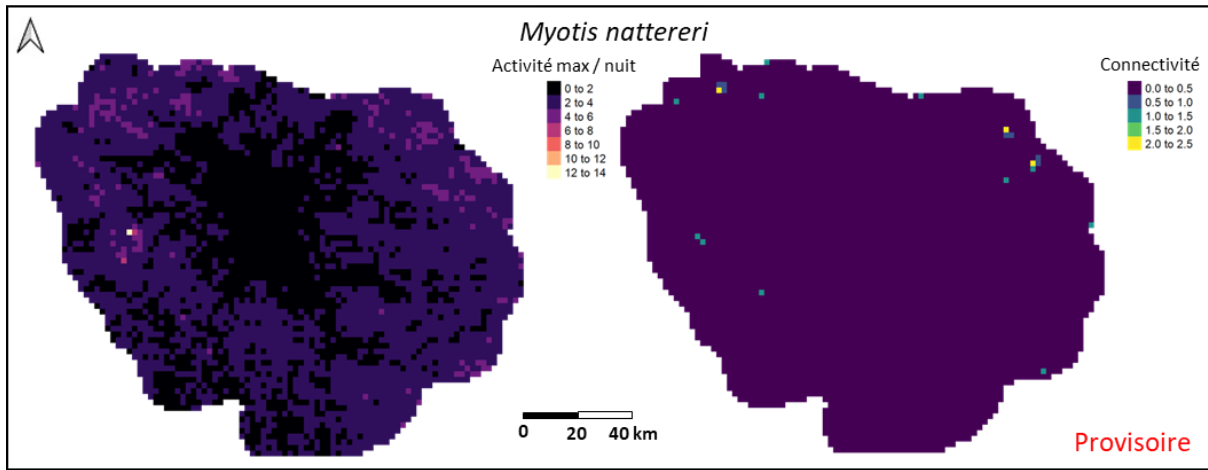


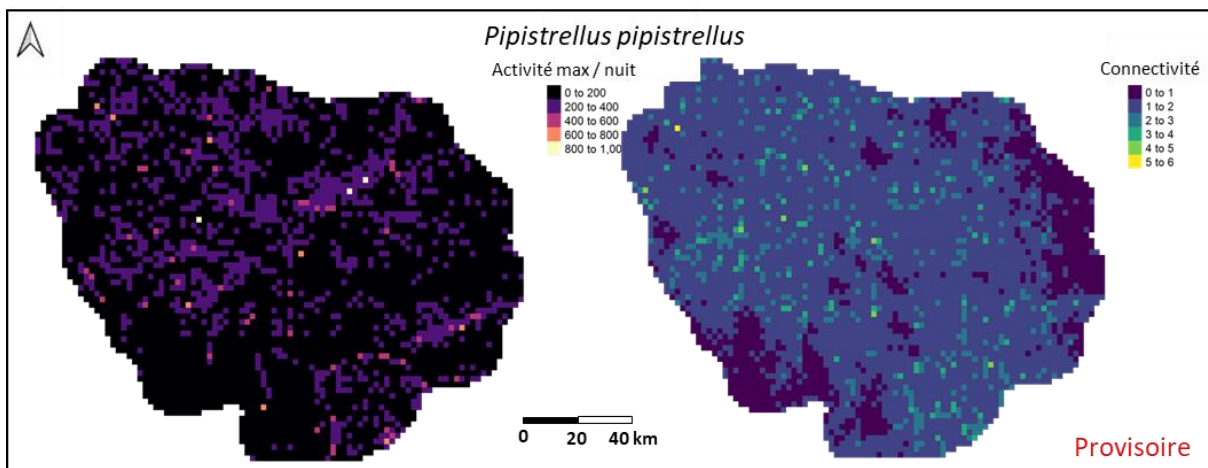
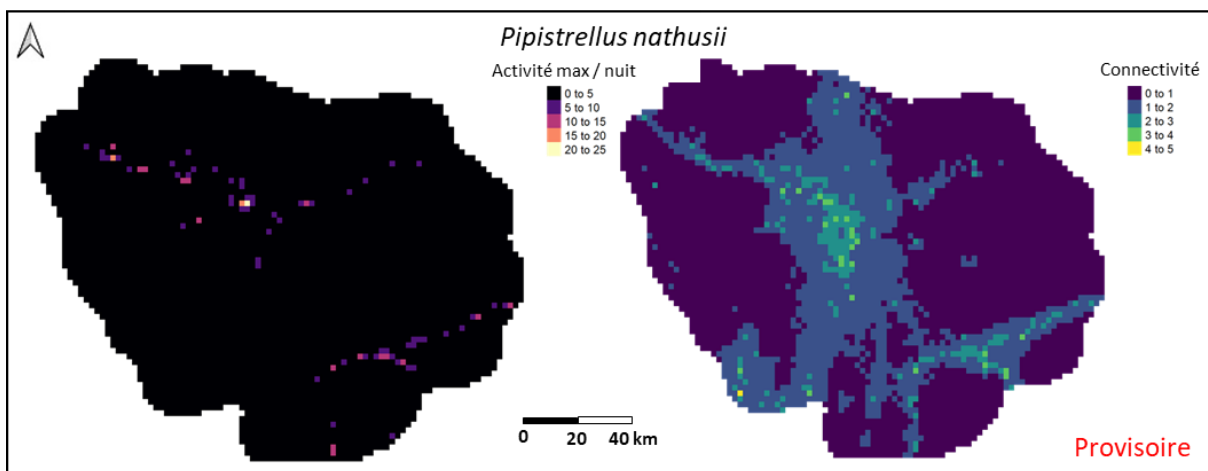
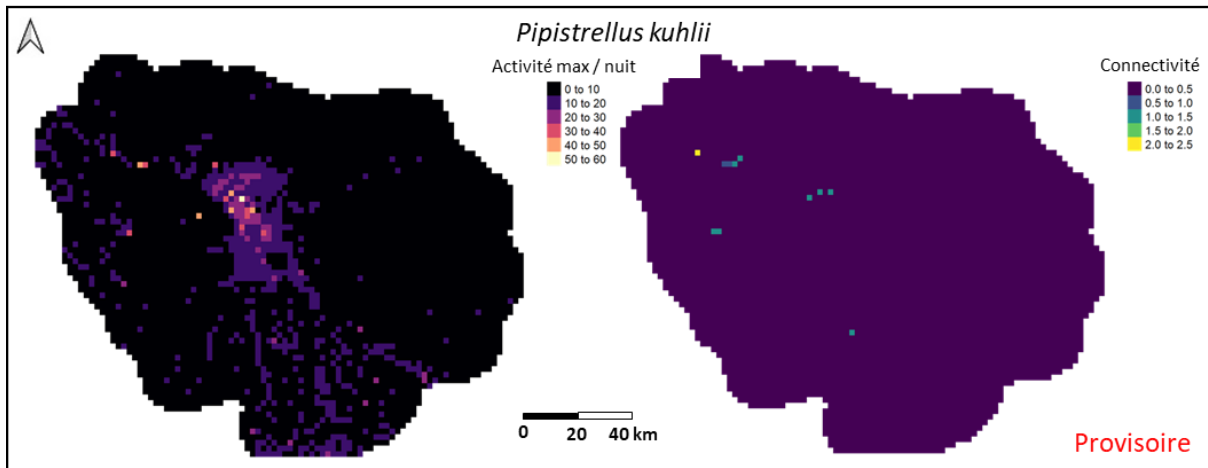
## Annexes chapitre 2

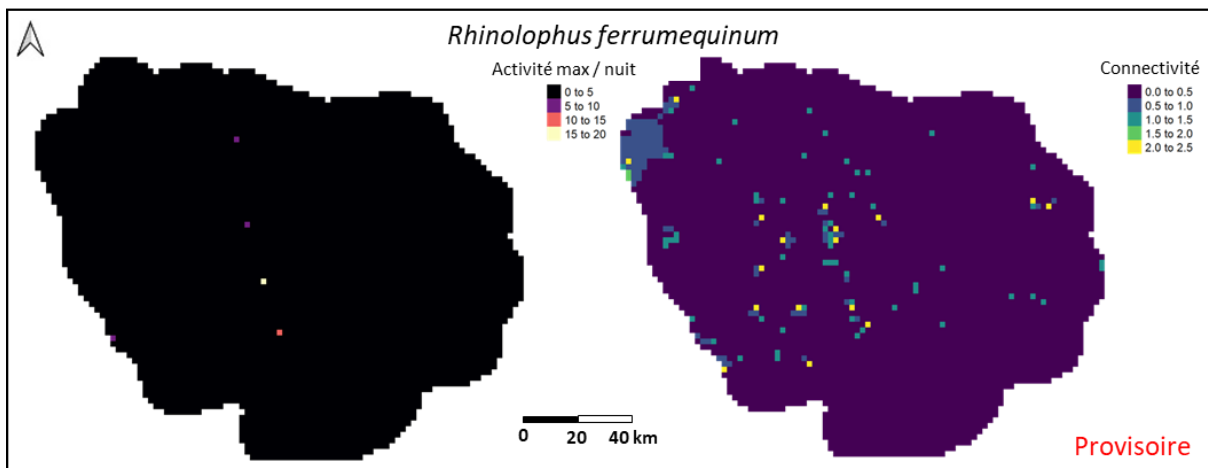
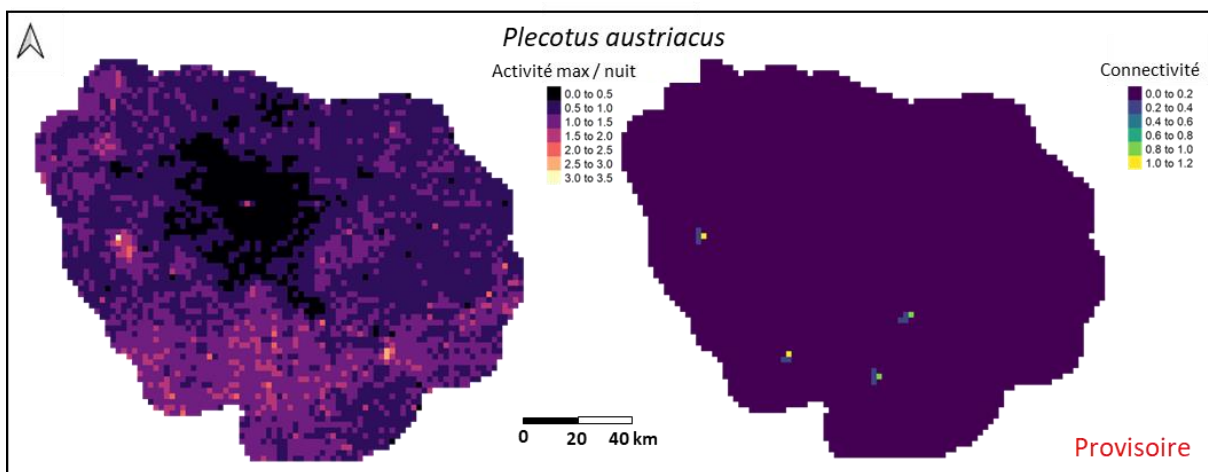
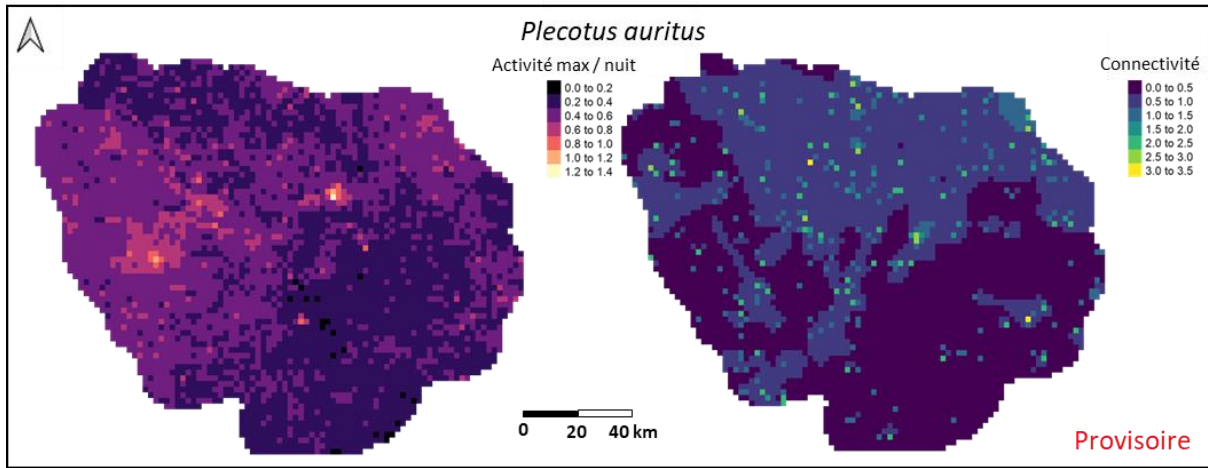
Figure S 2. Cartes provisoires de distribution de l'activité maximum (à gauche) et de connectivité maximum (à droite) des espèces de Chiroptères d'Île-de-France (Bas et al., 2022; Roemer et al., En préparation). A noter qu'un certain nombre de cartes sont peu contrastées en raison de la rareté de ces espèces en Île-de-France.

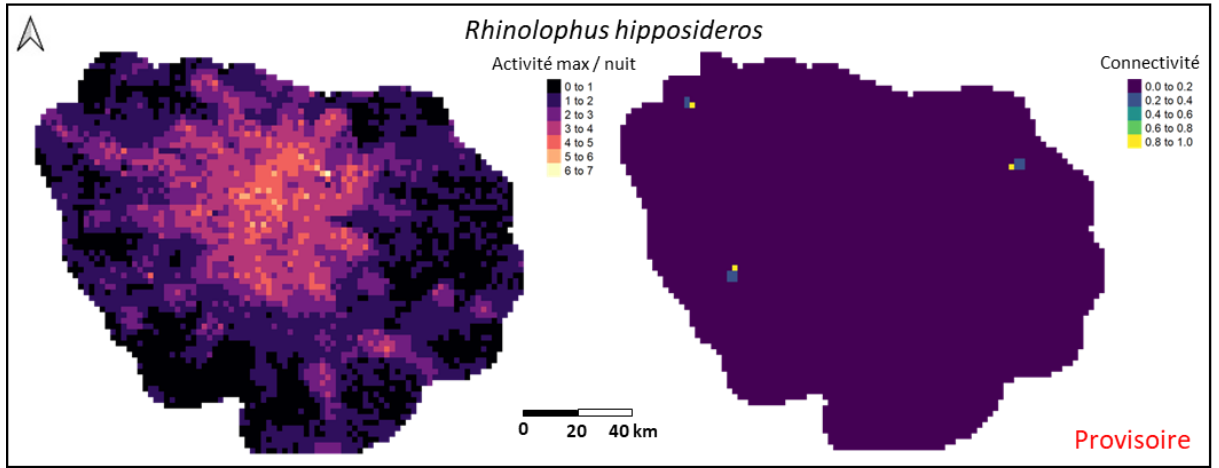












## Annexes chapitre 3

---

### Appendix A - Additional material and methods

#### A.1 - Collect and series of operation on species occurrences

##### Databases collection:

- Access to source databases:
  - o French Natural and Landscape Information System (SINP, <https://inpn.mnhn.fr/>), each of the three study sites has its own database: <https://sinp-occitanie.fr/atlas/> for Lodévois-Larzac (T1), <https://obv-na.fr/> and <https://observatoire-fauna.fr/> for La Rochelle (T2), <https://data.biodiversite-bretagne.fr> for Brocéliande (T3).
  - o GBIF: GBIF.org (04 October 2022) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.ry6uw7>
  - o French biodiversity monitoring scheme (Vigie Nature): <https://www.vigienature.fr/>, the database used are the STOC for Aves, the Vigie-Chiro for Chiroptera and Orthoptera, the Vigie-Flore for Flora, the STELI for Odonata, the STERF for Papilionidae
- Period of 11 years, from 01/01/2010 to 31/12/2020
- Extent: continental France (without island, Corsica and overseas regions)
- Spatial accuracy of 0 to 50m

Standardization of species names : French taxonomic reference TAXREF.V14 (Gargominy et al., 2021).

- Keep only the species and subspecies
- Groups data at the species level

Taxonomic filtering: from TAXREF.V14

- Keep only species in nine taxonomic groups selected: Amphibia, Aves, Chiroptera, Flora, Mammalia aptera (Mammalia), Orthoptera, Odonata, Papilionidae and Reptilia
- Delete species not present in France so keep: "Present", "Endemic", "Subendemic", "Cryptogenic", "Introduced", "Invasive introduced"

Data transformation and filtering:

- Transformation data into occurrence, i.e. transform data into presence only
- Geographical filtering for reduce sampling biases and delete duplicate data: spatial thinning at a distance of 50m with "spThin" package (Aiello-Lammens et al., 2015)

Identify the presence of species into each study site: at least five observations from all databases in the study site to certify the presence of the species

Standardization of the observation period between databases: for Aves filtering observations between 1 March and 15 July corresponding to the STOC period.

A.2 - Environmental variables selected for Species Distribution Models (SDM) of Aves and Papilionidae species. Variables used for SDM are the variables with collinearity removed (Pearson >0.7).

Type of variables		Variables	Database	Year	Raw precision	Source	Variables used for SDM
Geography	Climatic	19 bioclimatic variables	Chelsa	1981-2010	1 km	Karger et al., 2021, 2017	Bio 2 (temp. range), Bio 5 (temp. warmest month), Bio 6 (min. temp. coldest month), Bio 9 (temp. driest quarter), Bio 13 (prec. wettest month), Bio 14 (prec. driest month), Bio 15(prec. seasonality)
	Elevation	Elevation, mean in a buffer of fifty meters					Elevation
		Slope, mean in a buffer of 50 meters	BD ALTI, IGN	2014	25 m	IGN, 2022	Slope
		Topographic Position Index (TPI), mean in a buffer of 50 meters					TPI
	Wetland	Area of wetland potential: very high in a buffer of 50, 500, 2000 meters	INRAE Wetland potential	2014	50 m	Berthier et al., 2014	Wetland in buffer of 50 and 500 m
Waterway	Linear meters of waterway in a buffer of 50, 500, 2000 meters	BD TOPO, IGN	2022	Vector	IGN, 2022	Waterway in buffer of 50 and 500m	
Human occupancy	Land-use	Area of artificial, conifer forest, crop, deciduous forest, land, lawn, mineral, prairie, water in buffer of 50, 500 and 2000 meters	OSO Land Cover	2018	25 m	Inglada et al., 2019	Artificial, conifer, crops, deciduous, fruit culture, land, mineral, prairie, water in a buffer of 50 and 500 m Lawn in a buffer of 500 m, Sand in a buffer of 50, 500, 2000 m
	Hedge line	Linear meters of hedge in a buffer of 50, 500, 2000 meters	BD TOPO, IGN	2022	Vector	IGN, 2022	Hedge line in buffer of 50, 500 m
	NDVI mean	NDVI mean in buffer of 50, 500, 2000 meters	DHI NDVI	2022	10 m	CESBIO, 2021, 2022	DHI NDVI in buffer of 50 and 500m
Pollution / Fragmentation	Light pollution	Mean value in buffer of 500 meters of night time light average masked of 2015	VIIRS night time lights	2015	500 m	Elvidge et al., 2021	Night time light
	Road fragmentation	Linear meters of fragmenting of main road in a buffer of 50, 500, 2000 meters	BD TOPO, IGN	2022	Vector	IGN, 2022	Main road in a buffer of 50, 500, 2000 m



A.3 Species traits of Aves and Papilionidae. Missing traits were imputed by considering evolutionary relationships following the process of Carmona et al. (2021) with the help the R scripts of Toussaint et al. (2021).

	Traits	Description	Reference
Aves	Mass	Body mass using data from males, females, and/or unspecified adults in g	Storchová and Hořák, 2018
	HWI	Avian hand-wing index (HWI), an estimate of wing shape as a proxy for dispersal ability in birds	Sheard et al., 2020
	Nocturn	Nocturnal activity	Wilman et al., 2014
	Habitats (Deciduous Coniferous, Woodland, Shrub, Grassland, Mountain meadows, Reed, Swamps, Rocks, Urban)	Species occupies habitat in breeding area, 1: yes; 0: no	Storchová and Hořák, 2018
	Spe. Diet, Spe. Foraging behav., Spe. Diet strat, Spe. Hab., Spe. Nest, Spe. Mean	Specialization respectively of diet, foraging behaviour, foraging substrate, habitat, nesting site and mean of five specializations	Morelli et al., 2020
Papilionidae	Wingspan	Average length of male wingspan in mm	Middleton-Welling et al., 2020
	FMoMean	Average duration of yearly flight period	
	HostplantN	Hostplant specificity, number of hostplants	
	HostplantSpe	Hostplant specificity index	Essens et al., 2017
	HPG	Hostplant growth form: Short herb/grass (<1 m) (Bi), tall herb/grass (>1 m) (Th), shrub (Sb), tree (Tr), liana (Li)	
	SSI	Species Specialization Index	Dupont et al., 2013
	AltVeg	Altitudinal vegetation: A=Anthropogenic, Co=Foothill, TheMeMed=Thermo/Meso-Mediterranean, Med=Mediterranean, SupMed=Supra-Mediterranean, Mo=Montane, ASa=Alpine and Subalpine	
Rarity	Rarity in France between 1 very rare to 3 common species	In Moussus et al., 2019 from oreina.org and faune.france.org	

The phylogenetic trees used to consider evolutionary relationships were from Jetz et al. (2012) and Wiemers et al. (2019, 2020) for the Aves and Papilionidae, respectively.

## Appendix B - Supplementary results

B.1 - Description of observation databases (Local SINP, GBIF, Vigie Nature) available nine taxonomic groups in the three study sites (T1: Lodévois-Larzac, T2: Brocéliande, T3: La Rochelle) for “Local” (study site with a buffer zone 10 km), “Regional” (administrative region) and “Country” (continental France) scales. Statistics: “nSp” is the number of species with at least five observations on the study site within a 10 km buffer; “pSp<15obs”, “pSp15.50obs” and “pSp>50obs” are the percentage of species with <15, 15 to 50 and >50 observations respectively and “-” represents no data available.

