



**Muséum
national
d'Histoire
naturelle**

**Muséum national d'Histoire naturelle
Service du Patrimoine Naturel
UMR7204 Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation**

Synthèse bibliographique des changements d'échelles cartographiques et des relations écologiques entre les espèces et leurs habitats

Jeanmougin Martin, Gilles Plattner, Emmanuelle Porcher, Romain Julliard,
Julien Touroult, Laurent Poncet

Première version : Décembre 2014
Deuxième version, actualisée : Aout 2015

Le Service du patrimoine naturel (SPN)
Inventorier - Gérer - Analyser - Diffuser

Au sein de la direction de la recherche, de l'expertise et de la valorisation (DIREV), le Service du patrimoine naturel développe la mission d'expertise confiée au Muséum national d'Histoire naturelle pour la connaissance et la conservation de la nature. Il a vocation à couvrir l'ensemble de la thématique biodiversité (faune/flore/habitat) et géodiversité au niveau français (terrestre, marine, métropolitaine et ultra-marine). Il est chargé de la mutualisation et de l'optimisation de la collecte, de la synthèse et la diffusion d'informations sur le patrimoine naturel.

Placé à l'interface entre la recherche scientifique et les décideurs, il travaille de façon partenariale avec l'ensemble des acteurs de la biodiversité et de la géodiversité afin de pouvoir répondre à sa mission de coordination scientifique de l'Inventaire national du Patrimoine naturel (code de l'environnement : L411-5).

Un objectif : contribuer à la conservation de la nature en mettant les meilleures connaissances à disposition et en développant l'expertise.

En savoir plus : www.mnhn.fr/spn/

Directeur : Jean-Philippe Sibley

Adjoint au directeur en charge des programmes de connaissance : Laurent Poncet

Adjoint au directeur en charge des programmes de conservation : Julien Touroult

Le Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO) – UMR7204

Le Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO) est un laboratoire de recherche au sein du Muséum national d'Histoire naturelle en co-tutelle avec l'UPMC et le CNRS. Le projet de recherche du CESCO s'est construit au sein des sciences de la conservation, par des enrichissements thématiques successifs : Espèces rares, menacées, remarquables ; Nature ordinaire ; Écologie urbaine et Socio-écosystèmes. Le CESCO coordonne également le programme de sciences participatives Vigie-Nature.

Le laboratoire est aujourd'hui composé de deux équipes de recherche : « Bases écologiques de la conservation », dont l'objectif général est de comprendre les réponses écologiques et évolutives de la biodiversité aux changements globaux, pour optimiser sa gestion et sa conservation, et de l'équipe « Socio-écosystèmes », qui s'intéresse à l'étude des systèmes socio-écologiques, ou socio-écosystèmes, ouvrant ainsi l'expertise du laboratoire dans la pratique de l'interdisciplinarité (vers une transdisciplinarité) et de la trans-sectorialité.

En savoir plus : www2.mnhn.fr/cersp/

Directeur : Romain Julliard

Equipe « Bases écologiques de la conservation » : Emmanuelle Porcher

Equipe « Socio-écosystèmes » : Anne-Caroline Prévot

Vigie-nature : vigienature.mnhn.fr/

Programme : Convention MEDDE/DIT

Coordination MNHN : Laurent Poncet poncet@mnhn.fr

Rédaction : Martin Jeanmougin jeanmougin@mnhn.fr, Gilles Plattner plattner@mnhn.fr

Contribution SPN-MNHN : Vincent Gaudillat, Pascal Dupont, Laurent Poncet, Laura Savio, Julien Touroult

Contribution CESCO-MNHN : Romain Julliard, Emmanuelle Porcher

Relecture : Alienor Jeliaskov, Vincent Gaudillat, Arnault Lalanne (MEDDE)

Référence du rapport conseillée :

Jeanmougin M., Plattner G., Porcher E., Julliard R., Touroult J. et Poncet L., 2014, Synthèse bibliographique des changements d'échelles cartographiques et des relations écologiques entre les espèces et leurs habitats, SPN-CESCO-MNHN, MEDDE, Paris, 83 p.