## B.1.A - Local scale (10km buffer zone).

Taxa	Statistic	GBIF			SINP			Local Vigie Nature			All databases combined		
		T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3
Amphibia	nSp	11	1	11	13	2	0	No program			14	2	11
	pSp<15obs	82%	100%	100%	23%	50%	-				29%	50%	100%
	pSp15.50obs	18%	0%	0%	15%	50%	-				7%	50%	0%
	pSp>50obs	0%	0%	0%	62%	0%	-				64%	0%	0%
Aves	nSp	100	73	77	197	94	82	114	155	101	205	171	132
	pSp<15obs	87%	93%	95%	37%	96%	85%	56%	50%	54%	37%	47%	59%
	pSp15.50obs	10%	6%	4%	23%	3%	15%	32%	17%	20%	22%	22%	13%
	pSp>50obs	3%	1%	1%	40%	1%	0%	12%	33%	27%	41%	31%	28%
Chiroptera	nSp	4	0	5	21	6	18	25	22	24	26	22	26
	pSp<15obs	100%	-	100%	10%	83%	50%	12%	41%	21%	12%	41%	27%
	pSp15.50obs	0%	-	0%	38%	0%	44%	16%	36%	46%	19%	36%	34%
	pSp>50obs	0%	-	0%	52%	17%	6%	72%	23%	33%	69%	23%	39%
Flora	nSp	786	476	639	1703	1335	843	286	177	136	1844	1460	1093
	pSp<15obs	81%	85%	81%	52%	48%	74%	100%	100%	100%	52%	50%	72%
	pSp15.50obs	16%	14%	17%	30%	25%	14%	0%	0%	0%	28%	24%	17%
	pSp>50obs	3%	1%	3%	18%	27%	12%	0%	0%	0%	20%	25%	11%
Mammalia	nSp	10	1	14	23	7	30	No program			23	7	30
	pSp<15obs	100%	100%	100%	78%	86%	60%				74%	86%	57%
	pSp15.50obs	0%	0%	0%	17%	14%	20%				22%	14%	20%
	pSp>50obs	0%	0%	0%	4%	0%	20%				4%	0%	23%
Odonata	nSp	38	5	23	57	1	0	0	1	24	57	7	30
	pSp<15obs	74%	100%	100%	28%	100%	-	-	100%	100%	28%	100%	97%
	pSp15.50obs	26%	0%	0%	37%	0%	-	-	0%	0%	30%	0%	3%
	pSp>50obs	0%	0%	0%	35%	0%	-	-	0%	0%	42%	0%	0%
Orthoptera	nSp	53	3	24	91	8	0	25	19	19	98	25	34
	pSp<15obs	92%	100%	100%	71%	100%	-	24%	58%	16%	56%	68%	53%
	pSp15.50obs	8%	0%	0%	23%	0%	-	24%	32%	52%	18%	24%	29%
	pSp>50obs	0%	0%	0%	6%	0%	-	52%	10%	32%	26%	8%	18%
Papilionidae	nSp	115	15	33	154	11	0	0	0	50	154	18	52
	pSp<15obs	60%	100%	94%	21%	100%	-	-	-	88	21%	100%	73%
	pSp15.50obs	30%	0%	6%	19%	0%	-	-	-	12	18%	0%	27%
	pSp>50obs	10%	0%	0%	60%	0%	-	-	-	0	60%	0%	0%
Reptilia	nSp	18	2	7	21	4	0	No program			22	4	7
	pSp<15obs	67%	100%	100%	24%	100%	-				27%	75%	100%
	pSp15.50obs	28%	0%	0%	33%	0%	-				32%	25%	0%
	pSp>50obs	6%	0%	0%	43%	0%	-				41%	0%	0%

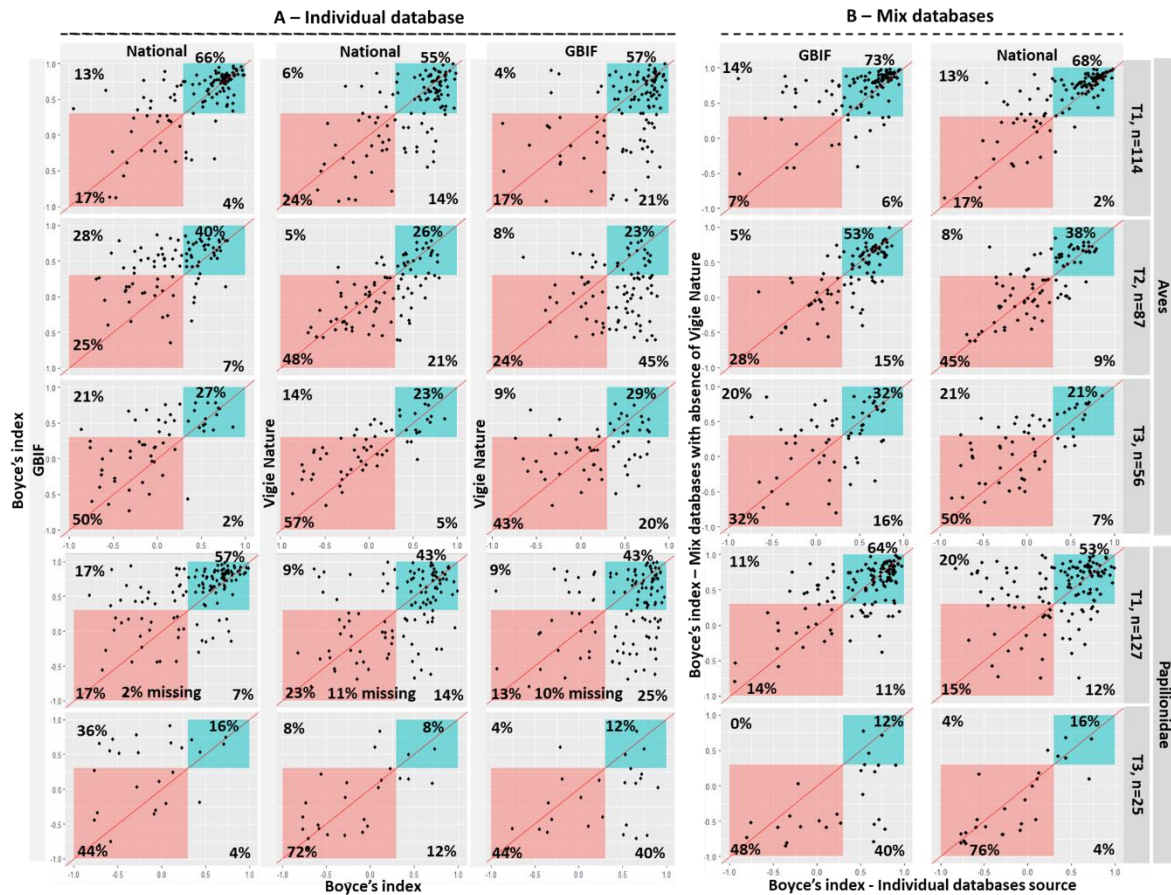
## B.1.A - Regional scale.

Taxa	Statistic	GBIF			Regional Vigie Nature			All databases combined		
		T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3
Amphibia	nSp	13	2	11	No program			14	2	11
	pSp<15obs	8%	0%	73%				7%	0%	73%
	pSp15.50obs	23%	0%	18%				14%	50%	18%
	pSp>50obs	69%	50%	9%				79%	50%	9%
Aves	nSp	198	159	120	182	143	120	205	166	132
	pSp<15obs	21%	21%	40%	31%	29%	32%	12%	16%	19%
	pSp15.50obs	12%	12%	22%	21%	15%	27%	11%	10%	28%
	pSp>50obs	67%	67%	38%	48%	56%	41%	77%	74%	53%
Chiroptera	nSp	13	13	5	25	22	24	26	22	26
	pSp<15obs	100%	100%	100%	0%	0%	8%	0%	0%	15%
	pSp15.50obs	0%	0%	0%	4%	0%	17%	8%	0%	15%
	pSp>50obs	0%	0%	0%	96%	100%	75%	92%	100%	69%
Flora	nSp	1428	1093	825	825	657	413	1844	1158	1093
	pSp<15obs	43%	38%	47%	95%	94%	94%	32%	40%	47%
	pSp15.50obs	19%	19%	20%	5%	6%	6%	26%	19%	23%
	pSp>50obs	38%	49%	33%	0%	0%	0%	42%	41%	31%
Mammalia	nSp	23	6	21	No program			23	6	30
	pSp<15obs	39%	33%	62%				30%	33%	50%
	pSp15.50obs	26%	0%	3%				22%	0%	23%
	pSp>50obs	35%	67%	5%				48%	67%	27%
Odonata	nSp	56	7	28	56	7	27	57	7	30
	pSp<15obs	18%	14%	64%	77%	71%	100%	9%	14%	53%
	pSp15.50obs	30%	14%	25%	23%	29%	0%	21%	14%	37%
	pSp>50obs	52%	71%	11%	0%	0%	0%	70%	72%	10%
Orthoptera	nSp	93	25	26	25	19	19	98	25	34
	pSp<15obs	42%	24%	58%	4%	0%	11%	30%	4%	27%
	pSp15.50obs	39%	40%	42%	4%	0%	16%	22%	0%	29%
	pSp>50obs	19%	36%	0%	92%	100%	74%	48%	96%	44%
Papilionidae	nSp	144	18	43	132	18	51	154	18	52
	pSp<15obs	12%	0%	37%	42%	11%	55%	7%	0%	34%
	pSp15.50obs	19%	11%	42%	30%	22%	41%	13%	6%	31%
	pSp>50obs	69%	89%	21%	28%	67%	4%	81%	94%	35%
Reptilia	nSp	20	4	7	No program			22	4	7
	pSp<15obs	20%	0%	14%				18%	0%	14%
	pSp15.50obs	30%	25%	57%				28%	25%	57%
	pSp>50obs	50%	75%	29%				59%	75%	29%

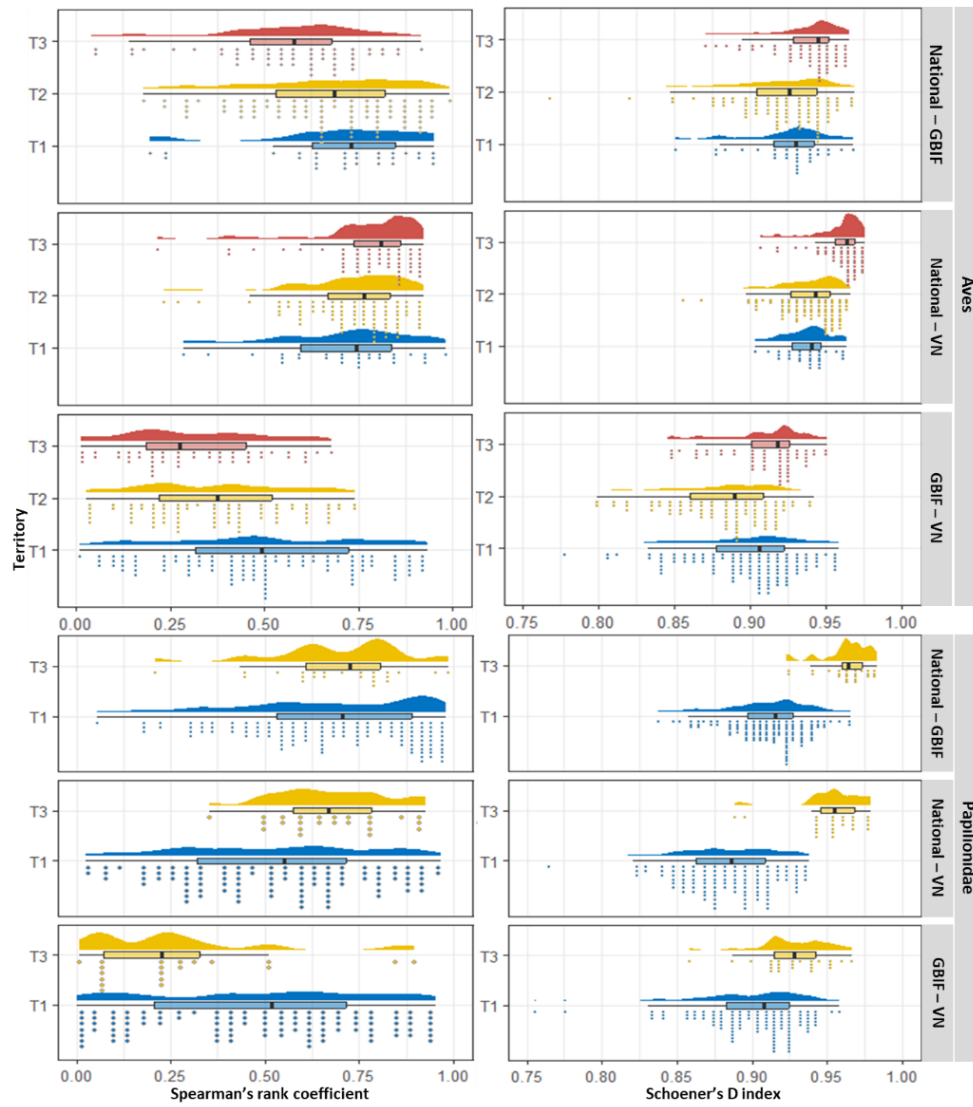
## B.1.C - Country scale.

Taxa	Statistic	GBIF			Country Vigie Nature			All databases combined		
		T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3
Amphibia	nSp	14	2	11	No program			14	2	11
	pSp<15obs	7%	0%	0%				0%	0%	0%
	pSp15.50obs	0%	0%	9%				7%	0%	9%
	pSp.>50obs	93%	100%	91%				93%	100%	91%
Aves	nSp	204	170	131	201	170	132	205	171	132
	pSp<15obs	2%	1%	1%	8%	9%	4%	1%	0%	0%
	pSp15.50obs	3%	1%	1%	11%	9%	7%	1%	1%	0%
	pSp.>50obs	95%	98%	98%	81%	82%	89%	98%	99%	100%
Chiroptera	nSp	19	19	21	25	22	25	26	22	26
	pSp<15obs	90%	89%	90%	0%	0%	0%	0%	0%	4%
	pSp15.50obs	10%	11%	10%	0%	0%	0%	4%	0%	0%
	pSp.>50obs	0%	0%	0%	100%	100%	100%	96%	100%	96%
Flora	nSp	1573	1261	995	1336	1105	848	1844	1460	1093
	pSp<15obs	25%	20%	17%	68%	61%	53%	19%	14%	16%
	pSp15.50obs	18%	18%	16%	19%	23%	27%	21%	17%	16%
	pSp.>50obs	57%	62%	67%	13%	16%	20%	60%	69%	68%
Mammalia	nSp	23	6	28	No program			23	7	30
	pSp<15obs	13%	16%	18%				9%	14%	23%
	pSp15.50obs	17%	17%	28%				13%	29%	17%
	pSp.>50obs	70%	67%	54%				78%	57%	60%
Odonata	nSp	57	7	30	57	7	30	57	7	30
	pSp<15obs	2%	0%	0%	11%	0%	0%	0%	0%	0%
	pSp15.50obs	10%	14%	0%	26%	0%	13%	3%	0%	0%
	pSp.>50obs	88%	86%	100%	63%	100%	87%	97%	100%	100%
Orthoptera	nSp	95	25	34	25	19	19	98	25	34
	pSp<15obs	22%	12%	6%	4%	0%	0%	15%	0%	0%
	pSp15.50obs	28%	20%	21%	0%	0%	0%	25%	4%	9%
	pSp.>50obs	50%	68%	73%	96%	100%	100%	60%	96%	91%
Papilionidae	nSp	147	18	52	149	18	52	154	18	52
	pSp<15obs	4%	0%	0%	13%	5%	0%	1%	0%	0%
	pSp15.50obs	8%	0%	0%	18%	6%	0%	7%	0%	0%
	pSp.>50obs	88%	100%	100%	69%	89%	100%	92%	100%	100%
Reptilia	nSp	21	4	7	No program			22	4	7
	pSp<15obs	0%	0%	0%				4%	0%	0%
	pSp15.50obs	14%	0%	0%				5%	0%	0%
	pSp.>50obs	86%	100%	100%				91%	100%	100%

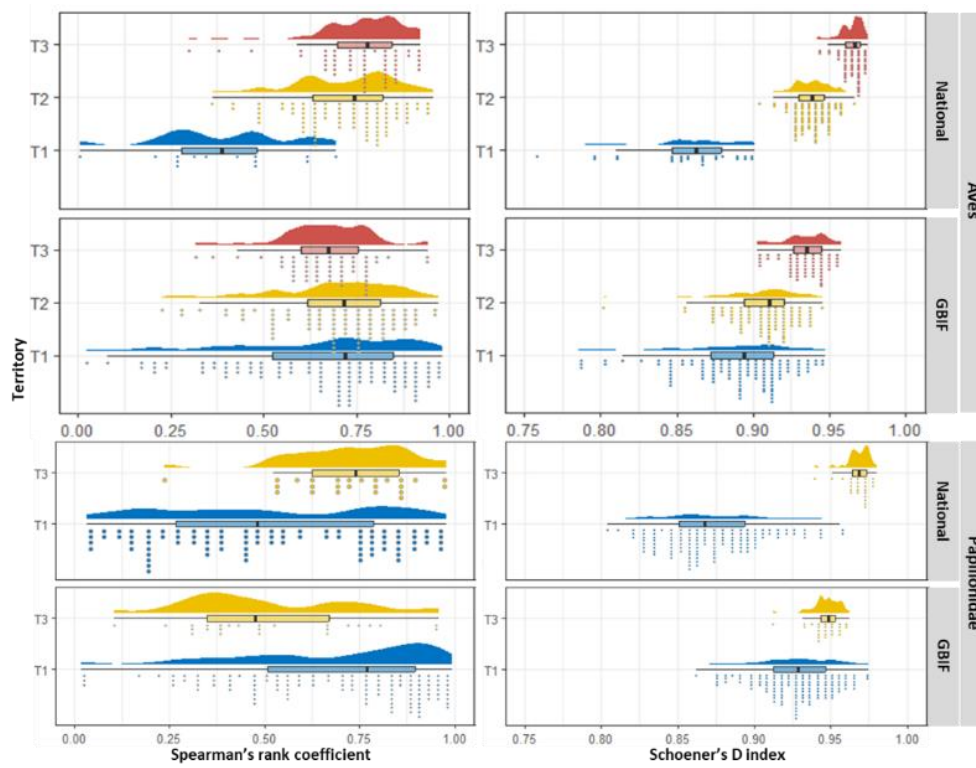
B.2 - SDM evaluation of Aves and Papilionidae taxonomic groups for (A) three individual database sources and (B) between SDM using different pseudo-absence sources. Each graphic is a pair of databases (National combined GBIF and Vigie Nature). Each point is an individual species that is listed in both databases, some species are assessed only in one database (missing). A Boyce's index threshold of 0.3 is used to assess the proportion of satisfactory and unsatisfactory models conjointly for each of the two database sources. The blue quadrant contains species whose SDMs are evaluated in a satisfactory manner in both data bases (Boyce index > 0.3 for both databases); the red quadrant contains the species for which SDMs are evaluated in an unsatisfactory manner in both databases (Boyce index < 0.3 for both databases). In the top-left quadrant and the bottom-right quadrants, SDM model evaluation was satisfactory for only one database (on the in y and x axes respectively).



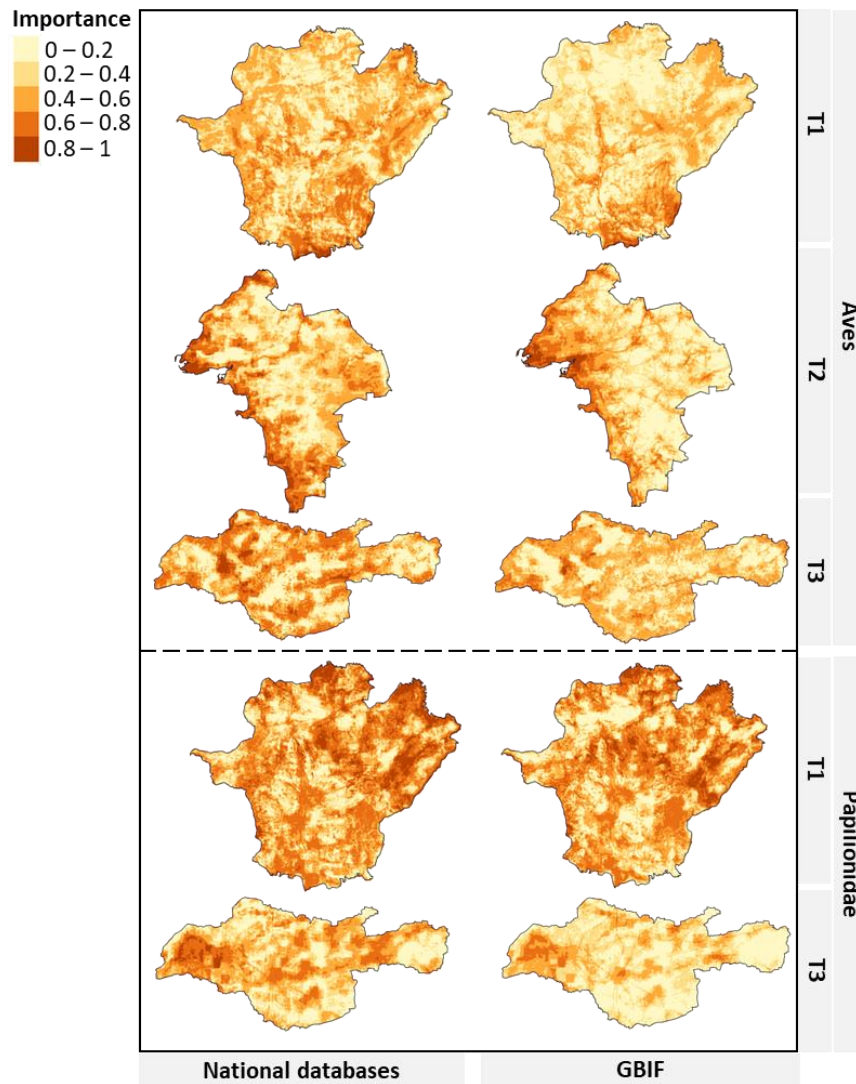
B.3 - Overlap between SDM from individual database sources. VN is Vigie Nature database and National combined GBIF and Vigie Nature.



B.4 - Overlap between SDM from individual database sources and SDM from mixed databases (i.e. using absence from Vigie Nature). National combine of GBIF and Vigie Nature.



B.5 - Maps of conservation planning area for Aves and Papilionidae of tree study sites (T1, T2, T3) from different individual database source (GBIF, Vigie Nature and "National databases" combining the two databases).



B.6 - Evaluation of the quality of the full model (Table 9) compared to null model using AIC.

Model	Aves	Papilionidae
Full	3057	1322
Null	3357	1574

B.7 – Species list observed in each study site (T1, T2, T3) and their French status from TAXREF.V14 (Presence, Introduced, Invasive introduced) and IUCN regional red list from BD.STATUT.V16 (LC, NT, VU, EN, CR, DD, NA) for A) Aves species and B) Papilionidae Species.

## B.7.A – Aves species

Species	Observed			French status	IUCN regional red list		
	T1	T2	T3		T1	T2	T3
<i>Accipiter gentilis</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	VU	EN
<i>Accipiter nisus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Yes	Yes	-	Present	VU	CR	-
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	-	Yes	Yes	Present	-	VU	LC
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Yes	Yes	-	Present	NT	VU	-
<i>Actitis hypoleucos</i>	Yes	Yes	Yes	Present	EN	CR	NA
<i>Aegithalos caudatus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Aegypius monachus</i>	Yes	-	-	Present	CR	-	-
<i>Aix galericulata</i>	Yes	-	-	Introduced	NA	-	-
<i>Alauda arvensis</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	VU	LC
<i>Alcedo atthis</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NT	NT	LC
<i>Alectoris rufa</i>	Yes	Yes	Yes	Present	DD	DD	DD
<i>Anas acuta</i>	-	-	Yes	Present	-	-	VU
<i>Anas crecca</i>	-	-	Yes	Present	-	-	LC
<i>Anas platyrhynchos</i>	Yes	Yes	Yes	Present	DD	LC	LC
<i>Anser anser</i>	-	Yes	Yes	Present	-	VU	NA
<i>Anthus campestris</i>	Yes	Yes	-	Present	VU	EN	-
<i>Anthus pratensis</i>	Yes	Yes	Yes	Present	VU	EN	VU
<i>Anthus spinoletta</i>	-	Yes	Yes	Present	-	LC	LC
<i>Anthus trivialis</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Apus apus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	LC
<i>Aquila chrysaetos</i>	Yes	-	-	Present	VU	-	-
<i>Aquila fasciata</i>	Yes	-	-	Present	CR	-	-
<i>Ardea alba</i>	Yes	Yes	Yes	Present	VU	NT	EN
<i>Ardea cinerea</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Ardea purpurea</i>	Yes	Yes	-	Present	EN	VU	-
<i>Ardeola ralloides</i>	Yes	-	-	Present	VU	-	-
<i>Arenaria interpres</i>	-	Yes	-	Present	-	NA	-
<i>Asio otus</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	LC	-
<i>Athene noctua</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NT	NT	VU
<i>Aythya ferina</i>	-	-	Yes	Present	-	-	EN
<i>Aythya fuligula</i>	-	-	Yes	Present	-	-	LC
<i>Botaurus stellaris</i>	Yes	-	-	Present	EN	-	-
<i>Branta bernicla</i>	-	Yes	Yes	Present	-	NA	LC
<i>Bubo bubo</i>	Yes	-	-	Present	LC	-	-
<i>Bubulcus ibis</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	NT
<i>Burhinus oedicephalus</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	NT	-
<i>Buteo buteo</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Calandrella brachydactyla</i>	Yes	-	-	Present	EN	-	-
<i>Calidris alba</i>	-	Yes	-	Present	-	NA	-
<i>Calidris alpina</i>	-	Yes	-	Present	-	NA	-
<i>Caprimulgus europaeus</i>	Yes	-	Yes	Present	LC	-	LC
<i>Carduelis carduelis</i>	Yes	Yes	Yes	Present	VU	NT	LC
<i>Cecropis daurica</i>	Yes	-	-	Present	VU	-	-
<i>Certhia brachydactyla</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Certhia familiaris</i>	Yes	-	-	Present	LC	-	-
<i>Cettia cetti</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Charadrius alexandrinus</i>	-	Yes	-	Present	-	EN	-
<i>Charadrius dubius</i>	Yes	Yes	-	Present	NT	VU	-
<i>Charadrius hiaticula</i>	Yes	Yes	-	Present	VU	VU	-
<i>Chlidonias niger</i>	Yes	Yes	-	Present	NA	CR	-
<i>Chloris chloris</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NT	NT	LC
<i>Chroicocephalus ridibundus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	VU	LC
<i>Ciconia ciconia</i>	Yes	Yes	-	Present	NT	NT	-
<i>Ciconia nigra</i>	Yes	-	-	Present	EN	-	-
<i>Cinclus cinclus</i>	Yes	-	-	Present	LC	-	-
<i>Circaetus gallicus</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	EN	-
<i>Circus aeruginosus</i>	Yes	Yes	-	Present	VU	VU	-
<i>Circus cyaneus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	EN	NT	EN
<i>Circus pygargus</i>	Yes	Yes	-	Present	EN	NT	-
<i>Cisticola juncidis</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	LC
<i>Clamator glandarius</i>	Yes	-	-	Present	NT	-	-
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	VU



<i>Columba livia</i>	Yes	Yes	Yes	Present	DD	DD	DD
<i>Columba oenas</i>	Yes	Yes	Yes	Present	VU	EN	LC
<i>Columba palumbus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Coracias garrulus</i>	Yes	-	-	Present	NT	-	-
<i>Corvus corax</i>	Yes	-	-	Present	LC	-	-
<i>Corvus corone</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Corvus frugilegus</i>	-	Yes	Yes	Present	-	LC	LC
<i>Corvus monedula</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	LC
<i>Coturnix coturnix</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NT	VU	LC
<i>Cuculus canorus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Cyanistes caeruleus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Cygnus olor</i>	Yes	Yes	-	Present	NA	LC	-
<i>Delichon urbicum</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	LC
<i>Dendrocopos major</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Dendrocopos minor</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	LC
<i>Dryocopus martius</i>	Yes	-	Yes	Present	LC	-	LC
<i>Egretta garzetta</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	NT
<i>Elanus caeruleus</i>	-	Yes	-	Present	-	VU	-
<i>Emberiza calandra</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	VU	EN
<i>Emberiza cirius</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Emberiza citrinella</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NT	NT	NT
<i>Emberiza hortulana</i>	Yes	-	-	Present	VU	-	-
<i>Emberiza schoeniclus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	EN	EN	VU
<i>Erithacus rubecula</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Falco columbarius</i>	-	Yes	-	Present	-	NA	-
<i>Falco naumanni</i>	Yes	-	-	Present	VU	-	-
<i>Falco peregrinus</i>	Yes	Yes	-	Present	VU	CR	-
<i>Falco subbuteo</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NT	NT	NT
<i>Falco tinnunculus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	LC
<i>Falco vespertinus</i>	Yes	Yes	-	Present	NA	NA	-
<i>Ficedula albicollis</i>	Yes	-	-	Present	NT	-	-
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Yes	-	-	Present	EN	-	-
<i>Fringilla coelebs</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Fringilla montifringilla</i>	-	-	Yes	Present	-	-	DD
<i>Fulica atra</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Galerida cristata</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	LC	-
<i>Gallinago gallinago</i>	Yes	Yes	Yes	Present	CR	CR	NA
<i>Gallinula chloropus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	LC
<i>Garrulus glandarius</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Grus grus</i>	Yes	Yes	-	Present	CR	CR	-
<i>Gyps fulvus</i>	Yes	-	-	Present	VU	-	-
<i>Hieraetus pennatus</i>	Yes	-	-	Present	VU	-	-
<i>Himantopus himantopus</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	NT	-
<i>Hippolais polyglotta</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Hirundo rustica</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NT	NT	LC
<i>Ichthyaetus melanocephalus</i>	-	Yes	-	Present	-	CR	-
<i>Jynx torquilla</i>	Yes	Yes	-	Present	NT	VU	-
<i>Lanius collurio</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NT	NT	EN
<i>Lanius excubitor</i>	-	-	Yes	Present	-	-	NA
<i>Lanius meridionalis</i>	Yes	-	-	Present	EN	-	-
<i>Lanius senator</i>	Yes	-	-	Present	NT	-	-
<i>Larus argentatus</i>	-	Yes	Yes	Present	-	VU	VU
<i>Larus canus</i>	-	Yes	-	Present	-	EN	-
<i>Larus fuscus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NA	LC	LC
<i>Larus marinus</i>	-	Yes	-	Present	-	EN	-
<i>Larus michahellis</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	VU	-
<i>Limosa lapponica</i>	-	Yes	-	Present	-	NA	-
<i>Limosa limosa</i>	-	Yes	-	Present	-	CR	-
<i>Linaria cannabina</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NT	NT	LC
<i>Locustella luscinioides</i>	-	Yes	-	Present	-	EN	-
<i>Locustella naevia</i>	Yes	Yes	Yes	Present	DD	VU	LC
<i>Lophophanes cristatus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	VU	LC
<i>Loxia curvirostra</i>	Yes	-	-	Present	LC	-	-
<i>Lullula arborea</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	LC
<i>Luscinia megarhynchos</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	VU
<i>Luscinia svecica</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	LC	-
<i>Mareca penelope</i>	-	-	Yes	Present	-	-	LC
<i>Mareca strepera</i>	-	-	Yes	Present	-	-	LC
<i>Mergus merganser</i>	-	-	Yes	Present	-	-	NA
<i>Merops apiaster</i>	Yes	Yes	-	Present	NT	VU	-
<i>Milvus migrans</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	LC	-

<i>Milvus milvus</i>	Yes	-	-	Present	EN	-	-
<i>Monticola saxatilis</i>	Yes	-	-	Present	VU	-	-
<i>Monticola solitarius</i>	Yes	-	-	Present	VU	-	-
<i>Motacilla alba</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Motacilla cinerea</i>	Yes	-	Yes	Present	LC	-	LC
<i>Motacilla flava</i>	Yes	Yes	-	Present	NT	LC	-
<i>Muscicapa striata</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	LC
<i>Neophron percnopterus</i>	-	Yes	-	Present	-	EN	-
<i>Numenius arquata</i>	Yes	Yes	-	Present	CR	EN	-
<i>Numenius phaeopus</i>	-	Yes	-	Present	-	NA	-
<i>Nycticorax nycticorax</i>	Yes	Yes	-	Present	NT	VU	-
<i>Oenanthe oenanthe</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NT	EN	EN
<i>Oriolus oriolus</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	LC	-
<i>Otus scops</i>	Yes	-	-	Present	NT	-	-
<i>Pandion haliaetus</i>	Yes	-	-	Present	VU	-	-
<i>Parus major</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Passer domesticus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	LC
<i>Passer montanus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NT	EN	EN
<i>Perdix perdix</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NT	DD	DD
<i>Periparus ater</i>	Yes	-	Yes	Present	LC	-	NT
<i>Pernis apivorus</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	VU	-
<i>Petronia petronia</i>	Yes	-	-	Present	LC	-	-
<i>Phalacrocorax carbo</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NA	VU	LC
<i>Phasianus colchicus</i>	Yes	Yes	Yes	Introduced	NA	DD	DD
<i>Phoenicurus ochrurus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	VU
<i>Phylloscopus bonelli</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	NT	-
<i>Phylloscopus collybita</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	Yes	-	Yes	Present	EN	-	NT
<i>Phylloscopus trochilus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NA	CR	EN
<i>Pica pica</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Picus canus</i>	Yes	Yes	-	Present	EN	CR	-
<i>Picus viridis</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Platalea leucorodia</i>	-	Yes	-	Present	-	EN	-
<i>Pluvialis apricaria</i>	-	-	Yes	Present	-	-	LC
<i>Pluvialis squatarola</i>	-	Yes	-	Present	-	NA	-
<i>Podiceps cristatus</i>	Yes	-	Yes	Present	LC	-	LC
<i>Poecile palustris</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	VU	NT
<i>Prunella collaris</i>	Yes	-	-	Present	EN	-	-
<i>Prunella modularis</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Ptyonoprogne rupestris</i>	Yes	-	-	Present	LC	-	-
<i>Pyrrhocorax pyrrhocorax</i>	Yes	-	-	Present	VU	-	-
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	Yes	-	Yes	Present	VU	-	VU
<i>Rallus aquaticus</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	VU	-
<i>Recurvirostra avosetta</i>	-	Yes	-	Present	-	VU	-
<i>Regulus ignicapilla</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Regulus regulus</i>	Yes	-	Yes	Present	LC	-	LC
<i>Riparia riparia</i>	Yes	Yes	Yes	Present	EN	NT	LC
<i>Saxicola rubetra</i>	Yes	Yes	-	Present	EN	CR	-
<i>Saxicola rubicola</i>	Yes	Yes	Yes	Present	VU	NT	LC
<i>Scolopax rusticola</i>	Yes	-	-	Present	DD	-	-
<i>Serinus serinus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	LC
<i>Sitta europaea</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Spatula clypeata</i>	Yes	Yes	Yes	Present	DD	VU	LC
<i>Spatula querquedula</i>	-	Yes	-	Present	-	CR	-
<i>Spinus spinus</i>	Yes	-	-	Present	VU	-	-
<i>Sterna hirundo</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	VU	-
<i>Streptopelia decaocto</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Streptopelia turtur</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	VU	LC
<i>Strix aluco</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	DD
<i>Sturnus vulgaris</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Sylvia atricapilla</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Sylvia borin</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	LC
<i>Sylvia cantillans</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	LC	-
<i>Sylvia communis</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	LC
<i>Sylvia conspicillata</i>	-	Yes	-	Present	-	EN	-
<i>Sylvia hortensis</i>	Yes	-	-	Present	LC	-	-
<i>Sylvia melanocephala</i>	Yes	-	-	Present	LC	-	-
<i>Sylvia undata</i>	Yes	-	Yes	Present	VU	-	LC
<i>Tachybaptus ruficollis</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Tachymartitis melba</i>	Yes	-	-	Present	VU	-	-

<i>Tadorna ferruginea</i>	-	Yes	-	Present	-	NA	-
<i>Tadorna tadorna</i>	Yes	Yes	-	Present	LC	LC	-
<i>Tetrax tetrax</i>	Yes	-	-	Present	NT	-	-
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	Yes	Yes	-	Present	VU	NT	-
<i>Tichodroma muraria</i>	Yes	-	-	Present	CR	-	-
<i>Tringa erythropus</i>	-	Yes	-	Present	-	NA	-
<i>Tringa nebularia</i>	-	Yes	-	Present	-	NA	-
<i>Tringa ochropus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	NA	NA	DD
<i>Tringa totanus</i>	Yes	Yes	-	Present	EN	VU	-
<i>Troglodytes troglodytes</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Turdus iliacus</i>	Yes	-	Yes	Present	NA	-	DD
<i>Turdus merula</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Turdus philomelos</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Turdus pilaris</i>	Yes	-	Yes	Present	VU	-	DD
<i>Turdus torquatus</i>	-	Yes	-	Present	-	LC	-
<i>Turdus viscivorus</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	NT	LC
<i>Tyto alba</i>	-	Yes	Yes	Present	-	VU	DD
<i>Upupa epops</i>	Yes	Yes	Yes	Present	LC	LC	LC
<i>Vanellus vanellus</i>	-	Yes	Yes	Present	-	VU	VU

## B.7.A – Papilionidae species

Species	Observed		French status	IUCN regional red list	
	T1	T3		T1	T3
<i>Aglais io</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Anthocharis cardamines</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Anthocharis euphenoides</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Apatura ilia</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Apatura iris</i>	Yes	Yes	Present	NT	NT
<i>Aphantopus hyperantus</i>	Yes	Yes	Present	LC	NT
<i>Aporia crataegi</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Araschnia levana</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Arethusana arethusa</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Argynnis pandora</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Argynnis paphia</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Aricia agestis</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Aricia montensis</i>	Yes	-	Present	DD	-
<i>Boloria dia</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Boloria euphrosyne</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Boloria selene</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Brenthis daphne</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Brenthis hecate</i>	Yes	-	Present	VU	-
<i>Brintesia circe</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Cacyreus marshalli</i>	Yes	-	Invasive introduced	NA	-
<i>Callophrys avis</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Callophrys rubi</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Carcharodus alceae</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Celastrina argiolus</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Charaxes jasius</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Chazara briseis</i>	Yes	-	Present	VU	-
<i>Coenonympha arcania</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Coenonympha dorus</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Coenonympha pamphilus</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Colias alfacariensis</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Colias crocea</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Cupido alcetas</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Cupido argiades</i>	-	Yes	Present	-	NT
<i>Cupido minimus</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Cupido osiris</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Cyaniris semiargus</i>	Yes	Yes	Present	LC	NT
<i>Erebia aethiops</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Erebia epistygne</i>	Yes	-	Present	EN	-
<i>Erebia meolans</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Erebia neoridas</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Erynnis tages</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Euchloe crameri</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Euphydryas aurinia</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Fabriciana adippe</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Fabriciana niobe</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Glaucopsyche alexis</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Glaucopsyche melanops</i>	Yes	-	Present	LC	-

<i>Gonepteryx cleopatra</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Gonepteryx rhamni</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Hamearis lucina</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Hesperia comma</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Hipparchia alcyone</i>	Yes	-	Present	DD	-
<i>Hipparchia fagi</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Hipparchia fidia</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Hipparchia genava</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Hipparchia semele</i>	Yes	Yes	Present	LC	EN
<i>Hipparchia statilinus</i>	Yes	Yes	Present	LC	EN
<i>Hyponephele lupina</i>	Yes	-	Present	EN	-
<i>Hyponephele lycaon</i>	Yes	-	Present	EN	-
<i>Iberochloe tagis</i>	Yes	-	Present	EN	-
<i>Iphiclides podalirius</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Issoria lathonia</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Laeosopsis roboris</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Lampides boeticus</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Lasiommata maera</i>	Yes	Yes	Present	LC	CR
<i>Lasiommata megera</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Leptidea sinapis</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Leptotes pirithous</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Libythea celtis</i>	Yes	-	Introduced	LC	-
<i>Limenitis camilla</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Limenitis reducta</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Lycaena alciphron</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Lycaena dispar</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Lycaena phlaeas</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Lycaena tityrus</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Lysandra bellargus</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Lysandra coridon</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Lysandra hispana</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Maniola jurtina</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Melanargia galathea</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Melanargia lachesis</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Melanargia occitanica</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Melanargia russiae</i>	Yes	-	Present	VU	-
<i>Melitaea athalia</i>	Yes	-	Present	DD	-
<i>Melitaea celadussa</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Melitaea cinxia</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Melitaea deione</i>	Yes	-	Present	DD	-
<i>Melitaea diamina</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Melitaea didyma</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Melitaea parthenoides</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Melitaea phoebe</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Minois dryas</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Muschampia floccifera</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Muschampia lavatherae</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Muschampia proto</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Nymphalis antiopa</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Nymphalis polychloros</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Ochlodes sylvanus</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Papilio machaon</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Pararge aegeria</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Parnassius apollo</i>	Yes	-	Present	VU	-
<i>Phengaris alcon</i>	Yes	-	Present	VU	-
<i>Phengaris arion</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Pieris brassicae</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Pieris manni</i>	Yes	-	Present	DD	-
<i>Pieris napi</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Pieris rapae</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Plebejus argus</i>	Yes	Yes	Present	LC	NT
<i>Plebejus idas</i>	Yes	Yes	Present	NT	CR
<i>Polygonia c-album</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Polyommatus amandus</i>	Yes	-	Present	VU	-
<i>Polyommatus daphnis</i>	Yes	-	Present	VU	-
<i>Polyommatus dolus</i>	Yes	-	Present	VU	-
<i>Polyommatus dorylas</i>	Yes	-	Present	VU	-
<i>Polyommatus escheri</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Polyommatus icarus</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Polyommatus thersites</i>	Yes	-	Present	DD	-
<i>Pontia daplidice</i>	Yes	-	Present	LC	-

<i>Pseudophilotes baton</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Pyrgus alveus</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Pyrgus armoricanus</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Pyrgus carthami</i>	Yes	-	Present	NT	-
<i>Pyrgus cirsii</i>	Yes	-	Present	VU	-
<i>Pyrgus foulquieri</i>	Yes	-	Present	EN	-
<i>Pyrgus malvae</i>	Yes	-	Present	DD	-
<i>Pyrgus malvoides</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Pyrgus onopordi</i>	Yes	-	Present	DD	-
<i>Pyronia bathseba</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Pyronia cecilia</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Pyronia tithonus</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Quercusia quercus</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Satyrrium acaciae</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Satyrrium esculi</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Satyrrium ilicis</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Satyrrium pruni</i>	Yes	-	Present	DD	-
<i>Satyrrium spini</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Satyrrium w-album</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Satyrus actaea</i>	Yes	-	Present	VU	-
<i>Satyrus ferula</i>	Yes	-	Present	VU	-
<i>Speyeria aglaja</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Spialia sertorius</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Thecla betulae</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Thymelicus acteon</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Thymelicus lineola</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Thymelicus sylvestris</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Vanessa atalanta</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Vanessa cardui</i>	Yes	Yes	Present	LC	LC
<i>Zerynthia polyxena</i>	Yes	-	Present	LC	-
<i>Zerynthia rumina</i>	Yes	-	Present	LC	-

## Annexes chapitre 4

---

### Text S 1. Collect and series of operation on species occurrences

#### Databases collection:

- Access to source databases:
  - o French Natural and Landscape Information System (SINP, <https://inpn.mnhn.fr>) is structured at the regional scale in France. SINP is composed of opportunist observations and only contains presence data for taxa for which identification is confirmed by experts (Jomier et al., 2018). Access to this database requires a data extraction request to the regional administrative structure in charge of the database. Generally, a special request is necessary above a 10km buffer zone around the study site (maximum 2000 km<sup>2</sup>), the data remains accessible only locally. Each of the three study sites has its own database: <https://sinp-occitanie.fr/atlas/> for Lodévois-Larzac (T1), <https://obv-na.fr/> and <https://observatoire-fauna.fr/> for La Rochelle (T2), <https://data.biodiversite-bretagne.fr> for Brocéliande (T3)
  - o GBIF is composed of observation data that are not based on protocols and for which presence data and identification are not subject to expert confirmation. The data downloading is autonomous from the website: GBIF.org (04 October 2022) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.ry6uw7>
- Period of 11 years, from 01/01/2010 to 31/12/2020
- Extent: continental France (without island, Corsica and overseas regions)
- Spatial accuracy of 0 to 50m

Standardization of species names : French taxonomic reference TAXREF.V14 (Gargominy et al., 2021).

- Keep only the species and subspecies
- Groups data at the species level

Taxonomic filtering: from TAXREF.V14

- Keep only species in nine taxonomic groups selected: Amphibia, Aves, Chiroptera, Flora, Mammalia aptera (Mammalia), Orthoptera, Odonata, Papilionidae and Reptilia
- Delete species not present in France so keep: "Present", "Endemic", "Subendemic", "Cryptogenic", "Introduced", "Invasive introduced"

Data transformation and filtering:

- Transformation data into occurrence, i.e. transform data into presence only
- Geographical filtering for reduce sampling biases and delete duplicate data: spatial thinning at a distance of 50m with "spThin" package (Aiello-Lammens et al., 2015)

Identify the presence of species into each study site: at least five observations from all databases in the study site to certify the presence of the species

Standardization of the observation period between databases: for Aves filtering observations between 1 March and 15 July corresponding to the STOC period.

## Text S 2. Biodiversity facets: data and calculation

For the priority species and threatened species facets, status data were collected in database BDC.STATUS\_V.16 in <https://inpn.mnhn.fr/>. Species status is defined at administrative levels (department, old and new regions, national), for each study site. For the priority species facet, the species identified as ZNIEFF key species (Lepareur et al., 2022) were the species identified by at least one administrative level concerning the study site. The other species are not identified were not considered. For the taxonomic facet, species status used was the regional IUCN Red List, or if not available, the national status was used in order to correspond to the extinction risk of the populations at the regional scale.

The functional facet used several traits detailed in Table S.2. For Aves and Papilionidae, we collected three groups of traits that influence population dynamics (e.g. longevity), distribution (e.g. diet) and displacement (e.g. dispersion proxy) following Bauer et al. (2021). For Flora, we collected traits identified by Díaz et al. (2016) that capture the essence of plant form and function. Missing data were completed with a trait imputation procedure generated using the R package “missForest” (Stekhoven and Bühlmann, 2012) by considering evolutionary relationships in the imputation process (see Carmona et al., 2021) using the R script of Toussaint et al. (2021). The distinctiveness index were calculated from regional species pool (i.e. species observed on study site) and dissimilarity matrix using the “funrar” package (Grenié et al., 2017). Nevertheless, the number and type of traits impact the assessment of functional indices (Legras et al., 2020; Maire et al., 2015; Thévenin et al., 2022) and the Gower’s distance used to calculate the dissimilarity matrix between species are more influenced by categorical and correlated traits (de Bello et al., 2021). To ensure a balanced contribution of the traits, we use a weighted Gower’s distance for each group of traits with some overlapping information using “gawdis” package (Table S.2), which also balances fuzzy coding and dummy traits (e.g. diet traits) (de Bello et al., 2021).

The phylogenetic facet was calculated for the same regional species pool using a cophenetic distance on phylogenetic tree (Sneath and Sokal, 1973) (Table S.2).

The functional and phylogenetic distinctiveness indices were rescaled (from 1 to 8) to standardize the weighting of biodiversity facets.

Tableau S 2. Environmental variables selected for Species Distribution Models (SDM) of Aves and Papilionidae species. Variables used for SDM are the variables without collinearity (removed with Pearson &gt;0.7).

Type of variables		Variables	Database	Year	Raw precision	Source	Variables used for SDM
Biogeography	Climatic	19 bioclimatic variables	Chelsa	1981-2010	1 km	Karger et al., 2021, 2017	Bio 2 (temp. range), Bio 5 (temp. warmest month), Bio 6 (min. temp. coldest month), Bio 9 (temp. driest quarter), Bio 13 (prec. wettest month), Bio 14 (prec. driest month), Bio 15 (prec. seasonality)
	Elevation	Elevation, mean in a buffer of fifty meters Slope, mean in a buffer of 50 meters Topographic Position Index (TPI), mean in a buffer of 50 meters	BD ALTI, IGN	2014	25 m	IGN, 2022	Elevation Slope TPI
	Wetland	Area of wetland potential: very high in a buffer of 50, 500, 2000 meters	INRAE Wetland potential	2014	50 m	Berthier et al., 2014	Wetland in buffer of 50 and 500 m
	Waterway	Linear meters of waterway in a buffer of 50, 500, 2000 meters	BD TOPO, IGN	2022	Vector	IGN, 2022	Waterway in buffer of 50 and 500m
Human occupancy	Land-use	Area of artificial, conifer forest, crop, deciduous forest, land, lawn, mineral, prairie, water in buffer of 50, 500 and 2000 meters	OSO Land Cover	2018	25 m	Inglada et al., 2019	Artificial, conifer, crops, deciduous, fruit culture, land, mineral, prairie, water in a buffer of 50 and 500 m Lawn in a buffer of 500 m, Sand in a buffer of 50, 500, 2000 m
	Hedge line	Linear meters of hedge in a buffer of 50, 500, 2000 meters	BD TOPO, IGN	2022	Vector	IGN, 2022	Hedge line in buffer of 50, 500 m
	NDVI mean	NDVI mean in buffer of 50, 500, 2000 meters	DHI NDVI	2022	10 m	CESBIO, 2021, 2022	DHI NDVI in buffer of 50 and 500m
Pollution / Fragmentation	Light pollution	Mean value in buffer of 500 meters of night time light average masked of 2015	VIIRS night time lights	2015	500 m	Elvidge et al., 2021	Night time light
	Road fragmentation	Linear meters of fragmenting of main road in a buffer of 50, 500, 2000 meters	BD TOPO, IGN	2022	Vector	IGN, 2022	Main road in a buffer of 50, 500, 2000 m



Tableau S 3. Table of species traits of Aves and Papilionidae and Flora. "Group" of traits used to balance their contribution in calculating the dissimilarity matrix between species.