Crédits de la 1^{ère} de couverture : UE-SOeS, CORINE Land Cover, 2006

Contexte de la convention :

La convention signée entre la Direction des Infrastructures de Transport (DIT) au sein de la Direction générale des infrastructures, des transports et de la mer du Ministère de l'écologie, du développement durable et de l'énergie (MEDDE) et le Muséum national d'Histoire naturelle a pour but de mener des actions au titre du projet CarHAB (Cartographie des végétations de France).

Ces actions s'organisent en deux axes :

- Axe 1 : base de connaissance « Espèces/habitats »

L'enjeu de cet axe est de pouvoir valoriser les données habitats en termes de présence potentielle d'espèces et réciproquement. Ceci permettrait d'optimiser l'exploitation de la connaissance disponible et de valoriser les informations issues de CarHAB pour l'aménagement du territoire.

L'axe 1 comprend cinq actions et ce rapport s'intègre à la première, à savoir : Analyse bibliographique sur les relations écologiques entre habitats et espèces (caractères indicateurs de l'un vis-à-vis de l'autre, analyse de congruence...) : limites et pistes de mise en œuvre.

- Axe 2 : Valorisation d'une donnée en fonction des échelles d'acquisition et de restitution

L'enjeu de cet axe est de pouvoir valoriser les données habitats (CarHAB) en fonction des questions appliquées à la conservation et des échelles de restitution associées à ces questions.

L'axe 2 comprend une action et ce rapport s'y intègre également : Analyse bibliographique sur changement d'échelle de cartographie d'habitat basée sur des données de terrain : pour la restitution cartographique, pour des indicateurs biodiversité.

Table des matières :

Avant-propos	6
1. Introduction et concepts	8
1.1. Définitions.....	8
• Espèce : une définition unifiée, mais plusieurs critères de distinction des espèces	8
• De la conservation des espèces à celle de l’habitat : traits, populations, communautés.....	9
• Habitats : des définitions écologiques et des définitions opérationnelles qui ne sont pas interchangeables.....	11
• L’habitat théorique	12
• L’approche « communautés », la végétation pour caractériser les habitats naturels.	13
• L’approche « anthropocentrée », une caractérisation globale de l’habitat en lien avec la végétation	16
1.2. Les mécanismes explicatifs possibles des relations espèces-habitats.....	22
• Habitat écologique et habitat catégoriel	23
• Conditions pour la présence d'une espèce sur un site.....	25
• Variabilité des réponses selon les taxons	26
1.3. Les aspects de « surrogacy » en planification de la conservation.....	28
1.4. Echelles et habitats.....	30
• Préambule historique :	30
• La notion d’échelle	32
• Changements d’échelles :	33
• Relation entre échelle spatiale, niveau taxonomique et typologie d'habitat	36
• Le Modifiable Areal Unit Problem (MAUP)	37
• Défis d’échelles en écologie	39
1.5. Cadre bibliographique.....	40
2. Les approches méthodologiques des relations espèces-habitats.....	41
2.1. Quelles approches méthodologiques et statistiques ?	41
2.2. Les modèles d’études biologiques et de données de l’habitat	47
• Groupes taxonomiques	47
• Résultats quantitatifs sur les modèles de distribution d’espèces et la méthode IndVal pour les groupes taxonomiques	48
• Données d’habitat	51
3. Les paramètres influençant les relations espèces-habitats	55
3.1. Echelle spatiale	55
3.2. L’influence des typologies	56
3.3. Homogénéité et hétérogénéité des réponses	59

• L'influence des méthodes ? Le cas de l'avis d'expert.....	59
• Habitat catégoriel : phytosociologique vs. occupation du sol ?	60
4. Conclusion et limites :	61
4.1. Complexité des notions et influence de l'échelle spatiale	61
4.2. Pistes de recherche	62
4.3. Base de connaissance des relations espèces-habitats	63
5. Bibliographie :	65
6. Annexes :	80
7. Glossaire :	82

Pourquoi un rapport s'intéressant aux relations entre espèces et habitats ? La notion d'habitat est une notion complexe mais qui, forte de sa praticité, est devenue aujourd'hui incontournable dans les différents domaines s'intéressant à la conservation de la biodiversité, qu'ils soient politiques ou scientifiques. Depuis la directive européenne dite « Directive Habitats » et la création du réseau Natura 2000, les habitats sont au cœur des politiques de conservation. Ils sont un substitut opérationnel important à la conservation espèces-centrée. L'urgence actuelle de la conservation de la biodiversité et l'inadéquation entre les financements et les enjeux impliquent de pouvoir réaliser un suivi précis et pragmatique de la biodiversité. L'étude des habitats est ainsi un enjeu majeur. Ils permettent d'appréhender concrètement, sur le terrain, les zones à protéger en donnant une vision appliquée, concise et objective des enjeux de conservation.