Taxa	Group	Traits	Description	Reference
Aves	1	Mass_Adult	Body mass adult in g	Storchová and Hořák, 2018
		Longevity	Maximum life span recorded in wild in years	Storchová and Hořák, 2018
		SexualMaturity	Average age of the first breeding, years	Storchová and Hořák, 2018
	2	ClutchSize	Number of offspring per litter or number of eggs per clutch	Myhrvold et al., 2015
		Fledging	Average age of young when fledging in days	Storchová and Hořák, 2018
		HWI	Avian hand-wing index (HWI), an estimate of wing shape as a proxy for dispersal ability in birds	Sheard et al., 2020
3	Diet	Diet: Invertebrate (DInv), Vertebrate (DVert), Fish (DFish), Scavenger (DScav), Fruit (DFruit), Seed (DSeed), Plant (DPlant) in %	Wilman et al., 2014	
4	Diet strat	Diest strat: water below surf (SD_WBS), water around surf (SD_WAS), on the ground (SD_G), under story (SD_U), mid-high (SD_MH), canopy (SD_C), aerial (SD_A) in %	Wilman et al., 2014	
5	Nocturn	Nocturnal activity (binary: 1 = nocturnal, 0=diurnal)	Wilman et al., 2014	
6	Habitats	Species occupies habitat in breeding area : Deciduous Coniferous, Woodland, Shrub, Grassland, Mountain meadows, Reed, Swamps, Freshwater, Marine, Rocks, Urban	Storchová and Hořák, 2018	
	6	Nest	Type of nest: closed-arboreal (CA), ground (G), ground close (GC), hole (H), open-arboreal (OA) in binary: 1 = yes, 0 = Non	Storchová and Hořák, 2018
Papilionidae	1	Wingspan	Wingspan for male (M) and female (F) in cm	Middleton-Welling et al., 2020
		Forewings	Forewing for male (M) and female (F) in cm	Middleton-Welling et al., 2020
	2	WingIndex	Calculated index of wingspan and forewing length for fem	Middleton-Welling et al., 2020
		EggLaying	Egg laying (number) : 1 (1), 2 (1 à ≤8), 3 (2 à ≤8), 4 (2 à >8), 5 (>8)	Middleton-Welling et al., 2020
	3	VolMin, VolMax	Voltinism, minimum (Min) and maximum (Max) number of generations per year : Biennial (0.5), univoltine (1), univoltine + partial generation (1.5), bivoltine (2), multivoltine (3)	Middleton-Welling et al., 2020
		Vol	First and Last flight month	Middleton-Welling et al., 2020
	4	FMo	Minimum (Min), maximum (Max) and average (Mean) duration of flight period	Middleton-Welling et al., 2020
		AntSpe	Ant association: Monospecific (one species) (M), oligospecific (within one genus) (O), polyspecific (multiple genera) (P)	Middleton-Welling et al., 2020
		HostplantN	Hostplant specificity, number of hostplants	Middleton-Welling et al., 2020
5	HostplantSpe	Hostplant specificity index	Middleton-Welling et al., 2020	
6	OvL	Overwintering location: Buried (Bu), surface (Su), short sward (Ss), tall sward (Ts), shrub (Sb), tree (Tr), liana (Li)	Middleton-Welling et al., 2020	
7	Lev	Larval environment: Buried (Bu), ground layer (Gl), field layer (Fl), shrub layer (Sl), canopy (Cl), attended by ants (At)	Middleton-Welling et al., 2020	
8	Diet	Adult feeding: Herb flower (Hf), ergot (Er), shrub/tree flower (Sf), honeydew (Hd), sap (Sa), decaying plant (Dp), animal (An), mineral (Mi)	Middleton-Welling et al., 2020	
9	temp	Mean (mean), standard deviance (sd), minimal (min) and maximal (max) annual temperature across the species' range, in °C	Schweiger et al., 2014	
	9	Alti	Minimal (min) and maximal (max) altitude to flight in meter	Moussus et al., 2019
	9	AltVeg	Altitudinal vegetation: Anthropogenic (A), Foothill (Co), Thermo/Meso-Mediterranean (TheMeMed), Mediterranean (Med), Supra-Mediterranean (SupMed), Montane (Mo), Alpine and Subalpine (Asa)	Dupont et al., 2013
Flora	1	H	Adult plant height	Kattge et al., 2020 – 3106
	2	StemD	Stem specific density in mg.mm <sup>3</sup>	Kattge et al., 2020 – 4
	3	LA	Leaf area in mm <sup>2</sup>	Kattge et al., 2020 – 3114, 3108, 3110, 3112, 3109, 3111, 3113
	4	LMA	Leaf mass per area in g.mm <sup>2</sup>	Kattge et al., 2020 – 3086, 3115, 3116, 3117
	5	Nmass	N content per unit leaf mass in mg.g <sup>-1</sup>	Kattge et al., 2020 – 26
	6	Mdiasp	Diaspore mass in mg	Kattge et al., 2020 – 14

The phylogenetic trees used to consider evolutionary relationships were from Jetz et al. (2012) and Wiemers et al. (2019, 2020) and (Jin and Qian, 2019) for the Aves and Papilionidae and Flora, respectively.

Figure S 3. Priority maps of each biodiversity facet for Aves, Papilionidae and Flora for three territories.

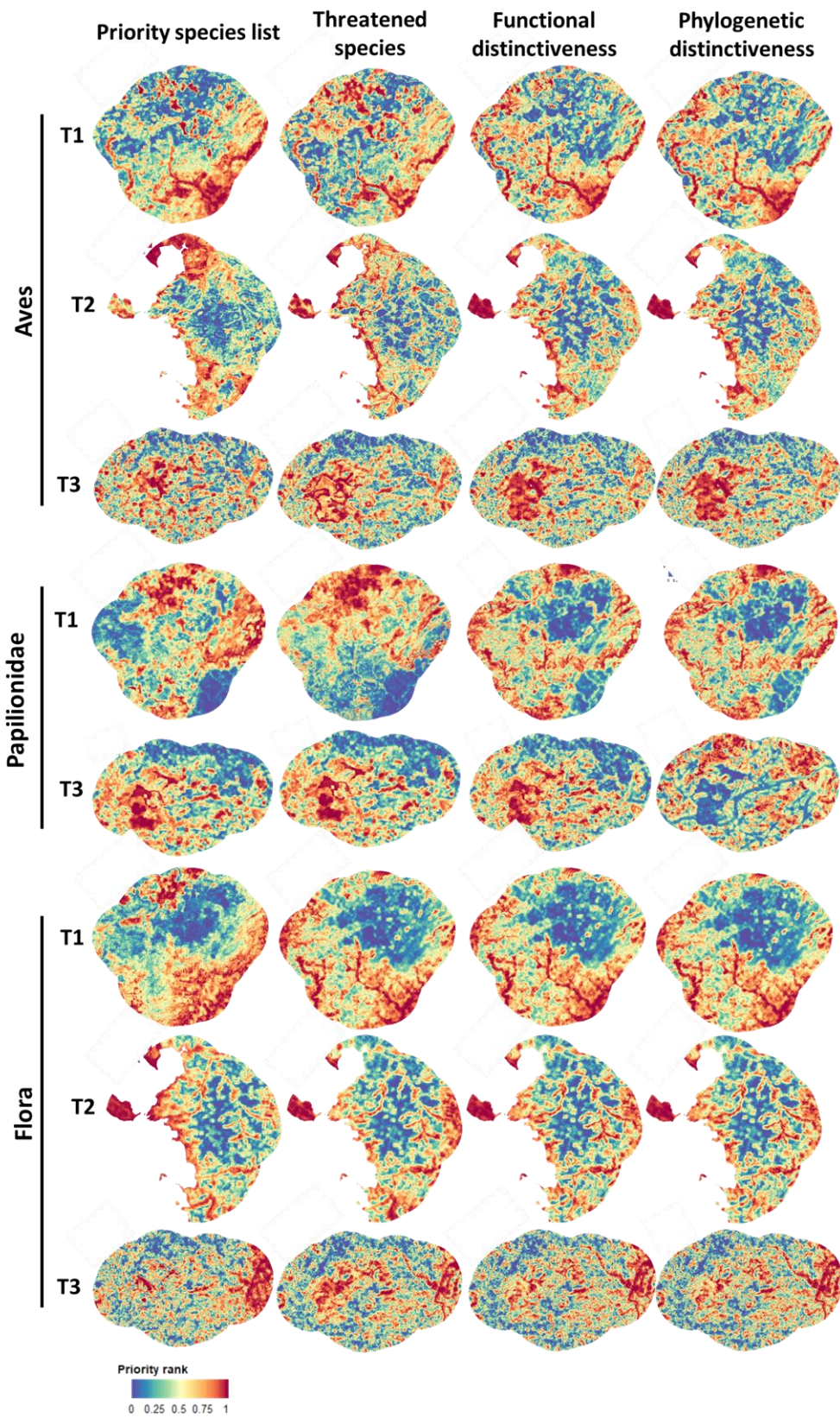


Figure S 4. Delta and overlap analysis per pair of biodiversity facets for three study sites (T1, T2, T3) and three taxonomic group (Aves, Papilionidae, Flora). "S.cor" is overlap metrics: Sperman correlation, respectively.

Figure S.4.A – Overlap analysis between prioritization maps using a weight (e.i. "threatened species", "functional distinctiveness" and "phylogenetic distinctiveness") and without weight.

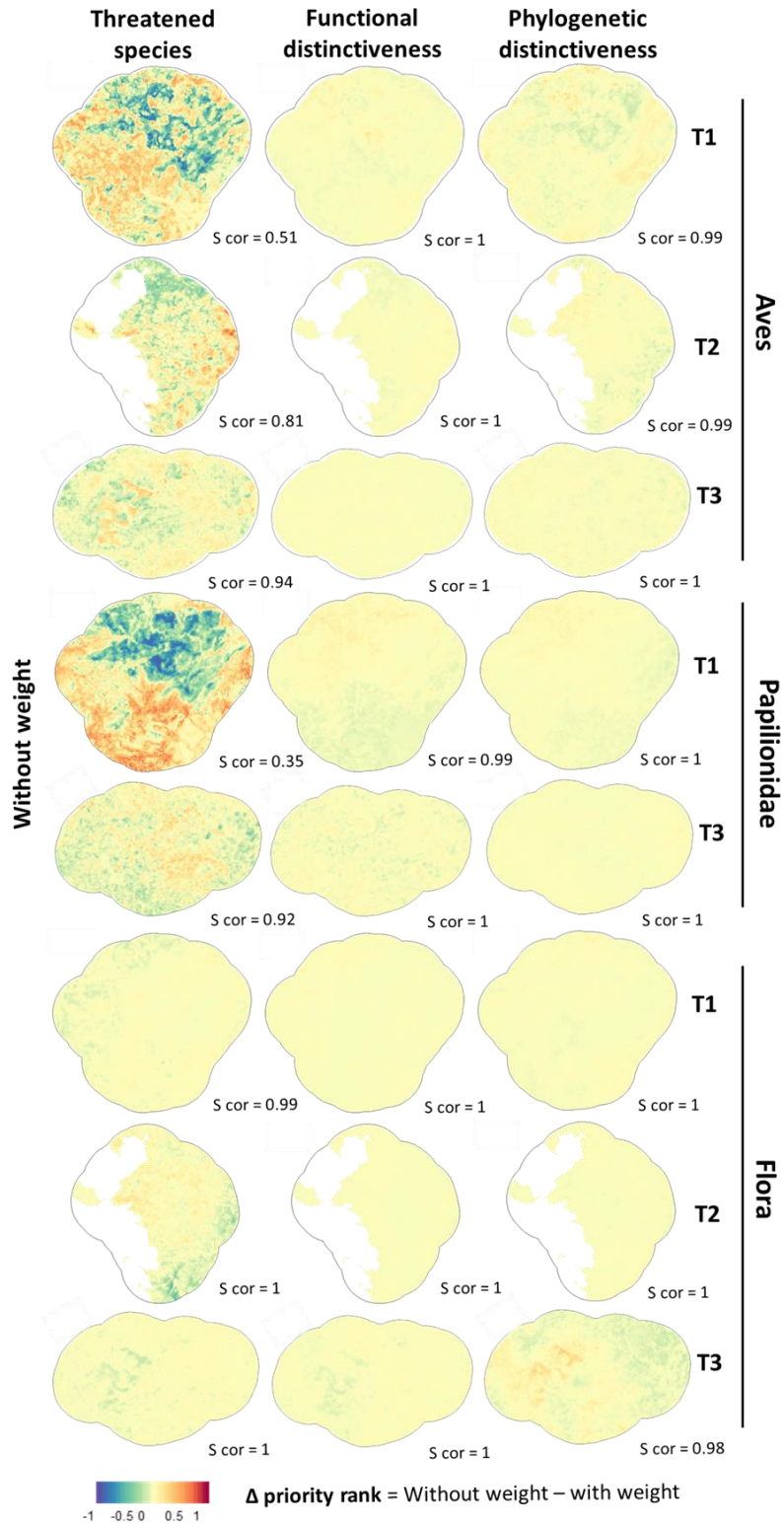


Figure S.4.B – Comparative analysis of the “priority species list” facet and other three biodiversity facets.

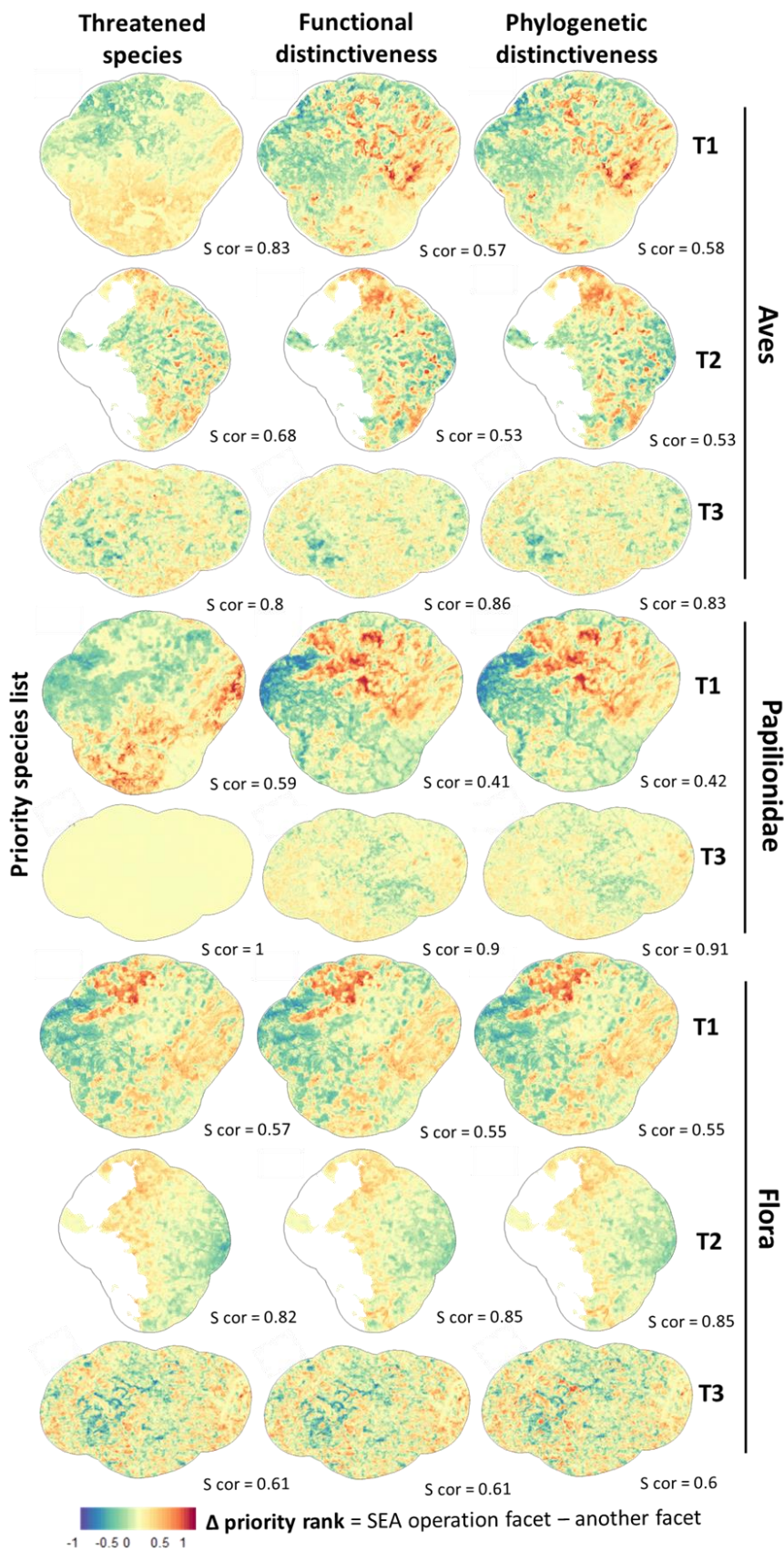


Figure S.4.C - Analysis between three biodiversity facets: “threatened species” (TS), “functional distinctiveness” (FD) and “phylogenetic distinctiveness” (PD).

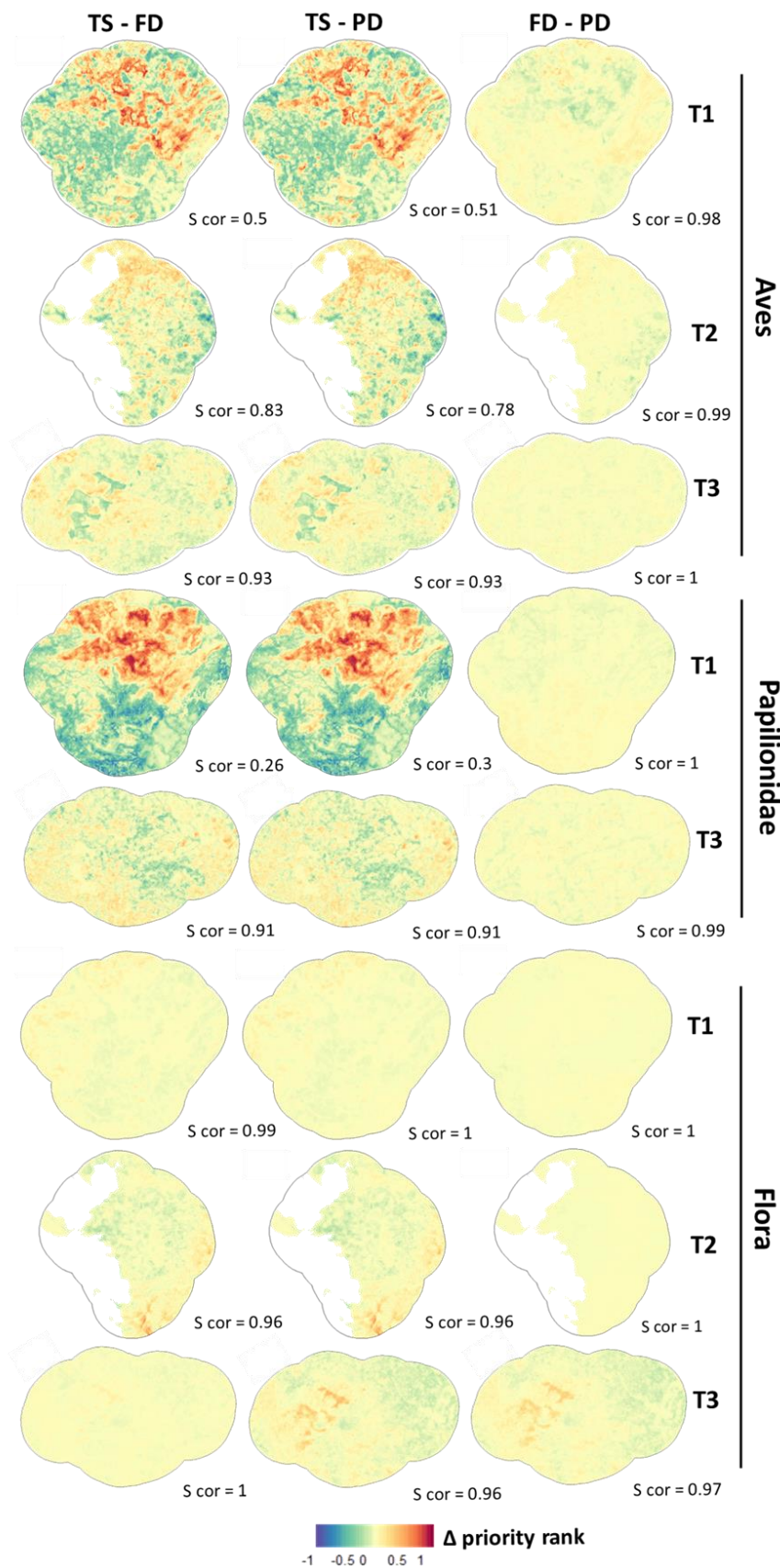


Figure S 5. Overlap analysis 30% highest priority areas for analysis per pair of facets for the three study sites (T1, T2, T3) and three taxonomic group (Aves, Papilionidae, Flora).

Figure S.5.A. Analysis between "priority species list" and other three facets.