Cependant, la définition des habitats, qu'elle soit théorique ou appliquée, reste très large et complexe et cela au sein même des différents acteurs de la conservation. De nombreux projets européens et nationaux tentent aujourd'hui d'harmoniser les différentes conceptions pour plus d'unicité, comme par exemple le projet européen EUNIS (European Union Nature Information System) pour la création d'une typologie hiérarchique unique des habitats à l'échelle européenne. En 2011, le gouvernement français a lancé le projet CarHAB, de cartographie des habitats naturels terrestres de la France. Il s'agit d'un projet phare de la stratégie nationale française pour la biodiversité et de la future Agence française pour la biodiversité (AFB). Le projet CarHAB vise à la création d'une cartographie exhaustive des milieux naturels et semi-naturels se basant sur une nomenclature finale phytosociologique à l'échelle 1:25000 et à l'horizon 2025. Cette cartographie devant servir ensuite comme un outil stratégique d'aménagement du territoire, pour suivre l'évolution des habitats naturels, analyser par exemple les infrastructures vertes, produire une liste rouge nationale des habitats et améliorer le réseau national d'aires protégées. Il s'agira aussi d'un outil important dans la réalisation des études d'impacts et en appui aux naturalistes dans la gestion des milieux naturels.

Cependant, ces approches opérationnelles d'étude de l'habitat restent assez éloignées des différentes conceptions complexes de l'habitat que l'on retrouve dans la littérature scientifique. D'une simple association d'espèces à large échelle à une description complexe des variables biotiques et abiotiques de la localité précise d'une espèce, la caractérisation de l'habitat varie selon les études et selon les échelles auxquelles elles sont menées. A terme, améliorer la compréhension des relations entre les habitats et les espèces pourrait permettre d'évaluer la pertinence de stratégies de conservation des espèces basées sur une approche habitat.

Il est donc aujourd'hui apparu important d'essayer de synthétiser les connaissances qui relient les espèces aux habitats décrits, en particulier, à partir de la végétation, en essayant de réunir les travaux menés dans une démarche « habitat » avec ceux issues d'une démarche « espèce ».

Le rapport s'intéressera d'abord à ces deux notions, présentant leurs complexités et leurs utilisations. Ensuite, nous verrons combien l'échelle est un facteur important dans l'étude des relations entre les espèces et les habitats.

Une analyse quantitative de la littérature scientifique a été entreprise en se focalisant sur les études des relations entre l'habitat et la distribution des espèces en milieu terrestre pour entrevoir les méthodologies et les concepts communs d'analyses qui sont utilisés dans l'étude des relations entre espèces et habitats. Les paramètres influant sur ces relations sont ensuite abordés entre les groupes d'espèces à travers une analyse de la littérature permettant d'en tirer les concepts homogènes.

1. Introduction et concepts

1.1. Définitions

- Espèce : une définition unifiée, mais plusieurs critères de distinction des espèces

La notion d'espèce fait référence en sciences biologiques et particulièrement en écologie à un niveau taxonomique. C'est même le niveau taxonomique standard de description et de représentation de la biodiversité.

De nombreuses définitions de ce concept d'espèce ont jalonné l'histoire des sciences (Cracraft, 1989; Jolly, 2014; Mallet, 2008; Queiroz, 2007; Ruse, 1969; Simpson, 1951). La définition d'Ernst Mayr (1942), basée sur un concept biologique de la notion d'espèce, fait partie des plus connues. Elle statue qu'une espèce est une population ou un ensemble de populations, dont les individus peuvent effectivement ou potentiellement se reproduire entre eux et engendrer une descendance viable et féconde, dans des conditions naturelles. On parle alors d'un critère d'interfertilité. Cette définition de la notion d'espèce laisse un concept flou car au-delà de celle-ci, on remarque que certains taxons sont désignés comme espèce à part entière alors qu'ils ne répondent pas à cette définition biologique. Par exemple, elle ne permet pas de caractériser efficacement certains groupes taxonomiques comme les plantes, des taxons asexués, rares ou encore fossiles.

Ainsi, d'autres concepts ont émergés, en particulier ceux basés sur l'étude de l'ADN qui s'intéressent à comparer les génotypes des espèces pour les différencier plutôt que simplement l'utilisation de leurs caractères phénotypiques, c'est-à-dire des caractères morphologiques directement visibles. Les différents concepts se recoupent généralement entre eux mais on peut par exemple avoir des cas où des phénotypes sont très différents alors que l'étude des génotypes montre de grandes similarités et inversement (Pfennig *et al.*, 2010).

Une composante écologique a également été introduite dans la définition de Mayr via la théorie de la niche (Elton, 1927; Hutchinson, 1957; Mayr, 1963) qui propose de s'intéresser aux espèces selon leurs exigences écologiques, c'est-à-dire à l'ensemble des conditions permettant à une population d'être viable. On peut ainsi décrire des espèces en fonction de leur niche et dans une approche de taxonomie intégrative, considérer des espèces ayant des niches écologiques différentes comme deux espèces distinctives.

Un consensus semble aujourd'hui se former autour d'une définition plus évolutive prenant en compte l'histoire évolutive des espèces par l'étude des lignées (Jolly, 2014; Mallet, 1995; Queiroz, 2005, 1998). Une espèce est ainsi définie comme un ensemble d'individus ou de populations ayant une histoire évolutive indépendante des autres groupes similaires. Cependant, il reste à définir les critères qui permettent de ségréger concrètement les unités évolutives indépendantes : interfertilité, divergence moléculaire, caractères morphologiques, niche écologique, biogéographie, etc. Le débat est encore aujourd'hui important au sein de la communauté scientifique autour de cette notion d'espèce et surtout autour des critères

applicables en pratique (Hey *et al.*, 2003; Queiroz, 2007). La taxonomie intégrative utilise d'ailleurs un ensemble de ces critères pour réviser la phylogénie des taxons.

Dans le cadre de ce rapport, une notion opérationnelle de l'espèce est indispensable. La complexité scientifique de la notion n'empêche pas de l'utiliser comme taxon de base de description de la biodiversité. Ainsi, **la désignation d'espèce se basera ici sur les référentiels qui existent aujourd'hui** au niveau mondial (Global Species Database (GSD)) et national (TAXREF ; Gargominy *et al.*, 2013) et qui permettent d'harmoniser au mieux la désignation des espèces. C'est sur ce type de référentiel que se basent les documents généraux et les publications scientifiques telles que les listes rouges d'espèces (IUCN, 2001; Rodrigues *et al.*, 2006; Stuart *et al.*, 2010) qui font référence dans le domaine de la biologie de la conservation. Ainsi, nous utiliserons tout au long de ce rapport une approche opérationnelle de la notion d'espèce et laisserons ce débat scientifique de côté.

- De la conservation des espèces à celle de l'habitat : traits, populations, communautés...

La relation entre les espèces et leurs habitats peut s'aborder à différents niveaux taxonomiques. Par exemple, on peut décrire la relation observée entre l'habitat et la présence ou l'abondance d'une espèce mais aussi s'intéresser à des cortèges d'espèces, des populations ou à la richesse spécifique de manière plus générale.

Que ce soit pour le public, les politiques ou les scientifiques, dans la pratique, la conservation de la biodiversité est concentrée sur la conservation des espèces (Mace, 2004). La description se fait majoritairement par des indices taxonomiques, qui se réfèrent à un décompte des espèces (on parle alors de richesse spécifique) avec parfois une composante d'abondance de ces espèces. Néanmoins, dans la majorité des cas et peut-être à tort, seule la présence/absence des espèces est utilisée principalement, car elle est plus simple à obtenir et à manipuler. L'espèce est ainsi le niveau privilégié d'étude de la biodiversité mais il n'est pas le seul. De plus en plus d'études tendent à s'affranchir de l'espèce et s'intéressent à décrire la biodiversité selon les traits communs entre espèces dans le but d'avoir une approche fonctionnelle de celle-ci (Ackerly and Cornwell, 2007). Par exemple, les capacités de dispersions des espèces sont un trait intéressant (Ozinga *et al.*, 2009). Elles sont parfois un proxy commun à différentes espèces et permettent de décrire un paysage avec une approche multi-spécifique en s'intéressant à la fonctionnalité globale du paysage pour le déplacement d'ensembles d'espèces, plutôt qu'à une espèce en particulier. Ces approches par les traits des espèces sont performantes mais impossibles à mettre en œuvre sans une bonne connaissance préalable des espèces prises individuellement, ce qui demande du temps et des études onéreuses.