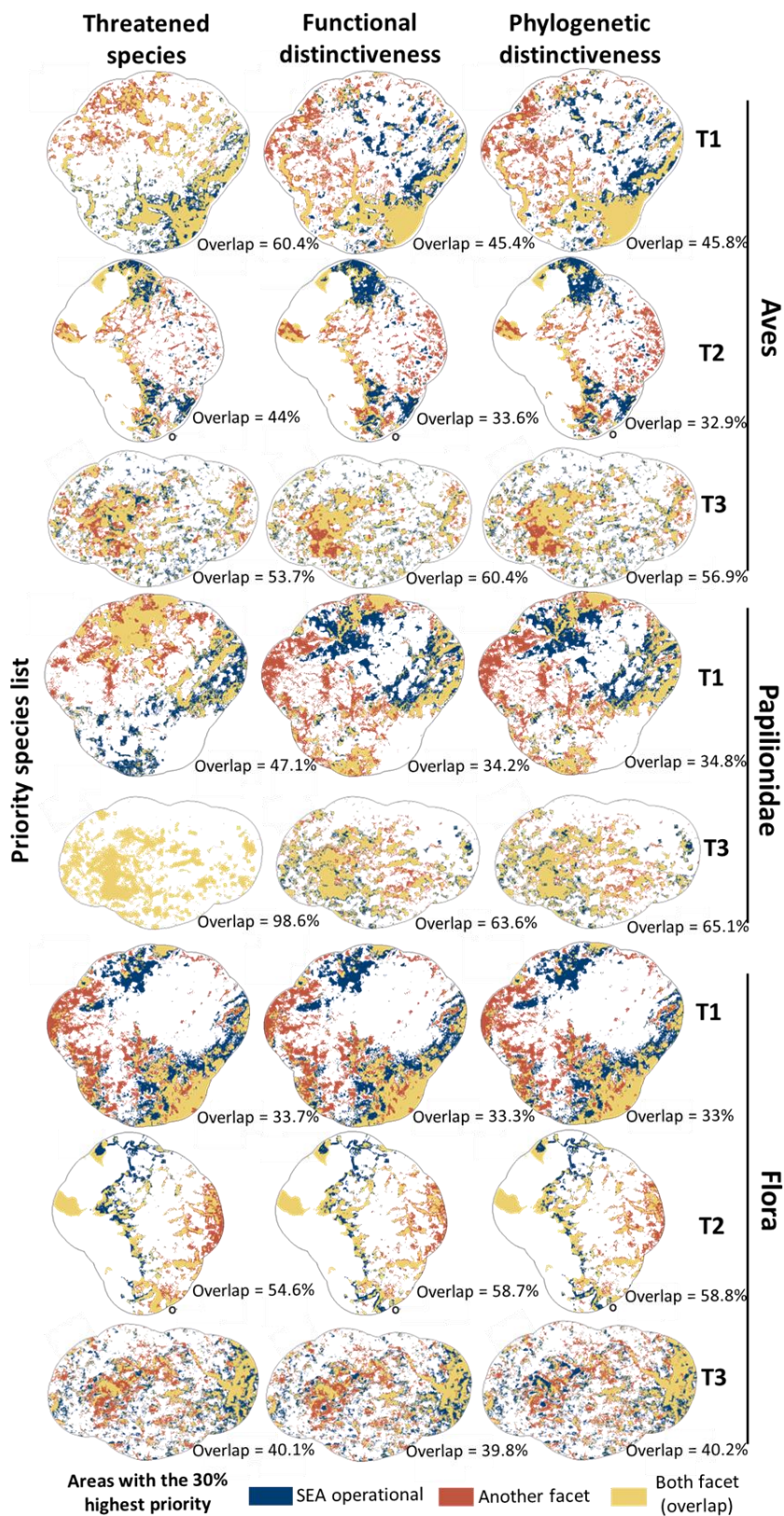
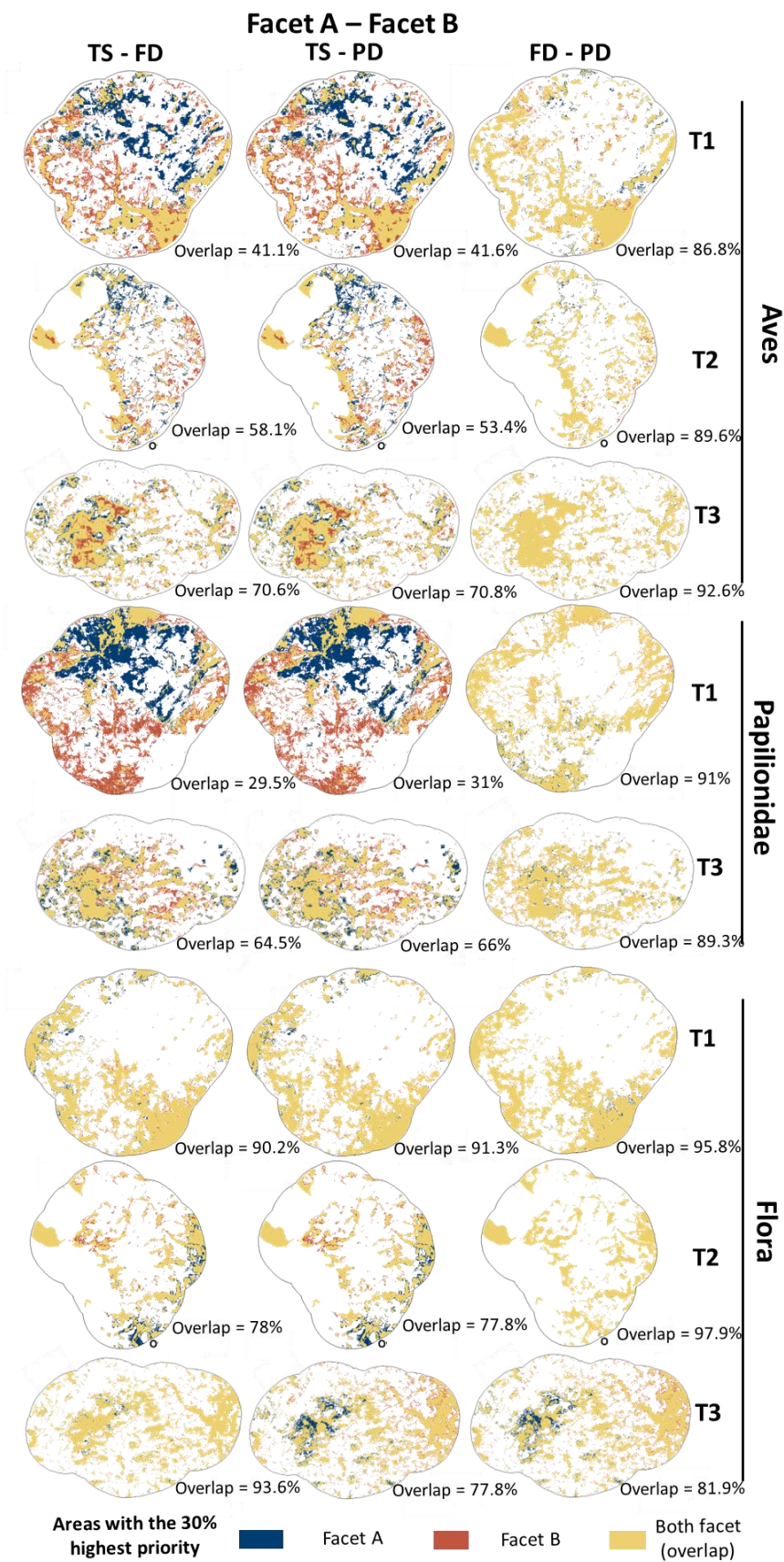


Figure S.5.B. Analysis of three biodiversity facets: “threatened species” (TS), “functional distinctiveness” (FD) and “phylogenetic distinctiveness” (PD).



## Annexes générales

---



## Bat overpasses help bats to cross roads safely by increasing their flight height

FABIEN CLAIREAU<sup>1,2,3,7</sup>, CHRISTIAN KERBIRIOU<sup>1,4</sup>, FLAVIEN CHARTON<sup>3</sup>, CÉDRIC DE ALMEIDA BRAGA<sup>3</sup>,  
 THIBAUT FERRAILLE<sup>3</sup>, JEAN-FRANÇOIS JULIEN<sup>1</sup>, NATHALIE MACHON<sup>1</sup>, BENJAMIN ALLEGRI<sup>3</sup>,  
 SEBASTIEN J. PUECHMAILLE<sup>2,5</sup> and YVES BAS<sup>1,6</sup>

<sup>1</sup>Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum National d'Histoire Naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne Université, CP 135, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

<sup>2</sup>Zoology Institute and Museum, University of Greifswald, Soldmann-Strasse 14, D-17 489 Greifswald, Germany

<sup>3</sup>Naturalia Environnement, Site Agroparc, 20 rue Lawrence Durell, BP 31 285, 84 911 Avignon Cedex 9, France

<sup>4</sup>Station de Biologie Marine de Concarneau, Muséum National d'Histoire Naturelle, BP 225, Place de la Croix, 29182 Concarneau cedex, France

<sup>5</sup>ISEM, Université Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

<sup>6</sup>Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), UMR 5175, CNRS – Université de Montpellier – Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, Montpellier, France

<sup>7</sup>Corresponding author: E-mail: f.claireau@naturalia-environnement.fr

Roads have a multitude of negative effects on wildlife, including bat casualties. Most bat species rely on life history traits characterised by high adult survival (associated with greater longevity) and low reproduction rates (hence slow population growth rates). Therefore, road kills are expected to negatively affect local abundance and bat population dynamics. Bat overpasses are among the proposed improvements intended to increase bat flight height to reduce collisions, but their effectiveness has rarely been tested. In this study, we performed a before-after analysis to assess the effectiveness of one bat overpass on bat flight height. We used a novel approach, the bat tracking toolbox (BTT), to reconstruct bat flight paths from thermal videos. We obtained 268 bat flight paths and our results showed that the flight height of bats increased significantly after the installation of the bat overpass. Considering that bat overpasses can help in some situations to increase habitat connectivity and reduce the collision risk, this mitigation measure needs to be further investigated in different contexts of road construction and/or road requalification.

**Key words:** bat gantry, before-after analysis, collision, crossing structure, flight paths, mitigation measure, road kills

### INTRODUCTION

Transport networks have been identified as one of the ten main pressures on biodiversity (Maxwell *et al.*, 2016) as their construction contributes to habitat degradation and destruction. Once operational, roads continue to generate negative impacts on wildlife through light, noise, and chemical pollution, direct mortality by collision with vehicles and barrier effects (Forman and Alexander, 1998; Trombulak and Frissell, 2000). These impacts have been identified from individual behaviour all the way up to population densities and dynamics (Bennett, 2017). Indeed, the cumulative ecological effects of the road on biodiversity can extend from 100 to 800 m (i.e., the road effect-zone) depending the type of road, the traffic volume and the habitat crossed by roads (Forman, 2000; Forman

and Deblinger, 2000). For bat, the road-effect zone of major roads can extend up to 5 km (Claireau *et al.*, 2019c). Depending on the road network densities and/or habitats on both sides of the roads, the cumulative impacts of these disturbances may thus have an impact at the landscape scale (Berthiusen and Altringham, 2012b; van der Ree *et al.*, 2015). Finally, these dramatic changes in landscape configurations have consequences on the overall functionality of ecosystems (Quinn and Harrison, 1988; Saunders *et al.*, 1991; Krauss *et al.*, 2010).

Until recently, despite the large pressure exerted by roads on animals, the effects of roads on insectivorous bats has been poorly documented (Berthiusen and Altringham, 2012b; Kitzes and Merenlender, 2014; Abbott *et al.*, 2015; Claireau *et al.*, 2019c; Medinas *et al.*, 2019, 2021). Indeed, habitat connectivity in the landscape is a key element for

bats (Hale *et al.*, 2012; Frey-Ehrenbold *et al.*, 2013; Pinaud *et al.*, 2018; Laforge *et al.*, 2019) but the fragmentation effect of road remains poorly evaluated. In addition, even weak road fatalities may contribute to significantly increase the risk of population extinction, especially when breeding colonies are close to a road (Medinas *et al.*, 2013). Indeed, due to their life cycle (i.e., low fecundity, late sexual maturity), their population growth rate heavily depends on adult survival. Hence factors affecting adult survival are of particular interest for conservation. Berthinussen and Altringham (2012a) state that a bat flying less than five meters above a road could be considered to be at collision risk with vehicles. Considering the study of Fensome and Mathews (2016), 85% of European bats fly up to 5 m from the ground and so, to be prone at collision risk. Species particularly concerned are *Myotis* spp., *Plecotus* spp. and *Rhinolophus* spp. as they exploit low-altitude ecological niches (Roemer *et al.*, 2019).

In order to reduce road collisions and restore habitat connectivity for bats, a range of mitigation measures have been proposed, including bat overpasses (Møller *et al.*, 2016). Bat overpasses are presumed to function as linear features (e.g., hedgerows) that ‘attract’ and guide bats across roads and above the traffic, and are thus recommended in the mitigation hierarchy (Berthinussen and Altringham, 2012a; Claireau *et al.*, 2019a, 2019b; Sołowczuk, 2019). While more and more bat overpasses are likely to be constructed across Europe, Møller *et al.* (2016) stressed the need for a robust evaluation of this mitigation measure to prove its effectiveness. However, peer-reviewed studies investigating bat overpasses are still particularly scarce (Berthinussen and Altringham, 2012a; Claireau *et al.*, 2019a, 2019b; Sołowczuk, 2019) and there is no consensus on their effective. While Berthinussen and Altringham (2012a) concluded that bat overpasses are ineffective as mitigation measures, Claireau *et al.* (2019a, 2019c) concluded that in some landscape contexts, bat overpasses can contribute to partially restore habitat connectivity. This functional restoration of the connectivity seems to occur when bat overpasses are installed in a narrow commuting route such as a hedgerow. In addition, Sołowczuk (2019) concluded that sustainable crossing conditions depend on general factors (unlit road sections, location on existing commuting routes, features on both sides of the road, lack of road interchanges near the overpass, and attractive hunting grounds nearby) and on main determinants (location in a forest

opening, road in a cutting, features on the commuting route, and planting corridors and re-planting of gaps). Due to the scarcity of published studies on this issue and the lack of a larger consensus on the effectiveness of overpasses, conducting a meta-analysis on this issue is not an option at present, and it implies the need for sound research designs involving before-after studies.

The aim of our study was to evaluate whether a bat overpass, as a recommended mitigation measure, contributes to the reduction of road collision risk using a before-after analysis. The study took place at a bat overpass that extended a hedgerow bisected by a highway in an agricultural landscape in Western France. The experiment was conducted from April to September 2016 before the bat overpass was constructed, and from May 2017 to May 2018 after its establishment. Using this experimental design, we tested if this bat overpass contributes to raising bat flight heights.

## MATERIALS AND METHODS

### Study Site

The study was carried out in France, which experienced a road increase of 12% between 1995 and 2015 (MEEM, 2017). We studied one bat overpass located in a rural area (intensive farming) near the city of Niort (46°24'W, 0°35'W) on the A83 highway (tarmac; four lanes with an emergency lane on each side; speed limit: 130 km/h; annual average daily traffic: 16,218 vehicles in 2015 — Fig. 1). This highway became operational in 2001 and the bat overpass tested was permanently installed in May 2017. Although in this study, bats were not identified to species level, the known bat species community in this agricultural landscape comprises approximately: *Pipistrellus* spp. (87%), *Myotis* spp. (8%), *Barbastella barbastellus* (2%) (Claireau *et al.*, 2019a, 2019b; more information in Supplementary Appendix S1).

### Placement and Features of the Bat Overpass

The choice of location for the bat overpass followed the conclusions of an independent field study conducted by a consulting firm for ‘VINCI-Autoroutes’ in order to identify breaking points of the bat commuting route on the A83 highway. This field study was carried out in October 2015 (Naturalia Environnement, 2019). Naturalia Environnement’s study identified an important bat commuting route in an agricultural landscape bisected by the A83 highway. This commuting route is a large hedgerow (a disused railway, closed in 1971, and completely reforested, 20 m wide) that connects two important rivers (Fig. 1).

The bat overpass, installed in May 2017, consists of a traditional gantry for road signs but in this particular case without signs (length: 31.5 m; height: 6 m; beam width: 50 cm — Fig. 1). Instead of road signs, a diamond mesh metal grate was installed on the gantry with the expectation that it could contribute to

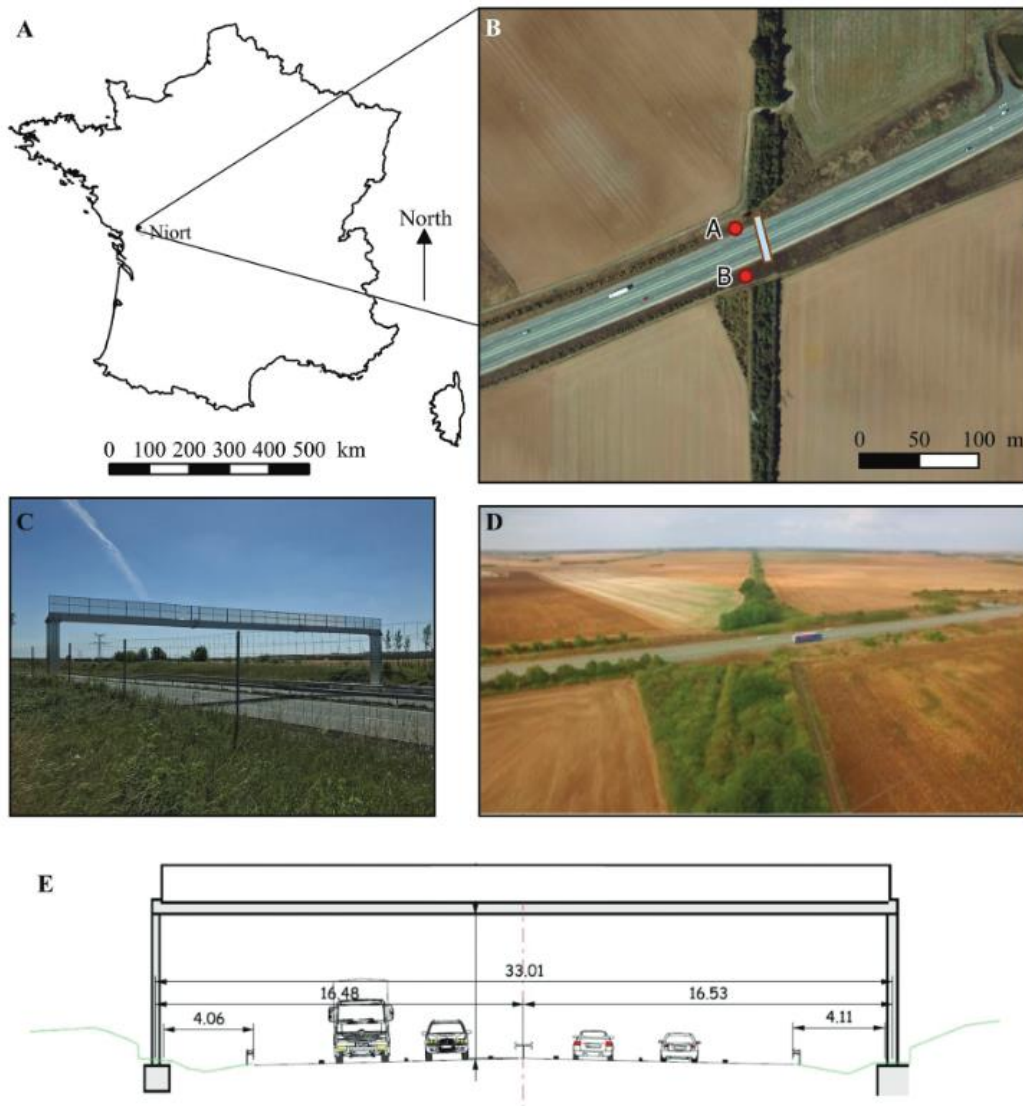


FIG. 1. A — Location of study site; B — Sampling plan: thermal camera (red dot) and bat overpass (solid white line); C — Picture of the gantry; D — Picture of the study site before; E — Technical drawing of the gantry (Source: Institut National de l'Information Géographique et Forestière, Koox-production/VINCI-autoroutes)

reflect bat echolocation signals more efficiently (grate height: 1.5 m; diamond mesh:  $4.13 \times 1.3$  cm — Fig. 1). In addition, ten deciduous trees: *Acer campestre* (height: 4 m; trunk circumference measured at 1 m: 10 to 12 cm) were planted on both sides of the highway in order to guide bats from the hedgerow to the bat overpass.

### Sampling Design

The experiment was carried out before the bat overpass and plantations were set up: monthly from April to September 2016 and replicated after its establishment: monthly from June to September 2017 and in May 2018 (Table 1). This represents 40 observation evenings, 20 before and 20 after the installation of

the bat overpass. We performed the visual surveys from two locations, one on either side of the highway (with the same camera). Given that we only used one camera, the two sides of the highway were investigated on different nights. These surveys were realized on both sides of the highway at 30 meters from the rupture of the bat commuting route to study bat flight behaviour over the road on each side of the rupture of the bat commuting route (Fig. 1). The filming was carried out within three hours after the standard sunset time, thus corresponding to the peak activity of bats (Newson *et al.*, 2015). Filming lasted for a total of 44 hours and 21 minutes (22 hours and 12 minutes before, 22 hours and 9 minutes after the installation of the bat overpass) equitably distributed before and after the overpass installation, per month and per location (Table 1).

TABLE 1. Summary of the duration of thermal camera surveys before (2016) and after (2017 and 2018) the installation of the bat overpass

Survey point	Before					After				
	May '16	June '16	July '16	Aug '16	Sept '16	June '17	July '17	Aug '17	Sept '17	May '18
A	1h19	2h22	2h17	2h26	2h30	2h21	2h17	2h27	2h30	1h19
B	1h40	2h21	2h22	2h25	2h30	2h21	2h17	2h27	2h30	1h40
Total			22h12					22h09		

### Thermal Video Recording

In order to characterize bat flight paths, we used a thermal camera: FLIR T640bx (FLIR System, Inc. Wilsonville, OR, USA), equipped with a standard lens with a focal length of 13.1 mm, allowing 16-bit images to be recorded in MPEG4 compression format with a resolution of 640 × 480 pixels at a frame rate of approximately 21 frames per second. A manual calibration step to rebalance the temperature levels and ensure that the bats would stand out well on the image was operated by a unique fieldworker before each observation.

### Bat Flight Paths Identification

Human-based detection includes several sources of bias, such as difference between observers (i.e., various level of perception). Moreover, some of these biases vary over time such as concentration or the effect of learning/experience. Thus, to determine bat flight paths and their characteristics, we developed a workflow using a reconstruction of bat flight behaviour, hereafter named Bat Tracking Toolbox (BTT) workflow. This workflow, based on an algorithm, will produce a constant rate of non-detection or false detection. This aspect is of primary interest when the issue is a comparison over time.

The BTT workflow consists of four steps: (i) detection of movements, (ii) matching contour detections, (iii) concatenation of the detected paths, (iv) path classification with assignation of a probability to be a bat or not (Fig. 2) (for more detail see Supplementary Appendix S2). The first step of the BTT is a Python script that detected all moving object present in each frame, such as vehicles, birds, bats... by subtraction of the background and morphological frames. This resulted in the segmentation of the different objects on the frame (Fig. 2 step 1). In a second step, the BTT workflow linked pairs of closest detected objects between consecutive frames to obtain full and partial tracks (Fig. 2 step 2). In a third step, pairs of objects linked in the second step were grouped to form the longest possible sequences of detected objects, potentially flight paths. To avoid partially detected paths (e.g., one true path being detected as multiple 'partial' paths), the previously constituted detected paths were passed into a concatenation algorithm allowing for the absence of detection during a maximum of five consecutive frames (Fig. 2 step 3). In a fourth step, the BTT classified detected paths using Random Forest (Cutler *et al.*, 2007) as a classification algorithm with features of full and partial tracks (Fig. 2 step 4). This part was coded in R (version 3.4.4). In order to distinguish bat flight paths from other detected paths (e.g., insects, birds), we constituted a reference dataset. This training dataset was composed of 196 short videos (average duration of 20 seconds). These videos were chosen to represent situations found in the field with various types of detections to test the robustness of the tool developed: 178 bat flight paths, eight bird

flight paths, six insect flight paths and four small mammals appear in a dynamic context consisting of moving vegetation together with road traffic. These videos were all annotated manually by an experienced observer. Finally, using a Random Forest classification, all flight paths have a score between 0 and 1 (0 for non-bat and 1 for bat).

### Minimising False Negatives Rate

We used the BTT for all videos filmed on the A83 highway and obtained an average of 500,000 detected paths. Each of them had a confidence score indicating a probability of being a bat flight path. Using these confidence scores from the BTT, we aimed at determining a threshold in this confidence score minimising false negative rate (Fig. 2 step 5).

For that, at first, we checked manually 1% of the dataset (i.e., an average of 5,000 flight paths) stratified on the survey point, the class of confidence score (10 classes distributed equitably) and the month. The observer then visually classified detected paths to be a bat or not. Finally, this observer binary variable was used in a general linear model (GLM), with a binomial distribution, to model the reliability of bat identification according to the confidence score from the BTT (explanatory variable). We retained a threshold of a minimum 5% error risk as an optimum to minimise false positives and false negatives (Fig. 3).

### Determination of Relative Flight Heights above the Road

For each bat flight path, we selected the lowest height value recorded within the flight path. Since a single camera was used for the evaluation of the bat flight height, it was necessary to estimate the depth of field. This was possible thanks to the landscape context which allowed the estimation of the bat crossing plan (a unique hedgerow bisected by the A83 highway) (Fig. 1B and 1D).

Then, since the plan is distorted by perspective, we used projective geometry to assess bat flight height (Coxeter, 2003) (Fig. 4A, Fig. 2 step 6). Projective geometry requires four homologous reference points between the picture and the reality (Fig. 4A, points A to D). For videos before the installation of the bat overpass, we used the back of a semitrailer at the location of the future bat overpass as a reference point [Fig. 4B: points A and B: top of the semitrailer (height: 4 m), points C and D: the bottom of semitrailer (height: 1.2 m)] (Council of the European Union, 1985: Council Directive 85/3/EEC of 19 December 1984 on the Weights, Dimensions and Certain Other Technical Characteristics of Certain Road Vehicles). For videos after the installation of the bat overpass, we used the bottom of the bat overpass (height: 6.08 m; Fig. 4C, points C and D) and top of the bat overpass (height: 7.66 m; Fig. 4C, points A and B) (VINCI-autoroutes, 2017) as a reference point.