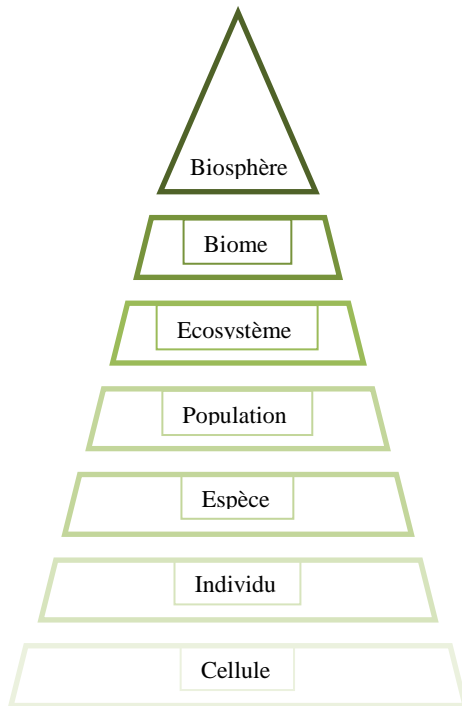


Figure 1 : Représentation simplifiée de la structure emboîtée du vivant. Les habitats se situent entre les populations et les écosystèmes, au niveau des communautés d'espèces qui composent un écosystème.

Les individus d'une même espèce, qui occupent la même localité géographique, forment des populations. Le vivant présente une structure emboîtée, dans laquelle ces populations sont l'échelon inférieur du niveau « espèce » (Figure 1). Ainsi, des populations de différentes espèces peuvent vivre en interaction dans une même localité géographique. Ces interactions, sur lesquelles repose le fonctionnement de l'écosystème, sont organisées par exemple en réseaux trophiques ou réseaux de pollinisations. Les interactions entre espèces peuvent aussi se traduire en assemblages spécifiques selon les conditions abiotiques (physiques). Ainsi, on peut observer des espèces qui se retrouvent ensemble de manière récurrente permettant de faire des inférences sur la présence d'une espèce à partir de celle d'une autre.

En résumé,

A partir des multiples définitions historiques de l'espèce, un consensus scientifique émerge avec la définition basée sur l'histoire évolutive des espèces par l'étude des lignées. Reste pour les scientifiques à déterminer les mécanismes sous-jacents à cette définition.

L'espèce reste le taxon de base de description de la biodiversité et celui sur lequel s'appuient la plupart des politiques de conservation. Depuis une dizaine d'année, des réflexions s'opèrent chez les différents acteurs de la conservation pour compléter cette approche espèce-centrée en s'intéressant par exemple aux habitats ou aux traits communs entre espèces.

Les relations entre les espèces et leurs habitats peuvent ainsi varier en fonction des définitions de l'espèce mais aussi en fonction du niveau taxonomique auquel on s'intéresse.

- Habitats : des définitions écologiques et des définitions opérationnelles qui ne sont pas interchangeables

La notion d'habitat est, comme la notion d'espèce, complexe dans sa définition (Boullet, 2003). C'est un terme extrêmement courant aujourd'hui dans le langage scientifique ou technique. La Directive Européenne 92/43/CEE (European Commission, 1992), dite « Directive Habitats » a particulièrement popularisé ce terme auprès des acteurs des politiques de la conservation de la biodiversité. Cette directive a entraîné au sein de l'Union Européenne (UE) la création du réseau Natura 2000, l'un des plus grands et importants réseaux de conservation au monde (Lockwood, 2006), avec pour but la conservation des habitats naturels, de la faune et de la flore sauvages. En écologie scientifique, le terme « habitat » est ancien cependant (Carpenter, 1956; Yapp, 1922) mais tout aussi flou et il n'a reçu que peu d'attention sémantique du fait de sa grande complexité.

Certains auteurs ont tout de même relevé le défi et ils ont tous, au minimum, pointé ce flou qui entoure le concept d'habitat et les confusions que cela engendre (Block and Brennan, 1993; Gaillard *et al.*, 2010; Udvardy, 1959). Tous ont également plaidé pour qu'une rationalisation des différentes définitions existantes soit entreprise (Davis, 1960; Hall *et al.*, 1997) ou encore appelé à une redéfinition du concept basé sur des approches différentes (Dennis *et al.*, 2014, 2003). Le concept d'habitat reste ainsi l'un des paradigmes de l'écologie scientifique le plus fondamental mais aussi le moins discuté et le moins remis en question. Elton (1966) écrivait d'ailleurs à ce propos « *Definitions of habitats, or rather lack of it, is one of the chief blind spots in Zoology* ». Conserver une définition imprécise pour un concept aussi basique ne peut qu'apporter des discussions et conclusions ambiguës et des problèmes au sein des pratiques de conservation (Dennis *et al.*, 2014; Mitchell, 2005). Dès 1991, Peters soutient qu'il faut opérationnaliser les concepts en écologie et cela en passant par une meilleure définition, en particulier de l'habitat. La même année, Murphy et Noon (1991), montrent par exemple que les termes « habitat » et « critique » n'ont jamais été défini précisément et indépendamment, ce qui a engendré des difficultés dans la détermination de ce qu'était un « habitat critique » pour la réalisation des listes d'espèces protégées (voir aussi Camaclang *et al.* (2014)). On retrouve ces mêmes problématiques aujourd'hui dans la récente réflexion sur la liste rouge des écosystèmes de l'IUCN où Boitani *et al.* (2014) questionnent les définitions d' « écosystème » et d' « effondrement » par rapport aux travaux de Keith *et al.* (2013) qui présentent l'effondrement des écosystèmes comme une analogie aux extinctions des espèces incluses dans la liste rouge des espèces de l'IUCN. La méthodologie proposée par Keith *et al.* (2013) a été définitivement adoptée par l'IUCN en 2014 comme « norme mondiale officielle pour l'évaluation du risque pour les écosystèmes ». Depuis 2013, des exercices d'application de cette méthodologie sont mis en place en France, en particulier sur les habitats forestiers (voir le récent bilan de l'IUCN, 2014). On observe bien dans ces derniers travaux relatifs à une liste rouge des écosystèmes que la synonymie avec les habitats est largement utilisée, la méthodologie se basant par exemple sur une typologie d'habitats (EUNIS).

Le débat autour de l'importance de la définition des notions d'habitats reste étonnamment restreint en écologie. Il existe assez peu de citations et donc peu d'émulations scientifiques

autour des travaux sur ces questions. Par exemple, les travaux de Hall *et al.* (1997) appelant à standardiser le concept d'habitat sont cités 219 fois (soit 13 citations par an environ) alors que les travaux de Guisan et Zimmermann (2000) synthétisant les recherches pré-2000 sur les modèles d'habitats sont cités 2419 fois (soit 173 citations par an environ). Le papier d'opinion de Mitchell (2005), qui appelle au débat sur le concept d'habitat, est cité seulement 27 fois et n'a jamais réussi à engendrer une remise à plat du concept. L'article fondateur de Southwood (1977) est lui un pilier important de l'écologie ; il est cité de nombreuses fois dans la littérature mais reste théorique, en lien avec des approches évolutives, qui ne sont pas axées sur la conservation.

- L'habitat théorique

De nombreuses définitions théoriques de l'habitat existent (e.g. Calow, 1999; Odum, 1963; Whittaker *et al.*, 1973) mais elles sont difficilement utilisables dans les domaines appliqués et opérationnels pour l'amélioration des politiques de conservation (Hall *et al.*, 1997; Mitchell, 2005).

Pourtant, il existe quelques idées maîtresses permettant d'appréhender cet habitat théorique :

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

Du point de vue de l'espèce, l'habitat correspond à la localité où celle-ci se développe, incluant notamment les conditions environnementales nécessaires à sa survie, sa croissance et sa reproduction. Cependant, cette simple description peut sembler facile à utiliser pour des espèces fixes (comme les plantes) mais devient nettement plus complexe à appliquer pour des espèces mobiles, migratrices ou qui ont des cycles de vies dans plusieurs localités. Par exemple, certains insectes ont besoin de différentes localités avec des conditions environnementales différentes pour le développement larvaire, la maturation et le nourrissage. L'habitat peut donc se voir comme un tout du point de vue d'une espèce alors qu'il représentera différents habitats pour une autre espèce. Cette caractérisation de l'habitat peut aussi changer en fonction de l'échelle. Par exemple, à large échelle, toutes les espèces peuvent être localisées dans une forêt sans distinction et dites forestières alors qu'à une échelle d'analyse plus fine, on peut séparer des espèces vivant en sous-bois, des espèces vivant dans la canopée ou dans des zones humides au sein des forêts.