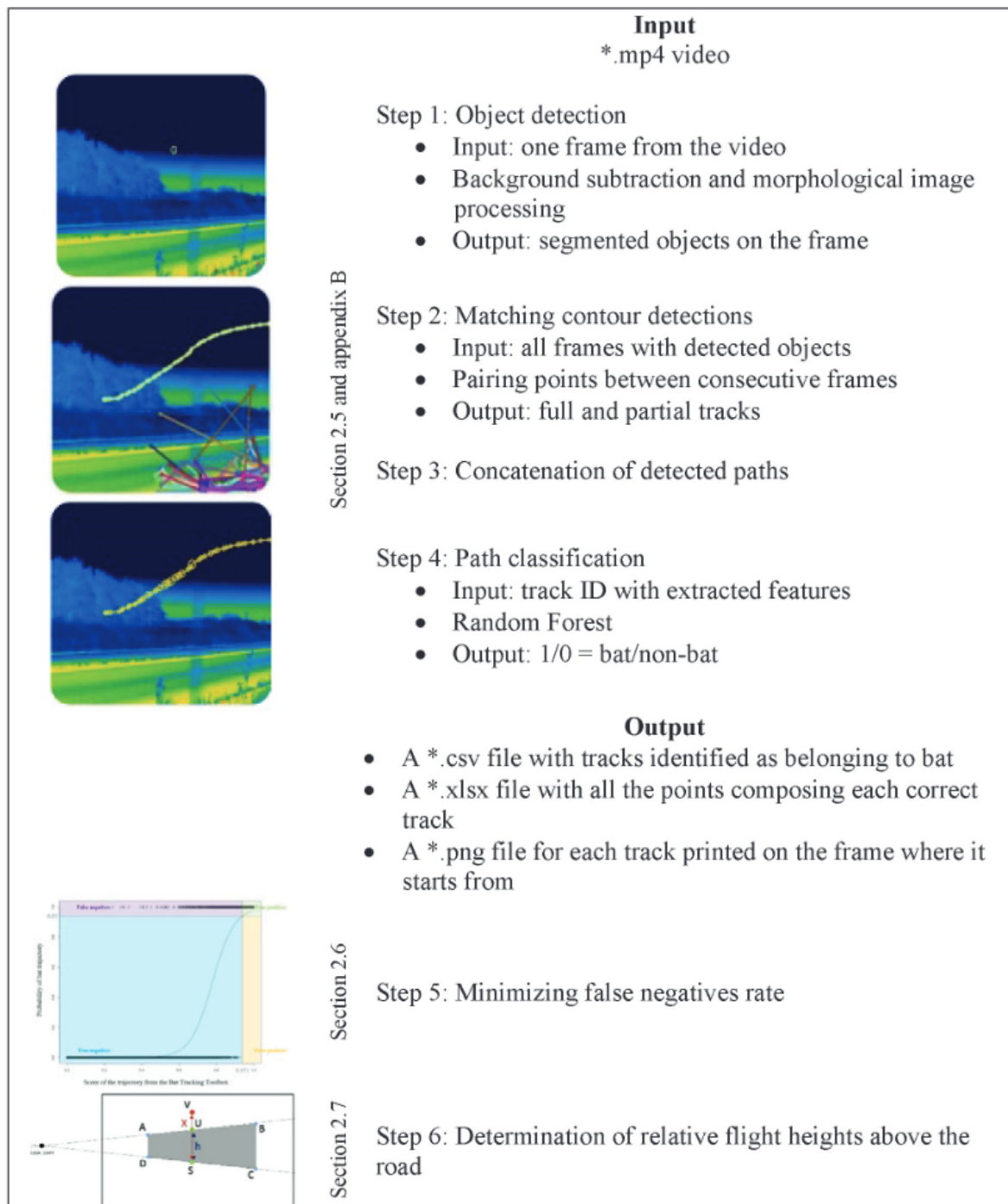


FIG. 2. Overview of the Bat Tracking Toolbox (BTT) processes step by step

### Assessment of the Effect of the Bat Overpass Installation on Bat Flight Height

The BTT workflow applied on the video recording allowed us to estimate the height of bat flight paths crossing the road before and after the installation of the bat overpass. Using a linear mixed model (LMM, 'lme' function R package 'nlme' —

Pinheiro *et al.*, 2019) we tested if these bat heights (our response variable) were influenced by the 'Period' (i.e., before or after installation of the bat overpass). To account for the possibility that bat flight behaviour could vary within the night (Rydell *et al.*, 1996), we included 'Time' (number of minutes after sunset) as a second fixed effect in our model. In order to take into account the conditions of nights (e.g., effects of weather, temporal

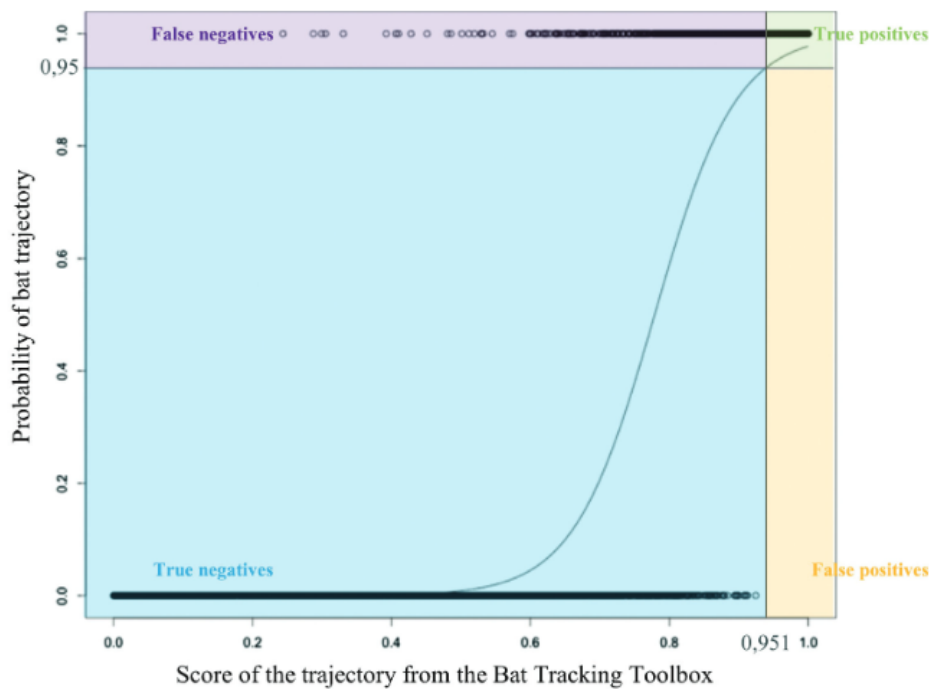


FIG. 3. Model fitted (GLM) using different scores from BTT of successes of being a bat allocated during manual verification of detected paths from the BTT (0, no-bat; 1, bat)

correlation, seasonal effects) we tested three random effects: ‘Point’ (A and B) and ‘Date’ (year/month) separately and together using the maximum restricted likelihood (REML) of the R function lme and selected the most appropriate random effect comparing AIC values. The random effect selected was only ‘Date’. Thus, the full model was written as follows:

$$\text{‘Bat height’} \sim \text{‘Period’} + \text{‘Time’} + 1|\text{‘Date’}$$

Following the approaches of Chatterjee and Bose (2000) and Zuur *et al.* (2010), as all variables showed a VIF value < 3 and the mean VIF values were < 2, there was no evidence of multicollinearity. Following a multi model inference approach (Burnham *et al.*, 2011) we generated a set of candidate models containing all possible variable combinations and ranked them by corrected Akaike information criterion (AIC). Furthermore, we evaluated the quality of our models by comparing them to the null model (including only the random effects) using Akaike’s information criterion (AIC) (Mac Nally *et al.*, 2017).

RESULTS

Running the Bat Tracking Toolbox workflow, we detected 268 bat flight paths: 42 before and 226 after the installation of the bat overpass (Figs. 5 and 6). The average height of flying bats was 6.1 m above the road before the installation of the bat overpass and 9.3 m after (Fig. 6).

The model selected demonstrate that the installation of the bat overpass increased significantly the height of flying bats ( $P < 0.01$  — Tables 2 and 3). Moreover, the proportion of bats crossing the road at collision risk (i.e., < 5 m — Berthinussen and Altringham, 2012a) was 19.05% before and 0.89% after the installation of the bat overpass (Fig. 6).

TABLE 2. Estimates, standard errors and *P*-values of the flight height before and after the bat overpass establishment of the selected model. The before period are the intercept in this model’s summary

Variables	LMM‘Bat height’ ~ ‘Period’ + ‘Time’ + 1 ‘Date’		
	$\beta$	SE	<i>P</i> -value
(Intercept)	9.133	0.487	< 0.001
Period before	-2.955	0.782	< 0.01
Time	/	/	/
AIC selected model	1081.62		
AIC null model	1089.72		

Legend: ‘/’ — not selected in the best model

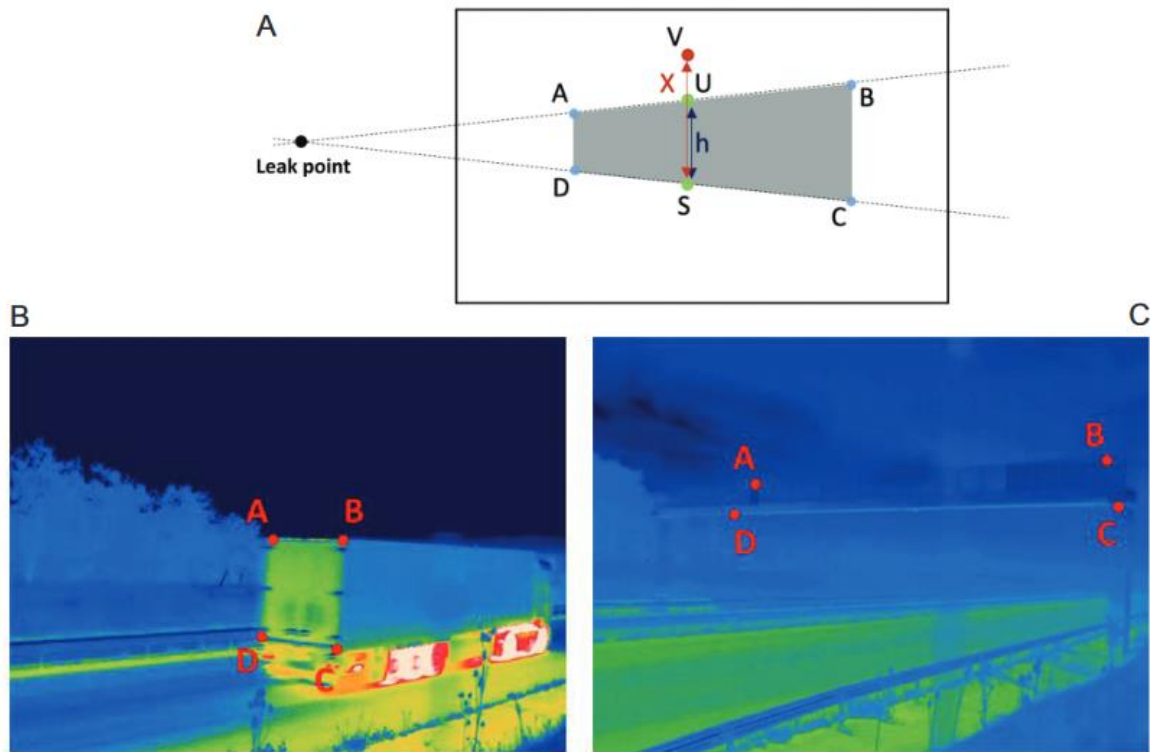


FIG. 4. A — Illustration of the method used for the evaluation of bat flight height (Coxeter, 2003). Black border, thermal image from camera; V, target (bats); Grey area, back of a semi-trailer or bat overpass; A, B, C, D, reference points; points U & S, value respectively projected on the reference lines AB) and DC; h, distance between AB and DC; X, bat flight height from DC. B — Reference points before the installation of bat overpass. Height of A and B: top semi-trailer (4 m). Height of C and D: bottom of semi-trailer (1.2 m). C — Reference points with bat overpass. Height of A and B: bottom of bat overpass (6.08 m). Height of C and D: top of bat overpass (7.66 m)

DISCUSSION

We demonstrated that bat flight height increased significantly after the installation of the bat overpass, thus reducing drastically the proportion of

bats crossing the road at collision risk. In addition, even if this approach has not a control-impact design (BACI), our study using thermal video recordings highlights an increase of the number of bat crossings after the installation of the bat

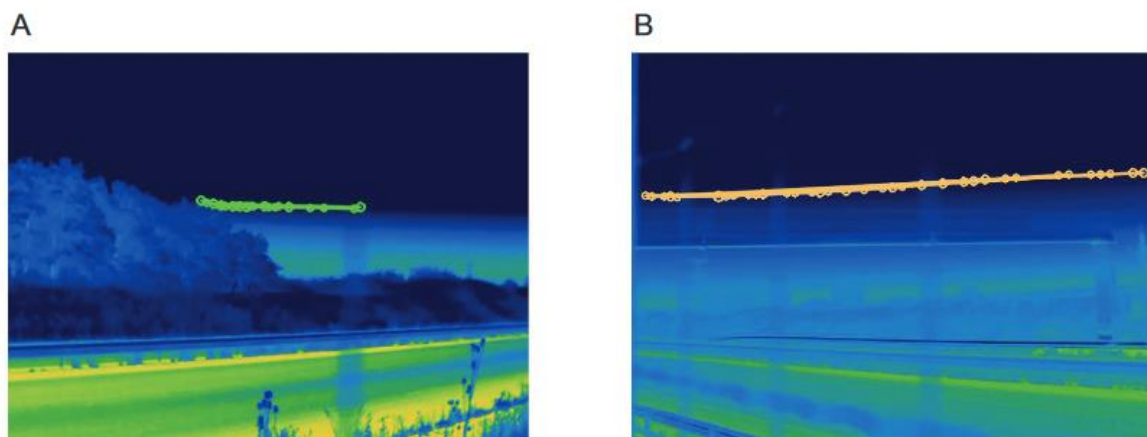


FIG. 5. A — Bat flight path before the installation of the bat overpass. B — Bat flight path after the installation of the bat overpass

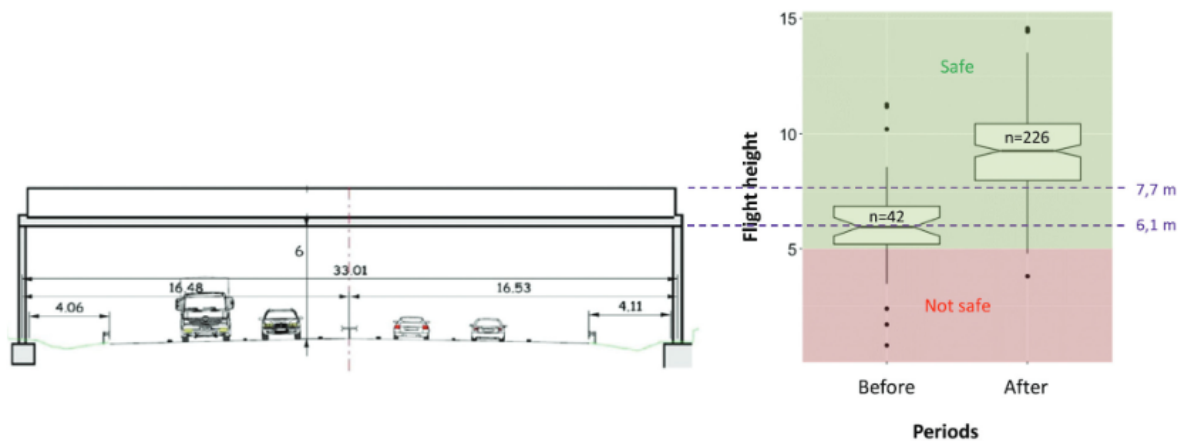


FIG. 6. Bat flight height before and after the installation of the bat overpass

overpass. This result is congruent with a previous study based on a BACI design and involving an acoustic method (Claireau *et al.*, 2019b).

In the present experiment, the bat overpass reduced the number of bats crossings at collision risk from 20% to 1%. Nevertheless, as suggested by Sołowczuk (2019), the effectiveness of bat overpasses depend on general factors and main determinants. Indeed, our study site was located in an agricultural landscape dominated by intensive farming, with shoulders above the road (an average of 1.7 m) and fences of 2 m. In this context, bats commuting along hedgerows — themselves on embankments — are prone to fly high above the road and probably less at collision risk (here, 80% of bat flight paths were in the safe zone before the installation of the bat overpass).

It would be important to replicate this experiment in another landscape context (less intensive agriculture, with more trees), with other configurations (road under shoulder or at the same height) and in the same seasons to confirm our findings. Also, the results might depend on the species community as all species do not behave the same way when crossing roads. In our case, the community is dominated by *Pipistrellus* spp. (87%) (Claireau *et al.*, 2019b), meaning that our conclusions mostly apply to these aerial species.

Finally, the development of the bat tracking toolbox (BTT) is a useful approach to measure bat behavioural responses in before-after studies. This innovative method significantly reduces observer bias [i.e., uncertainties on the estimation (Erwin, 1982; Cunningham *et al.*, 1999; Diefenbach *et al.*, 2003; Frederick *et al.*, 2003), the experience (Fitzpatrick *et al.*, 2009), learning effect (Kendall *et al.*, 1996; Jiguet, 2009) and their perception or representation (Tuytens *et al.*, 2014)]. Moreover, the BTT saves considerable time in analysing thermal videos and represents a good compromise between costs and benefits.

### Conclusions

Our study is one of the first evidences that bat overpasses can increase bat flight height above the road. Added to findings from Claireau *et al.* (2019a), who found an increase in habitat connectivity, bat overpasses are thus possibly an (partially) effective mitigation measure in road ecology. Nevertheless, we recommend to replicate this before-after study design in other study sites to confirm our findings. Finally, roads remain a loss of biodiversity and mitigation measures cannot operate alone; offset measures have to be implemented in order to have a no-net-loss of biodiversity.

TABLE 3. Full, selected and null models with their AIC

Models	Variables	AIC	$\Delta$ AIC selected model to null model
Full model	'Bat height' ~ 'Period' + 'Time' + 1 'Date'	1092.42	
Selected model	'Bat height' ~ 'Period' + 1 'Date'	1081.62	8.1
Null model	1 + 1 'Date'	1089.72	



## SUPPLEMENTARY INFORMATION

Contents: Supplementary Appendices: Appendix S1. Known bat activity in the study area; Appendix S2. Bat Tracking Toolbox processes. Supplementary Information is available exclusively on BioOne.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to sincerely thank our technical partners, especially Cédric Heurtebise, Claire Mestre and Philippe Chavaren from “VINCI-autoroutes”. Thanks go Mircea Sofonca for suggesting the use of projective geometry, to Koox-production for drone photography of the study site and to Charlotte Roemer for the proofreading of this manuscript. This research was supported by ‘Naturalia Environnement’ and ‘Association Nationale de la Recherche et de la Technologie’ (grant number: 2015/0893).

Conflict of interest. Naturalia Environnement is an environmental firm involved in road impact assessment studies. Three of the authors, Fabien Claireau, Thibaut Ferraille and Benjamin Allegrini, worked at Naturalia Environnement at the time of submission. Fabien Claireau did his Ph.D. between 2015 and 2018 at the French National Museum of Natural History co supervised with the University of Greifswald in Germany and founded by Naturalia Environnement. Two of the authors, Flavien Charton and Cédric De Almeida Braga, did their engineer internship at Naturalia Environnement respectively in 2017 and 2018. Authors thus declare a direct conflict of interest according to BioOne ethics. All data used and analysed in this study were carried out only under the supervision of the two laboratories. All authors furthermore take complete responsibility for the integrity of the data related to flight behaviour and the accuracy of.

## LITERATURE CITED

- ABBOTT, I. M., A. BERTHINUSSEN, E. STONE, M. BOONMAN, M. MELBER, and J. ALTRINGHAM. 2015. Bats and roads. Pp. 290–299, *in* Handbook of road ecology (R. VAN DER REE, D. J. SMITH, and C. GRILO, eds.). John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, 552 pp.
- BENNETT, V. J. 2017. Effects of road density and pattern on the conservation of species and biodiversity. *Current Landscape Ecology Reports*, 2: 1–11.
- BERTHINUSSEN, A., and J. ALTRINGHAM. 2012a. Do bat gantries and underpasses help bats cross roads safely? *PLoS ONE*, 7: e38775.
- BERTHINUSSEN, A., and J. ALTRINGHAM. 2012b. The effect of a major road on bat activity and diversity: effect of a major road on bat activity. *Journal of Applied Ecology*, 49: 82–89.
- BURNHAM, K. P., D. R. ANDERSON, and K. P. HUYVAERT. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65: 23–35.
- CHATTERJEE, S., and A. BOSE. 2000. Variance estimation in high dimensional regression models. *Statistica Sinica*, 10: 497–515.
- CLAIREAU, F., Y. BAS, S. J. PUECHMAILLE, J. JULIEN, B. ALLEGRINI, and C. KERBIRIOU. 2019a. Bat overpasses: an insufficient solution to restore habitat connectivity across roads. *Journal of Applied Ecology*, 56: 573–584.
- CLAIREAU, F., Y. BAS, J.-F. JULIEN, N. MACHON, B. ALLEGRINI, S. J. PUECHMAILLE, and C. KERBIRIOU. 2019b. Bat overpasses as an alternative solution to restore habitat connectivity in the context of road requalification. *Ecological Engineering*, 131: 34–38.
- CLAIREAU, F., Y. BAS, J. PAUWELS, K. BARRÉ, N. MACHON, B. ALLEGRINI, S. J. PUECHMAILLE, and C. KERBIRIOU. 2019c. Major roads have important negative effects on insectivorous bat activity. *Biological Conservation*, 235: 53–62.
- COXETER, H. S. M. 2003. Projective geometry, 2nd edition, 1., softcover print. Springer, New York, 162 pp.
- CUNNINGHAM, R. B., D. B. LINDENMAYER, H. A. NIX, and B. D. LINDENMAYER. 1999. Quantifying observer heterogeneity in bird counts. *Austral Ecology*, 24: 270–277.
- CUTLER, D. R., T. C. EDWARDS, K. H. BEARD, A. CUTLER, K. T. HESS, J. GIBSON, and J. J. LAWLER. 2007. Random forests for classification in ecology. *Ecology*, 88: 2783–2792.
- DIEFENBACH, D. R., D. W. BRAUNING, and J. A. MATTICE. 2003. Variability in grassland bird counts related to observer differences and species detection rates. *The Auk*, 120: 1168.
- ERWIN, R. M. 1982. Observer variability in estimating numbers: an experiment. *Journal of Field Ornithology*, 53: 159–167.
- FENSOME, A. G., and F. MATHEWS. 2016. Roads and bats: a meta-analysis and review of the evidence on vehicle collisions and barrier effects. *Mammal Review*, 46: 311–323.
- FITZPATRICK, M. C., E. L. PREISSER, A. M. ELLISON, and J. S. ELKINTON. 2009. Observer bias and the detection of low-density populations. *Ecological Applications*, 19: 1673–1679.
- FORMAN, R. T. T. 2000. Estimate of the area affected ecologically by the road system in the United States. *Conservation Biology*, 14: 31–35.
- FORMAN, R. T. T., and R. D. DEBLINGER. 2000. The ecological road-effect zone of a Massachusetts (U.S.A.) Suburban Highway. *Conservation Biology*, 14: 36–46.
- FORMAN, R. T. T., and L. E. ALEXANDER. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 207–231.
- FREDERICK, P. C., B. HYLTON, J. A. HEATH, and M. RUANE. 2003. Accuracy and variation in estimates of large numbers of birds by individual observers using an aerial survey simulator. *Journal of Field Ornithology*, 74: 281–287.
- FREY-EHRENBOLD, A., F. BONTADINA, R. ARLETTAZ, and M. K. OBRIST. 2013. Landscape connectivity, habitat structure and activity of bat guilds in farmland-dominated matrices. *Journal of Applied Ecology*, 50: 252–261.
- HALE, J. D., A. J. FAIRBRASS, T. J. MATTHEWS, and J. P. SADLER. 2012. Habitat composition and connectivity predicts bat presence and activity at foraging sites in a large UK conurbation. *PLoS ONE*, 7: e33300.
- JIGUET, F. 2009. Method learning caused a first-time observer effect in a newly started breeding bird survey. *Bird Study*, 56: 253–258.
- KENDALL, W. L., B. G. PETERJOHN, and J. R. SAUER. 1996. First-time observer effects in the North American Breeding Bird Survey. *The Auk*, 113: 823–829.
- KITZES, J., and A. MERENLENDER. 2014. Large roads reduce bat activity across multiple species. *PLoS ONE*, 9: e96341.
- KRAUSS, J., R. BOMMARCO, M. GUARDIOLA, R. K. HEIKKINEN, A. HELM, M. KUUSSAARI, R. LINDBORG, E. ÖCKINGER, M. PARTEL, J. PINO, *et al.* 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels: Immediate and time-delayed biodiversity loss. *Ecology Letters*, 13: 597–605.

- LAFORGE, A., F. ARCHAU, Y. BAS, N. GOUIX, F. CALATAYUD, T. LATGE, and L. BARBARO. 2019. Landscape context matters for attractiveness and effective use of road underpasses by bats. *Biological Conservation*, 237: 409–422.
- MAC NALLY, R., R. P. DUNCAN, J. R. THOMSON, and J. D. L. YEN. 2017. Model selection using information criteria, but is the ‘best’ model any good? *Journal of Applied Ecology*, 2017: 1–4.
- MAXWELL, S. L., R. A. FULLER, T. M. BROOKS, and J. E. M. WATSON. 2016. Biodiversity The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature*, 536: 143–145.
- MEDINAS, D., J. T. MARQUES, and A. MIRA. 2013. Assessing road effects on bats: the role of landscape, road features, and bat activity on road-kills. *Ecological Research*, 28: 227–237.
- MEDINAS, D., V. RIBEIRO, J. T. MARQUES, B. SILVA, A. M. BARBOSA, H. REBELO, and A. MIRA. 2019. Road effects on bat activity depend on surrounding habitat type. *Science of the Total Environment*, 660: 340–347.
- MEDINAS, D., J. T. MARQUES, P. COSTA, S. SANTOS, H. REBELO, A. M. BARBOSA, and A. MIRA. 2021. Spatiotemporal persistence of bat roadkill hotspots in response to dynamics of habitat suitability and activity patterns. *Journal of Environmental Management*, 277: 111412.
- MEEM [MINISTÈRE DE L’ENVIRONNEMENT, DE L’ÉNERGIE ET DE LA MER]. 2017. Chiffres Clés Du Transport — Édition 2017. Ministère de l’Environnement, de l’Énergie et de la Mer, en charge des relations internationales sur le climat.
- MØLLER, J. D., J. DEKKER, H. J. BAAGØE, I. GARIN, A. ALBERDI, M. CHRISTENSEN, and M. ELMEROS. 2016. Effectiveness of mitigating measures for bats — a review. CEDR Transnational Road Research Programme. CEDR Call 2013: Roads and Wildlife, 1–72 pp.
- NATURALIA ENVIRONNEMENT. 2019. Expérimentation de La Pose d’un Portique En Vue de Favoriser Le Franchissement Des Chauves-Souris En Toute Sécurité (85).
- NEWSON, S. E., H. E. EVANS, and S. GILLINGS. 2015. A novel citizen science approach for large-scale standardised monitoring of bat activity and distribution, evaluated in eastern England. *Biological Conservation*, 191: 38–49.
- PINAUD, D., F. CLAIREAU, M. LEUCHTMANN, and C. KERBIRIOU. 2018. Modelling landscape connectivity for greater horseshoe bat using an empirical quantification of resistance. *Journal of Applied Ecology*, 55: 2600–2611.
- PINHEIRO, J., D. BATES, S. DEBROY, D. SARKAR, and R CORE TEAM. 2019. *Nlme: linear and nonlinear mixed effects models*. R package version 3.1-151. Available at <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- QUINN, J. F., and S. P. HARRISON. 1988. Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia*, 75: 132–140.
- ROEMER, C., A. COULON, T. DISCA, and Y. BAS. 2019. Bat sonar and wing morphology predict species vertical niche. *Journal of the Acoustical Society of America*, 145: 3242–3251.
- RYDELL, J., A. ENTWISTLE, and P. A. RACEY. 1996. Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos*, 76: 243.
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS, and C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5: 18–32.
- SOŁOWCZUK, A. 2019. Determinants of the performance of bat gantries installed to carry bat commuting routes over the S3 expressway in Poland. *Symmetry*, 11: 1022.
- TROMBULAK, S. C., and C. A. FRISSELL. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology*, 14: 18–30.
- TUYTTENS, F. A. M., S. DE GRAAF, J. L. T. HEERKENS, L. JACOBS, E. NALON, S. OTT, L. STADIG, E. VAN LAER, and B. AMPE. 2014. Observer bias in animal behaviour research: can we believe what we score, if we score what we believe? *Animal Behaviour*, 90: 273–280.
- VAN DER REE, R., D. J. SMITH, and C. GRILO (eds.). 2015. *Handbook of road ecology*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, 552 pp.
- VINCI-AUTOROUTES. 2017. Chiropétreduc A83: hauteurs relevées sous la poutre pour chaque sens, 2 pp.
- ZUUR, A. F., E. N. IENO, and C. S. ELPHICK. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems: data exploration. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 3–14.

*Received 16 May 2020, accepted 20 November 2020*

*Associate Editor: M. Corrie Schoeman*

1        **Ferraille, T., Lhérondel, C., Claireau, F., en soumission. Can green bridges benefit for bat**  
2        **populations? Acta Chiropterologica.**

3  
4        **Abstract**

5        Roads have a multitude of direct negative effects on wildlife due to collisions and noise and play a  
6        prominent role in overall habitat fragmentation. For bats, landscape fragmentation by roads causes  
7        disturbance during nocturnal movements and road kill negatively affects local abundance and bat  
8        population dynamics. Mitigation measures such as wildlife crossings (green bridges) are among the  
9        proposed improvements intended to reduce the fragmentation impact of roads for many taxa, but their  
10       efficiency has rarely been tested for bats. In this study, we performed a control-impact analysis to  
11       assess the efficiency of two structures on the number of bat crossings by assessing their collision risk  
12       using an acoustic flight path reconstruction (AFPR) approach. We obtained data for 458 crossings for  
13       six bat taxa that showed how the number of bat crossings is significantly higher on green bridges than  
14       at the control site for all species (pooled) and for two guilds - one with species with a low flight height,  
15       the other with a higher flight height. We also found that bat activity is not a predictor of the real use  
16       of green bridges. Considering these results, wildlife crossings can be envisaged as a mitigation measure  
17       to reduce impacts of road construction on bat movements.

18       **Keywords:** *control-impact analysis, collision, commuting route, connectivity, flight paths, green bridge,*  
19       *mitigation measure, road kill*

20  
21       **1. Introduction**

22       Transport networks are one of the major pressures on biodiversity (Maxwell et al., 2016). Both  
23       during construction and when they become functional, transport infrastructures contribute in a  
24       significant manner to habitat degradation and destruction, light, noise, chemical pollution and direct  
25       mortality of animals due to collision with vehicles and barrier structures (Forman and Alexander, 1998;  
26       Trombulak and Frissell, 2000).

27       Bats are significantly affected by road transport infrastructures (Ramalho and Aguiar, 2020): a  
28       recent study of major roads in Europe found that the road-effect zone can extend up to 5 km from the  
29       road for several species or groups species (Claireau et al., 2019a). Depending on the road network  
30       densities and/or habitats on each side of the road, cumulative effects can have an impact at the  
31       landscape scale (Berthinussen and Altringham, 2012a; van der Ree et al., 2015). Also, bat habitat  
32       connectivity is impacted by the rupture of commuting routes, a key element for bat movements  
33       (Laforge et al., 2019; Pinaud et al., 2018).

34       According to their life cycle (i.e. low fecundity, late maturation), population growth rate heavily  
35       depends on adult survival. Thus road mortality can impact their local abundance and as a consequence  
36       increase their local extinction risk (Medinas et al., 2013). Likewise, species that fly less than 5m above  
37       ground level (i.e. 85% of European bat species) have a high risk of collision (Berthinussen and  
38       Altringham, 2012b; Fensome and Mathews, 2016). Species that may be particularly concerned here

39 are *Myotis* spp., *Plecotus* spp. and *Rhinolophus* spp. that all exploit low-altitude ecological niches  
40 (Roemer et al., 2019). A local landscape scale study (i.e., minor roads) based on acoustic signals found  
41 that Mid-Range Echolocators (MRE) are also highly susceptible guild to road collision because they fly  
42 more often in the zone of collision risk and are more often present in this zone simultaneously with the  
43 passage of vehicles (Roemer et al., 2021).

44 Furthermore, all bat species are strictly protected in the European Union and developers must  
45 demonstrate that they will establish mitigation measures to prevent, reduce, and compensate for  
46 impacts that cause the loss of their foraging or roosting zones (Bezombes et al., 2017). The mitigation  
47 measures that have been proposed to reduce road impacts are overpasses, underpasses (e.g. viaducts),  
48 vehicle speed reduction, deterrence and diversion (e.g. planting hedges), artificial roosting sites (e.g.  
49 bat boxes) and habitat improvement (Møller et al., 2016). Recent studies have suggested that wildlife  
50 crossings and underpasses could be the best solutions to restore ecological continuity, whereas bat  
51 overpasses seem to be less effective (Abbott et al., 2012; Berthinussen and Altringham, 2012b; Møller  
52 et al., 2016). However, their effectiveness for improving safe bat movements remains to be shown  
53 (Møller et al., 2016) and there is a critical need to conduct analyses that evaluate the contribution of  
54 mitigation measures to bat movements.

55 Existing studies that have evaluated the contribution of mitigation measures to improve  
56 connectivity are based either on bat activity or on presence/absence data (Martínez- Medina et al.,  
57 2022), and are made in the absence of control or adapted control (same environmental characteristics)  
58 sites. In addition they often concern the comparison of different examples of the implementation of  
59 mitigation measures (Abbott et al., 2012; Georgii et al., 2011).. Also, in a study based on bat activity,  
60 Berthinussen and Altringham (2012b) reported that the location of a bat overpass was not correctly  
61 chosen. Likewise, Claireau et al. (2019c) have shown how a novel approach in acoustic observations  
62 (road crossings events), can improve the placement of bat overpasses. The challenge today is thus to  
63 correctly evaluate the placement of mitigation measures and then use an appropriate method to  
64 evaluate their efficiency in terms of connectivity and thus a reduction in the risk of collision.

65 The purpose of this study is to examine how wildlife crossing structures, especially green bridges,  
66 contribute to connectivity among habitats fragmented by roads for bat species using a control-impact  
67 analysis. This analysis is done using a 'control' (without green bridge) site and a 'treatment' (with green  
68 bridge) site. Our hypothesis is that green bridges are more used by bats to cross the road safely,  
69 especially by bats with a low flight height, than a location in the same environment without a structure  
70 dedicated to improving road crossing. We quantified and compared the number of bat crossings  
71 between green bridges ('treatment') and their 'control' in two study sites in France, using an acoustic  
72 flight path reconstruction (AFPR) approach (Claireau et al., 2019b). These green bridges facilitate  
73 connections between woodland habitats across two motorways (A89 and A64). The field study was  
74 conducted in two successive years, each with three counting sessions on three successive nights.

## 75 2. Methods

### 76 2.1. Study sites

77 The study was carried out in France, a country that has experienced an increase of 12% of new  
78 road construction between 1995 and 2015 (MEEM, 2017). We studied two green bridges, built in a  
79 voluntary program, and that are connected directly so surrounding woodland habitat (Fig. 1). The green  
80 bridges were placed in the middle of the forest area. Their preliminary function in this program was to  
81 provide for movements of individuals of terrestrial large fauna.

82 The first green bridge (hereafter named 'Boucaud') was installed in 2017 near Prondines (45.747149 ,  
83 2.714787) on the A89 highway between the towns of Ussel and Saint-Julien-Sancy between 1996-2000.  
84 This highway became operational in 2000 (tarmac; four lanes with an emergency lane on each side;  
85 speed limit: 130 km/h; annual average daily traffic: 10 034 vehicles in 2019). The second green bridge  
86 (hereafter named 'Peyreharasse') was installed in 2016 and is located near Saint-Cricq-du-Gave  
87 (43.514113 , -1.000931) on the A64 highway built from Bayonne to Orthez between 1979-1991,  
88 operational since 1991 (tarmac; 4 lanes with an emergency lane on each side; speed limit: 130 km/h;  
89 annual average daily traffic: 16 620 vehicles in 2019). The length of the two bridges is roughly 42 m  
90 with a width of 20 m. Both bridges were designed to be attractive to the overall fauna. Piles of rocks,  
91 wood and lines of stones were laid out along the entire length of the bridges, providing hiding places  
92 for reptiles crossing the bridge, as well as sunny spots. A minimum of 2 pools (approx. 2.5 m in diameter,  
93 20-30 cm deep) were also created at each bridge entrance, enabling amphibians to thrive on the site.  
94 Also, the structures were installed with different vegetation strata: i.e. herbaceous cover across the  
95 entire bridge, aquatic plants in ponds, shrubs, bushes and trees at the bridge entrances and along the  
96 riprap lines, composed mainly of reeds, sedges, broom, hawthorn, willow, hazel, spruce, maple, oak,  
97 chestnut...). Each bridge was placed within a forested area, primarily consisting of conifers, for the  
98 Boucaud site and the mixed woodlands for the Peyreharasse site.

### 99 2.2. Sampling design

#### 100 2.2.1. Surveys

101 Surveys were conducted in 2018 and 2019. During these two years, we performed the acoustic  
102 surveys during three sessions in June, July and August. These periods correspond to the occupation of  
103 bats in their roost during breeding and daily movement to access food from their roost. During each of  
104 these three sessions, three successive nights were monitored in each study site both in the treatment  
105 site (green bridge) and at a control site (without a dedicated structure) simultaneously (i.e., a total of  
106 18 nights per site; Fig. 1). The control and treatment sites had similar environmental characteristic and  
107 were spaced 50m apart. This temporal protocol thus allowed us to discriminate annual and seasonal  
108 variation in bat crossings.

#### 109 2.2.2. AFPR approach

110 We designed a control-impact sampling procedure and used the AFPR approach developed by  
111 Claireau et al. (2019c) to assess bat road crossing. This approach is based on the location of bats in one  
112 plan that permits to detect bat crossing event (Fig. 2). We placed two automatic acoustic recorders

113 (SM2Bat+, Wildlife Acoustics Inc., Concord, MA, USA), one on each side of the green bridge locations  
114 (treatment site) and one on each side of the route without a green bridge (control site). Given the  
115 species present in the study area and their respective distances of detection [Table 1 (Barataud, 2015)],  
116 the distance between the treatment and the control site was 50 m, a distance sufficient to avoid the  
117 simultaneous recording of the same bat crossing event for most species. Concerning bat species with  
118 a distance detection over 50 m and detected both in the treatment site and the control (only one  
119 species in our study - *Nyctalus noctula*), we checked if it was a duplicate. In our case, no duplicate was  
120 found.

121 The acoustic surveys were conducted from 30 min before sunset to 30 min after sunrise. The  
122 detectors were set to automatically trigger a response to any sound at a frequency of between 8 and  
123 192 kHz and a signal-to-noise-ratio (SNR) level above 6 dB (more information in appendix A).

124 On each detector, two microphones (two independent track) were installed and spaced four  
125 metres apart. One pair of acoustic recorders in stereo was placed in the treatment (green bridge) site:  
126 one microphone placed facing green bridge and the other facing the natural habitat perpendicular to  
127 the road (woodland). For the second pair of acoustic recorders in stereo placed in the control (without  
128 green bridge) site one microphone was placed facing the road and the other facing the woodland  
129 perpendicular to the road.

130 We used two models of omnidirectional ultrasonic microphones (SMX-US and SMX-U1, Wildlife  
131 Acoustics Inc., Concord, MA, USA) and we performed tests to compare their sensitivity. The results  
132 showed no significant difference between microphones (bat pass duration and triggering distance),  
133 hence the data have been analysed without considering the model of microphone as a covariate.

### 134 *2.3. Species identification*

135 To carry out species identification from acoustic recordings, we first used the Kaleidoscope®  
136 software (Wildlife Acoustics Inc., Concord, MA, USA) to extract .wav file from the recorded .wac files. A  
137 time expansion factor of 10 was specified and we split channels using 5 s as a maximum duration.

138 Recordings from acoustic surveys were processed and automatically analysed with Tadarida  
139 (Bas et al., 2017). This software toolbox automatically detects and extracts sound features of recorded  
140 call sequences and classifies them according to a confidence index if emitted by a defined species or  
141 group of species using Random Forest as a classification algorithm. Possible errors in identification were  
142 generated by this classification algorithm but unlikely in the same guilds [see Barré et al. (2019)] which  
143 was evaluated this software). Such as, in this study, we don't realize analyses by species and by specie  
144 groups (see next section) in order to have a better statistical power, no confidence index was retained.  
145 For security reasons, we checked manually identifications of rare species (*T. teniotis*) and cryptic species  
146 (*Nyctalus spp.*, *Myotis spp.*, *Plecotus spp.* and *P.nathusii/kuhlii*) because their calls were difficult to  
147 identify with certainty (Obrist et al., 2004). Our verification implied no change in the number of bat  
148 crossings in groups with different flight height (Table A.1).

#### 149 2.4. Risk collision per species

150 In order to have a more satisfactory statistical power, we created three groups of species (Table  
 151 A.1). The first is constituted by all bat species encountered in our study. The two other groups were  
 152 based on above ground flight height: low flight height (<5 m) and high flight height above maximum  
 153 vehicle height (>5m) (Fensome and Mathews, 2016). Low flight height is often associated with high  
 154 risk of collision (Table 1) (Berthinussen and Altringham, 2012b; Claireau et al., 2021).

#### 155 2.5. Statistical analyses

##### 156 2.5.1. Bat road crossings in treatment and control sites

157 We quantified the number of 'bat crossings' in the treatment (green bridge) site and in the  
 158 control site as the response variable (i.e. counts of bat crossing, Table B.1). The explanatory variables  
 159 were the site 'pairs' (i.e., control and green bridges). According to the nature of our response variable  
 160 (count data and potential over-dispersion), we performed a generalized linear mixed model (GLMM)  
 161 with the glmmTMB function in order to test the inflation of zero [R package glmmTMB, version 1.1.8  
 162 (Brooks et al., 2017)] with a negative binomial error distribution (nbiom1 or nbinom2) and a log link  
 163 function (Zuur et al., 2009). We tested the following random effects: 'Site' (green bridge Boucaud or  
 164 Peyreharasse); 'Species' (species level or species group) because of the over-representative of three  
 165 species; and the combination of 'Year' (year of observation), 'Session' (three sessions in June, July and  
 166 August) and 'Date' (night of observation), allowing us to implicitly account for variation in nocturnal  
 167 meteorological conditions and any temporal correlation and seasonal effects. The full model was  
 168 written as follows:

$$169 \text{ 'Bat crossings'}_{(\text{all\_species})} \sim \text{'Pair'} + 1 | \text{'Site'} + 1 | \text{'Species'} + 1 | \text{'Year/Session/Date'}$$

170 We performed a model selection based using Akaike's information criterion (AIC) (Mac Nally et al.,  
 171 2017) and evaluated the quality of our model by comparing it to a null model. We diagnosed the  
 172 residuals of the models with R package DHARMA version 0.4.6 (Hartig, 2022).

173 Finally, we performed the same procedure for the two guilds of bat species (low and high flight  
 174 height).

##### 175 2.5.2. Ratio between bat road crossings and activity

176 To test the hypothesis, there is more bat crossings when we detect a higher activity, we calculated the  
 177 ratio between bat passes detected on one microphone in each pair [treatment (green bridges), control]  
 178 with a confidence above 0.9 by the number of bat crossings detected by pairs. We calculated these  
 179 ratios for all bats only detected in crossing sites and for the two major species detected: *P. pipistrellus*  
 180 and *E. serotinus*.

### 181 3. Results

182 Based on Barré et al. (2019), for a robustness confidence score (i.e. 0.9) and on one microphone  
 183 for each pair (placed facing the woodland), we obtained 43 831 bat passes (46% on treatment site and  
 184 54% on control site) (Table B.2). Among the total activity, we detected 458 bat crossings: 79% of bat  
 185 crossings are located on treatment site (green bridges) and 21% on control areas (without structure)

186 (Table 1, Fig. 3). More specifically: 46 % were assigned to *E. serotinus*, 39 % to *P. pipistrellus*, 10 % to  
187 *Nyctalus spp.* (Table 1 & B.1).

188 Moreover, 56% of bat crossings were assigned to high flight height and 44% to low flight height.  
189 In these groups: 81% to 84% of crossings were located on treatment site, respectively for low and high  
190 flight height (Table 1, Fig. 4).

191 Our statistical analyses found the same pattern. For the whole set of bats, crossings were  
192 significantly higher in the green bridge treatment than in the control ( $P < 0.001$ , Table 2), i.e., up to 4  
193 times more. The same result was detected for both species with a low flight height ( $P < 0.001$ ) and  
194 species with a high flight height ( $P < 0.01$ ) (Table 2). Regarding taxa for which the establishment of  
195 green bridges had a significant positive effect on bat crossings, there was a difference of at least 27.9  
196 points in AIC between the model and the null model (Table 2).

197 Furthermore, even though there is a higher activity in the control site compared to the treatment site,  
198 the latter are more prone for bat road crossing for all bats or flight groups. Our analyses based on the  
199 ratio between bat passes detected by the number of bat crossings detected by pairs confirms this  
200 interpretation. Low ratios are in control sites while a high ratio was found in treatment sites (green  
201 bridges) for the whole group of bats and the two major species groups in terms of flight height (Table  
202 3).

#### 203 4. Discussion

204 This study provides novel results for the evaluation of green bridges as an efficient mitigation  
205 measure for bat crossings over a transport infrastructure. Our main results demonstrate (i) that species  
206 used green bridges more than an area without a crossing infrastructure and (ii) that bat activity alone  
207 can not be used for the evaluation of mitigation measures.

208 However, this study does not provide information concerning the restoration of an ecological  
209 continuity because no surveys was realized before the construction of green bridges. Also, it is not  
210 known whether the location of green bridges was made at a pre-existing bat flight route. However, a  
211 recent study has concluded that there is no difference between bat crossings in two entirely forested  
212 areas identified as a bat commuting route (Claireau et al., 2019b). We stressed the need to have (i) a  
213 before-during-after / control-impact) design and (ii) perfect knowledge of the location of crossings in  
214 woodland areas (and their states before and during).

215 In this study, the AFPR approach provides a pertinent method to assess the role of green bridges,  
216 by the characterization of crossings and landscape connectivity instead of the use of bat activity (i.e.,  
217 the method most often used in other studies). However, our study is only based on two situations, and  
218 this simply provides an indication of the potential role of crossing infrastructures for bat species  
219 movements across major roads and it is insufficient to conclude on the general role of green bridges.  
220 This could also be approached by methods focusing on a landscape connectivity approach (Mimet et  
221 al., 2016; Pinaud et al., 2018).

222 Moreover, the conditions for this to be done requires that the mitigation measure be placed in  
223 suitable environment (e.g., in existing bat commuting routes) and studies before implementation are



224 needed especially for information on the location of the mitigation measures and connection with  
225 favourable environment (Claireau et al., 2019b; Møller et al., 2016; Sołowczuk, 2019). Also, depending  
226 on the type of mitigation measures used, in our case for green bridges to implemented with the  
227 installation of favourable habitats such as vegetation and ponds that make them more favourable and  
228 conditions to increase their use by bats (limitation of artificial lights by cars, tree lines for transit...).

229 Further studies are thus needed to confirm our preliminary results. Also, it would be interesting  
230 to extend the sampling plan and place other pairs with control sites at variable distances to the  
231 treatment site (green bridge). There may be more bat crossings in control sights further away from  
232 green bridges because bats may not have perceived the structure during their flight (Yovel and  
233 Ulanovsky, 2017).

234 Our study does however indicate that wildlife crossing structures, particularly those that are  
235 installed primarily for terrestrial mammals, can play a more general role for the conservation of habitat  
236 connectivity for species other than those for which they were originally intended. This mitigation  
237 measure could thus be an interesting method that could be employed for bats to reduce road collisions  
238 and increase habitat connectivity.

## 239 **5. Conclusions**

240 Pending confirmation of similar findings in further studies, our study indicates a probable role  
241 of green bridges in the reduction of road collision and an increase in habitat connectivity for bat  
242 populations. It also illustrates a method to choose appropriate methods for the evaluation of a green  
243 infra-structure. Clearly, a before-during-after control-impact design such as recommended in  
244 Roedenbeck et al. (2007) is now necessary to confirm these results.

## 245 **Acknowledgements**

246 We would like to thank our partner, Cédric Heurtebise at “VINCI-autoroutes”. We thank John D.  
247 Thompson for proofreading the manuscript. We also thank the five anonymous reviewers and the  
248 editorial board to their comments which have improved previous versions of this manuscript.

## 249 **Funding sources**

250 This research was funded by “Naturalia Environnement”.

## 251 **Data accessibility**

252 The acoustic data are posted with the citizen science programme “VigieChiro”  
253 (<https://vigiechiro.herokuapp.com/>)

## 254 **Appendices**

255 The appendix A provides information and additional material and methods; the appendix B provides  
256 additional results. They may be found in the online version of this article.