Il existe donc un lien extrêmement fort entre la caractérisation de ce qu'est un habitat et la notion d'échelle (voir partie 1.4.). L'importance de l'échelle d'étude (spatiale et temporelle) est soulignée depuis de longues années par les chercheurs en écologie (Chase, 2014; Morrison *et al.*, 2006; Wiens, 1989). Il semble aujourd'hui primordial de toujours présenter l'échelle de description des habitats (échelle typologique) et d'éviter les extrapolations de résultats au-delà de ces échelles d'études.

Aujourd'hui, les **idées maîtresses de la notion d'habitat** se retrouvent principalement dans trois approches permettant leur caractérisation :

- **approche « espèce-centrée »** : en lien avec la niche écologique – habitats d'espèces ;
 - **approche « communauté-centrée »** : en lien avec la végétation dans le cadre de la phytosociologie – habitat « naturels » ;
 - **approche « anthropocentrée »** : en lien avec les modes d'usages des sols – grands milieux.
-
- L'approche « espèce-centrée » : le sens écologique de l'habitat

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

L'utilisation de cette approche « espèce-centrée » s'explique facilement. L'accès à des données d'habitats catégoriel (voir partie 1.2) n'est pas toujours possible ou peu pertinent dans les études scientifiques selon les questions posées. Ainsi, l'habitat est assez largement décrit comme un ensemble de variables, soit relevées sur le terrain en même temps que les relevés des espèces, soit rassemblées à partir de mesures à large échelle. L'habitat peut ainsi être variablement décrit au niveau local comme une matrice complexe de variables. Cette matrice est pertinente principalement pour l'étude dans laquelle elle est utilisée ou plus globalement comme une formalisation simple de la niche écologique des espèces (en lien avec la définition de Hutchinson (1957) de la niche écologique).

- L'approche « communautés », la végétation pour caractériser les habitats naturels

En milieu terrestre, l'approche « communautés » se base sur les principes de la phytosociologie, qui vise à caractériser les assemblages d'espèces homogènes (groupements végétaux, notamment les associations végétales) pour *in fine* décrire les habitats naturels. Cette méthode trouve ses racines principalement en Europe de l'ouest (Chytrý *et al.*, 2011). Les premiers travaux s'intéressant aux associations d'espèces végétales remontent au début du XX^{ème} siècle (Braun-Blanquet, 1928; Flahault and Schröter, 1910) jusqu'aux prémices de l'écologie en générale (Guinochet, 1973).

Depuis une quarantaine d'années, d'autres méthodes phytosociologiques se sont développées et en particulier les approches dites symphytosociologiques (ou phytosociologie paysagère ; Anseau and Grandtner, 1990; Géhu, 2004; Meddour, 2011). Ces approches permettent de décrire le paysage végétal sur une base phytosociologique mais à l'échelle du paysage, permettant *in fine* d'avoir une description des habitats naturels à cette échelle. Cela nécessite cependant une connaissance précise de tous les groupements végétaux du paysage considéré. C'est donc une approche permettant d'étendre spatialement l'approche communauté (phytosociologique) par des regroupements plus cohérents à large échelle (voir Chalumeau et Bioret (2013) pour une synthèse bibliographique récente).

La notion de micro-habitat relève également de ce concept en faisant le lien entre une structure de petite taille (par exemple une cavité) et une communauté d'espèces, souvent animale, qui lui est associée.