257 **References**

- 258 Abbott, I.M., Butler, F., Harrison, S., 2012. When flyways meet highways – The relative permeability of  
 259 different motorway crossing sites to functionally diverse bat species. *Landsc. Urban Plan.* 106,  
 260 293–302. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2012.03.015>
- 261 Barataud, M., 2015. Acoustic Ecology of European Bats; Species Identification, Study of their Habitats  
 262 and Foraging Behaviour, Inventaires & biodiversité. National Museum of Natural History, Paris ;  
 263 Biotope, Mèze.
- 264 Barré, K., Le Viol, I., Julliard, R., Pauwels, J., Newson, S.E., Julien, J., Claireau, F., Kerbiriou, C., Bas, Y.,  
 265 2019. Accounting for automated identification errors in acoustic surveys. *Methods Ecol. Evol.* 10,  
 266 1171–1188. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13198>
- 267 Bas, Y., Bas, D., Julien, J.-F., 2017. Tadarida: A Toolbox for Animal Detection on Acoustic Recordings. *J.*  
 268 *Open Res. Softw.* 5, 8. <https://doi.org/10.5334/jors.154>
- 269 Berthinussen, A., Altringham, J., 2012a. The effect of a major road on bat activity and diversity: Effect  
 270 of a major road on bat activity. *J. Appl. Ecol.* 49, 82–89. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02068.x>
- 272 Berthinussen, A., Altringham, J., 2012b. Do Bat Gantries and Underpasses Help Bats Cross Roads Safely?  
 273 *PLoS ONE* 7, e38775. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038775>
- 274 Bezombes, L., Gaucherand, S., Kerbiriou, C., Reinert, M.-E., Spiegelberger, T., 2017. Ecological  
 275 Equivalence Assessment Methods: What Trade-Offs between Operationality, Scientific Basis and  
 276 Comprehensiveness? *Environ. Manage.* 60, 216–230. <https://doi.org/10.1007/s00267-017-0877-5>
- 278 Brooks, M., E., Kristensen, K., Benthem, K., J., van, Magnusson, A., Berg, C., W., Nielsen, A., Skaug, H.,  
 279 J., Mächler, M., Bolker, B., M., 2017. glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages  
 280 for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *R J.* 9, 378. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- 282 Claireau, F., Bas, Y., Pauwels, J., Barré, K., Machon, N., Allegrini, B., Puechmaille, S.J., Kerbiriou, C.,  
 283 2019a. Major roads have important negative effects on insectivorous bat activity. *Biol. Conserv.*  
 284 235, 53–62. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.04.002>
- 285 Claireau, F., Bas, Y., Puechmaille, S.J., Julien, J., Allegrini, B., Kerbiriou, C., 2019b. Bat overpasses: An  
 286 insufficient solution to restore habitat connectivity across roads. *J. Appl. Ecol.* 56, 573–584.  
 287 <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13288>
- 288 Claireau, F., Kerbiriou, C., Charton, F., Braga, C.D.A., Ferraille, T., Julien, J.-F., Machon, N., Allegrini, B.,  
 289 Puechmaille, S.J., Bas, Y., 2021. Bat Overpasses Help Bats to Cross Roads Safely by Increasing  
 290 Their Flight Height. *Acta Chiropterologica* 23.  
 291 <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2021.23.1.015>
- 292 Fensome, A.G., Mathews, F., 2016. Roads and bats: a meta-analysis and review of the evidence on  
 293 vehicle collisions and barrier effects. *Mammal Rev.* 46, 311–323.  
 294 <https://doi.org/10.1111/mam.12072>
- 295 Forman, R.T.T., Alexander, L.E., 1998. Roads and their major ecological effects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29,  
 296 207–231. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.207>
- 297 Georgii, B., Keller, V., Pfister, H.P., Reck, H., Peters-Osten, E., 2011. Use of wildlife passages by  
 298 invertebrate and vertebrate species.
- 299 Hartig, F., 2022. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression  
 300 Models. R package version 0.4.6

- 301 Laforge, A., Archaux, F., Bas, Y., Gouix, N., Calatayud, F., Latge, T., Barbaro, L., 2019. Landscape context  
302 matters for attractiveness and effective use of road underpasses by bats. *Biol. Conserv.* 237, 409–  
303 422. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.07.023>
- 304 Mac Nally, R., Duncan, R.P., Thomson, J.R., Yen, J.D.L., 2017. Model selection using information criteria,  
305 but is the ‘best’ model any good? *J. Appl. Ecol.* <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13060>
- 306 Martínez-Medina, D., Ahmad, S., González-Rojas, M.F., Reck, H., 2022. Wildlife crossings increase bat  
307 connectivity: Evidence from Northern Germany. *Ecol. Eng.* 174, 106466.  
308 <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2021.106466>
- 309 Maxwell, S.L., Fuller, R.A., Brooks, T.M., Watson, J.E.M., 2016. Biodiversity The ravages of guns, nets  
310 and bulldozers. *Nature* 536, 143–145. <https://doi.org/10.1038/536143a>
- 311 Medinas, D., Marques, J.T., Mira, A., 2013. Assessing road effects on bats: the role of landscape, road  
312 features, and bat activity on road-kills. *Ecol. Res.* 28, 227–237. <https://doi.org/10.1007/s11284-012-1009-6>
- 314 MEEM, 2017. Chiffres clés du transport - Édition 2017, DataLab. Ministère de l’environnement, de  
315 l’énergie et de la mer, en charge des relations internationales sur le climat.
- 316 Mimet, A., Clauzel, C., Foltête, J.-C., 2016. Locating wildlife crossings for multispecies connectivity  
317 across linear infrastructures. *Landsc. Ecol.* 31, 1955–1973. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0373-y>
- 319 Møller, J.D., Dekker, J., Baagøe, H.J., Garin, I., Alberdi, A., Christensen, M., Elmeros, M., 2016.  
320 Effectiveness of mitigating measures for bats – a review. CEDR Transnational Road Research  
321 Programme.
- 322 Obrist, M.K., Boesch, R., Flückiger, P.F., 2004. Variability in echolocation call design of 26 Swiss bat  
323 species: consequences, limits and options for automated field identification with a synergetic  
324 pattern recognition approach. *Mammalia* 68, 307–322.
- 325 Pinaud, D., Claireau, F., Leuchtman, M., Kerbiriou, C., 2018. Modelling landscape connectivity for  
326 greater horseshoe bat using an empirical quantification of resistance. *J. Appl. Ecol.*  
327 <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13228>
- 328 Ramalho, D.F., Aguiar, L.M.S., 2020. Bats on the Road — A Review of the Impacts of Roads and Highways  
329 on Bats. *Acta Chiropterologica* 22. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2020.22.2.015>
- 330 Roedenbeck, I.A., Fahrig, L., Findlay, C.S., Houlahan, J.E., Jaeger, J.A.G., Klar, N., Kramer-Schadt, S., van  
331 der Grift, E.A., 2007. The Rauschholzhausen Agenda for Road Ecology. *Ecol. Soc.* 12.  
332 <https://doi.org/10.5751/ES-02011-120111>
- 333 Roemer, C., Coulon, A., Disca, T., Bas, Y., 2021. Influence of local landscape and time of year on bat-road  
334 collision risks. *Peer Community J.* 1, e54. <https://doi.org/10.24072/pcjournal.59>
- 335 Roemer, C., Coulon, A., Disca, T., Bas, Y., 2019. Bat sonar and wing morphology predict species vertical  
336 niche. *J. Acoust. Soc. Am.* 145, 3242–3251. <https://doi.org/10.1121/1.5102166>
- 337 Sołowczuk, A., 2019. Determinants of the Performance of Bat Gantries Installed to Carry Bat  
338 Commuting Routes over the S3 Expressway in Poland. *Symmetry* 11, 1022.  
339 <https://doi.org/10.3390/sym11081022>
- 340 Trombulak, S.C., Frissell, C.A., 2000. Review of Ecological Effects of Roads on Terrestrial and Aquatic  
341 Communities. *Conserv. Biol.* 14, 18–30. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99084.x>
- 342 van der Ree, R., Smith, D.J., Grilo, C. (Eds.), 2015. Handbook of Road Ecology: van der Ree/Handbook  
343 of Road Ecology. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK.  
344 <https://doi.org/10.1002/9781118568170>

345 Yovel, Y., Ulanovsky, N., 2017. Bat Navigation, in: Learning and Memory: A Comprehensive Reference.  
 346 Elsevier, pp. 333–345. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809324-5.21031-6>  
 347 Zuur, A.F., Leno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed Effects Models and  
 348 Extensions in Ecology with R. Springer-Verlag, New York.

349

350 **Tables**

351 **Table 1:** Summary table of bat crossings for each species or species groups per site, per control-  
 352 treatment (green bridge) and flight height. Distance detections based on Barataud, (2015) are added.

Species/species groups	Flight height	Distance detection (m)	Boucaud		Peyreharasse		Total	Total by flight height
			Green bridge	Control	Green bridge	Control		
<i>Eptesicus serotinus</i>	high	30-40	176	29	5		210	258
<i>Nyctalus</i> spp.	high	100	3	2	32	11	48	
<i>Myotis</i> spp.	low	10-15	6				6	200
<i>P. khulii/nathusii</i>	low	25	5		8		13	
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	low	25	85	32	55	6	178	
<i>Plecotus</i> spp.	low	5-20	2		1		3	
<b>Total</b>			101	34	96	17	<b>458</b>	

353

354 **Table 2:** Estimates, standard errors and p-values for variation in number of bat crossings at the control  
 355 and the treatment sites for all bats and the two groups of species that differ in flight height (P: '\*\*\*'  
 356 <0.001, '\*\*'<0.01, '\*'<0.05, '.'<0.1,).  $\beta$  is the parameter estimate, SE is the standard deviation.

	All bats 'Bat crossings' ~ Pair + (1 Species) + (1 Session)			Low flight height 'Bat crossings' ~ Pair + (1 Species) + (1 Site)			High flight height 'Bat crossings' ~ Pair + (1 Session)		
	$\beta$	SE	p-value	$\beta$	SE	p-value	$\beta$	SE	p-value
Distribution	nbinom2			nbinom1			nbinom2		
Zero inflated used	No relevant			No relevant			No relevant		
(Intercept)	-2.4723	0.7419	***	-2.4577	0.8203	**	-1.8195	0.7020	**
Treatment	1.6796	0.2667	***	1.3501	0.2636	***	1.2151	0.4678	**
AIC model	<b>830.4</b>			<b>461.6</b>			<b>318.0</b>		
AIC null model	947.8			587.7			350.6		

357

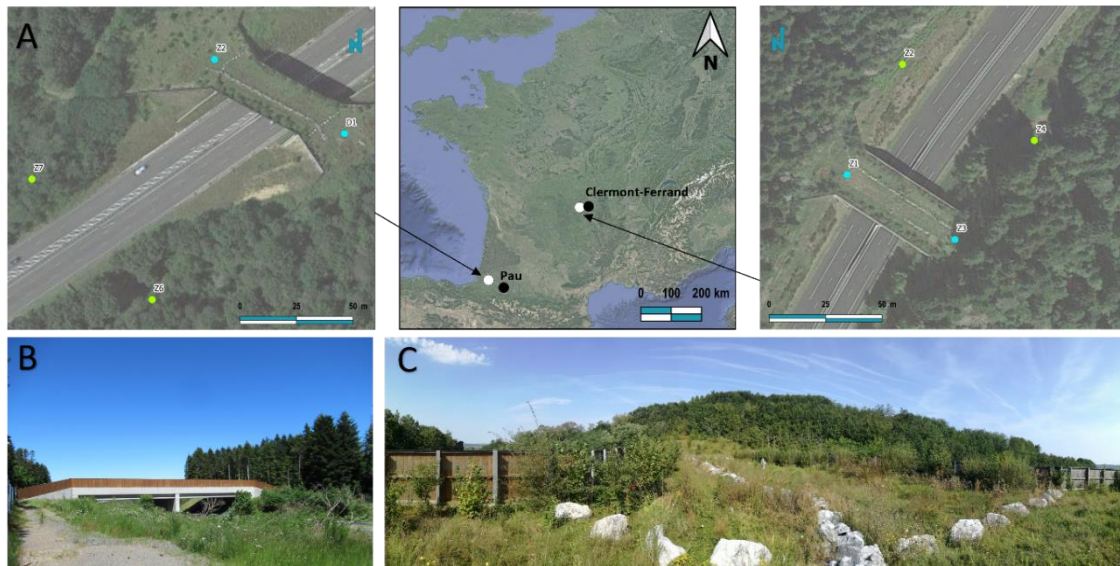
358

**Table 3:** Ratio between bat passes (with a confidence score above 0.9) and bat crossing events.

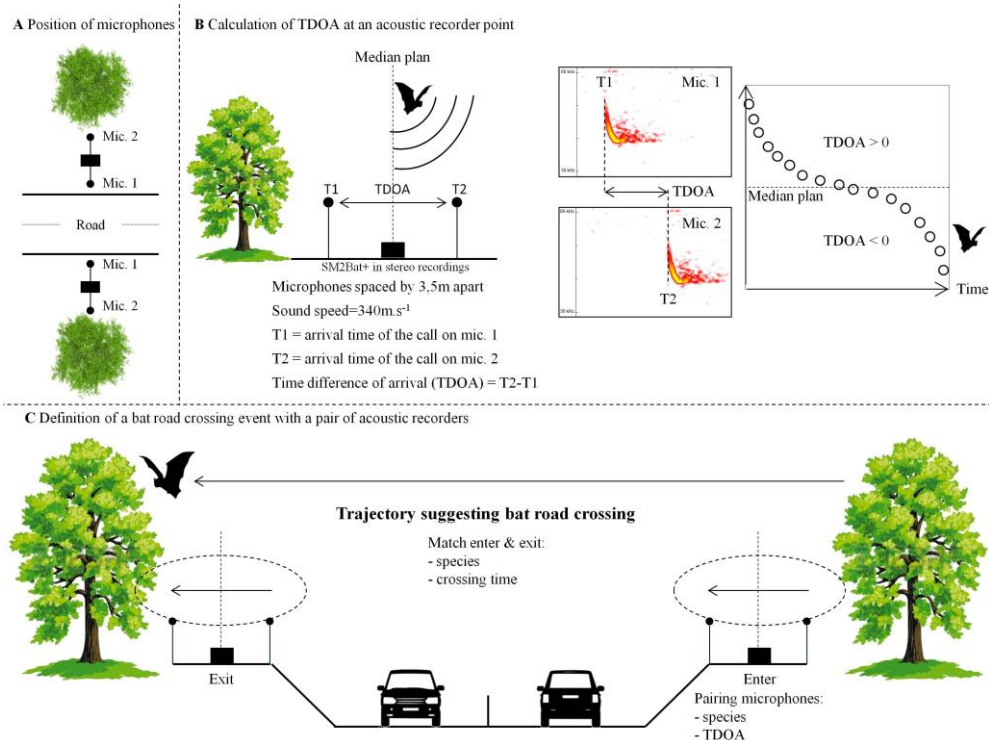
Site	Pair	Whole set of bats with crossings event detected			<i>Pipistrellus pipistrellus</i>			<i>Eptesicus serotinus</i>		
		Bat passes	Bat crossings	Ratio	Bat passes	Bat crossings	Ratio	Bat passes	Bat crossings	Ratio
Peyreharasse	Control	9223	17	0.00184322	7844	6	0.00076492	50	0	0.00000000
Boucaud	Control	19774	63	0.00318600	14948	32	0.00214075	3425	29	0.00846715
Peyreharasse	Treatment	4936	101	0.02046191	2438	55	0.02255947	198	5	0.02525253
Boucaud	Treatment	9068	277	0.03054698	4543	85	0.01871010	3660	176	0.04808743

359

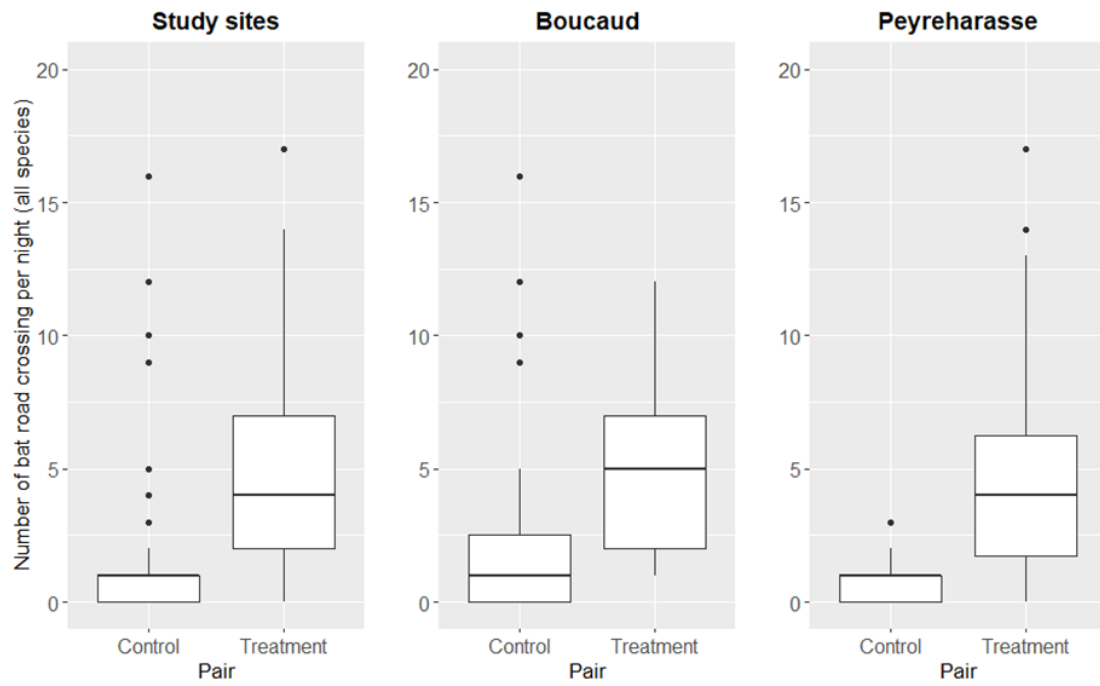
Figures with legends



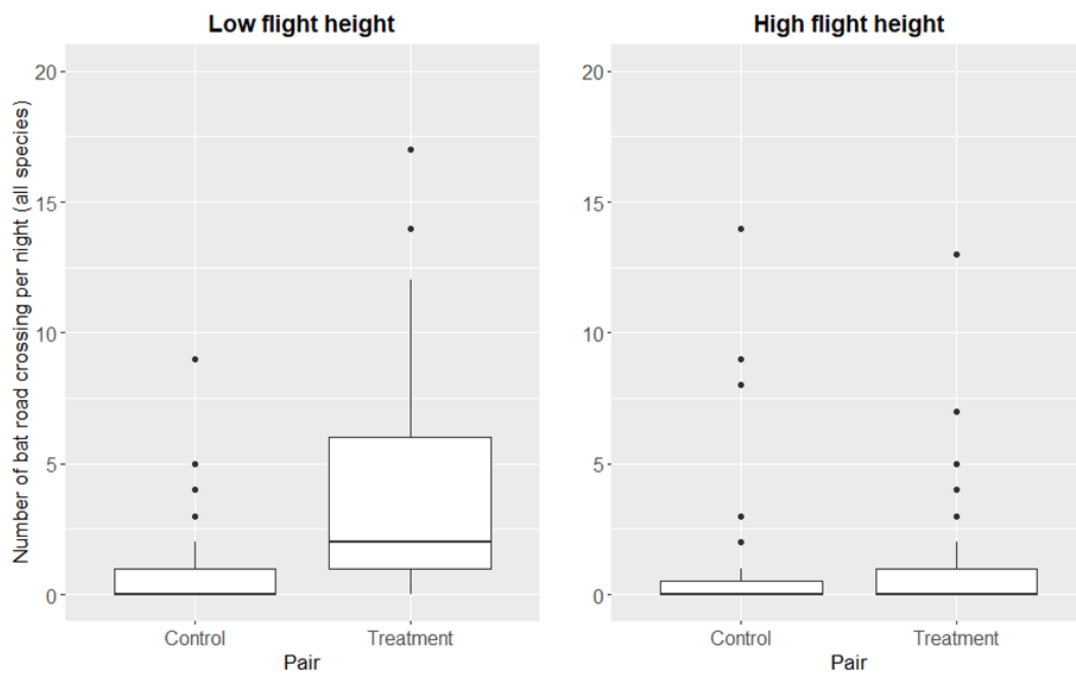
**Figure 1:** A. Location of study site and sampling plan: acoustic recorders. Blue points correspond to the treatment site and green points to the control site. B. Picture of Boucaud study site (profil view). C. Picture of Peyreharasse study site (view from the bridge). (Source: Institut national de l'information géographique et forestière, Google 2020 ; Naturalia Environnement).



**Figure 2:** A. Positions of the microphones: the left channel (mic 1) facing the road and the right channel (mic 2) facing the habitat context and perpendicular to the road. B. Calculation of the time difference of arrival (TODOA). C. We defined a crossing as when a bat that entered the road on one side was detected exiting the road on the other side. As it was not possible to identify individual bats based on their commuting/foraging calls, we matched entering and exiting using species identity and time elapsed. (Claireau et al., 2019b).



**Figure 3:** Number of bat crossing for all species in the control site and the treatment site (green bridges).



**Figure 4:** Number of bat crossing for all species depending the flight height in both the control site and the treatment site (green bridges).





## Résumé

L'évaluation environnementale stratégique (EES) représente un cadre réglementaire fondamental pour la planification et la limitation des impacts de l'aménagement du territoire sur la biodiversité à travers l'anticipation de la mise en œuvre de la séquence « Eviter-Réduire-Compenser ». Cependant, l'EES est souvent basée sur des diagnostics de biodiversité incomplets et non exhaustifs qui se limitent généralement aux espaces réglementés et d'inventaires. Il devient alors nécessaire de développer un cadre méthodologique permettant d'améliorer ces diagnostics territoriaux basés sur des observations naturalistes. C'est dans cette optique, que nous proposons une démarche méthodologique répétable et modulable pour différents territoires. Dans une première partie, nous présentons des outils de modélisation couramment utilisés pour spatialiser la biodiversité et prioriser ses enjeux et nous illustrons leurs intérêts pour la planification territoriale à travers deux cas d'études. Dans une seconde partie, nous évaluons l'adéquation de ces outils pour répondre aux besoins opérationnels de l'EES en les confrontant aux contextes socio-écologiques contrastés de trois intercommunalités. Nous évaluons l'influence de différentes sources de données libres d'accès sur la modélisation spatiale des enjeux de biodiversité ainsi que la plus-value et la faisabilité d'une approche multi-facette de la biodiversité. Nous soulignons l'importance d'évaluer les biais d'une approche « *data-driven* » de modélisation de la distribution d'espèce. Dans le cas contraire, les analyses risquent de reposer sur une communauté d'espèce peu représentative de sa composition réelle. De plus, nous révélons la nécessité d'adopter une approche intégrative prenant en compte différentes facettes de la biodiversité pour pallier les lacunes dans les diagnostics de biodiversité. Ces travaux de recherche représentent une première étape opérationnelle dans l'utilisation d'outils de modélisation spatiale, plus performants pour élaborer des diagnostics de biodiversité et adopter une approche plus systémique pour identifier des priorités de conservation.

*Mots-clés : Biodiversité multi-facette, Conservation, Données libres d'accès, Evaluation environnementale stratégique, SDM, Séquence ERC*

## Abstract

Strategic environmental assessment (SEA) is a regulatory tool for land-use planning to limit the impacts of development projects, by anticipating the implementation of the mitigation hierarchy. However, they are often based on incomplete and non-exhaustive biodiversity diagnostics, generally limited to protected areas and biodiversity inventories. To resolve this problem, this thesis develops a methodological framework that can be used to assess biodiversity stakes in contrasting areas using open-access observation data. The first part of the thesis presents the spatial models and techniques currently used to assess conservation priorities, and examines their utility for land-use planning in two case studies. The second part of the thesis examines the utility of the methodological framework as an SEA operational tool in three territories with different social-ecological contexts. The objective here was to assess the influence of different open-access data sources on the spatial modelling of biodiversity stakes and the added value and feasibility of a multi-facet biodiversity approach. This research illustrates the need to more precisely evaluate the quantity and quality of observation data to avoid making assessments bases on a species community poorly representative of the observed community. It also highlights the need to adopt an approach that integrates complementary facets of biodiversity in order to provide a more complete biodiversity diagnostics. The framework is a first operational step towards spatial modelling tools that provide a more complete biodiversity diagnostic and a more holistic approach to identify conservation priorities.

*Key words: Multi-facet biodiversity, Conservation, Open-access data, Strategic environmental assessment, SDM, Mitigation hierarchy*