Encadré 1 : Quelques exemples de définitions techniques et opérationnelles dans les législations

Dans différentes législations, des définitions existent comme par exemple dans le contexte de la directive Habitats Faune Flore où les « habitats naturels » sont définis par Rameau (2001) comme « *un espace homogène par ses conditions écologiques (compartiment stationnel avec ses conditions climatiques, son sol et matériau parental et leurs propriétés physico-chimiques), par sa végétation (herbacée, arbustive et arborescente), hébergeant une certaine faune, avec des espèces ayant tout ou partie de leurs diverses activités vitales sur cet espace. Un habitat ne se réduit pas à la seule végétation. Mais celle-ci, par son caractère intégrateur (synthétisant les conditions de milieu et de fonctionnement du système) est considérée comme un bon indicateur et permet donc de déterminer l'habitat (par les unités de végétation du système phytosociologique) ».*

La définition d'habitat ici s'approche d'une définition d'écosystème puisque la définition englobe une biocénose et un biotope. On retrouve cette synonymie mais dans l'autre sens au sein des derniers documents s'intéressant à la liste rouge des écosystèmes de l'IUCN (IUCN, 2014). Le programme CORINE Biotopes s'appuie aussi sur cette définition dans le sens où l'objectif était de produire un standard européen de description hiérarchisée des milieux naturels (ou en fait "habitats" au sens de la directive communautaire "Habitats-Faune-Flore").

Même si la classification EUNIS reste distincte de celle des habitats de l'Annexe I de la Directive « Habitats, Faune, Flore », elle fournit une définition dans la même ligne d'idée : « *plant and animal communities as the characterising elements of the biotic environment, together with abiotic factors (soil, climate, water availability and quality, and others), operating together at a particular scale* » (Moss, 2008).

La gestion des espaces naturels en Europe s'appuie principalement sur les référentiels d'habitats basés sur les résultats d'études phytosociologiques (Blasi *et al.*, 2005; Bredenkamp *et al.*, 1998; Chytrý *et al.*, 2011; Rekdal and Bryn, 2010). La catégorisation des habitats sur

une base phytosociologique à l'échelle européenne a commencé avec le référentiel CORINE biotope (Coordination of Information on the Environment, Devillers *et al.*, 1991) pour aujourd'hui s'harmoniser au sein du programme EUNIS (European Union Nature Information System; Davies *et al.*, 2004; Moss, 2005), qui s'appuie largement sur CORINE Biotopes. Ces deux typologies sont dites hiérarchiques dans le sens où l'on progresse dans la typologie en partant du niveau le plus élevé, qui représente les grandes formations végétales présentes sur le sol européen vers des types d'habitats de plus en plus précis jusqu'à aboutir au code de l'habitat que l'on observe (jusqu'à 8 niveaux de précision pour EUNIS par exemple, voir encadré 2). Les habitats ainsi décrits sont aujourd'hui devenus l'un des piliers des politiques européennes de conservation de la nature (Bunce *et al.*, 2013b). Leur caractère potentiellement intégrateur de la présence des espèces pourrait permettre de les utiliser de manière pertinente pour surmonter l'obstacle que représente l'étude des espèces seules.

Encadré 2 EUNIS : une classification hiérarchique des habitats, un exemple avec les forêts

La classification EUNIS comprend 10 classes principales qui correspondent à de grands types de milieux comme les Habitats marins, les Habitats agricoles, les Prairies, etc. Pour plus d'informations, voir la traduction française du document européen (Louvel *et al.*, 2013a). Nous donnons ici un exemple avec les forêts pour mieux comprendre la formation hiérarchique de cette classification :

G. Boisements, forêts et autres habitats boisés

G1. Forêts de feuillus caducifoliés

G1.7. Forêts caducifoliées thermophiles

G1.71. Chênaies à *Quercus pubescens* occidentales et communautés apparentées

G1.711 Chênaies à *Quercus pubescens* occidentales

G1.7112 Chênaies à *Quercus pubescens* septentrionales

La classification EUNIS peut ainsi avoir jusqu'à sept niveaux inférieurs selon les types de milieux. On compte au total 5282 unités typologiques différentes dans la classification.

Cette approche de la description des habitats est critiquée par certains auteurs à cause du raccourci qu'elle engendre entre « habitat » et « association végétale » ou « type de végétation ». Hall *et al.* (1997) soulignent clairement dans son article que les associations végétales et les habitats ne sont pas synonymes (voir encadré 3). En particulier, d'après son analyse, le terme « type d'habitat » est le plus incorrectement utilisé et est à 94% décrit à partir des associations végétales. Udvardy (1959) s'intéressant au terme « biotope » et constatant qu'il est utilisé comme synonyme de « habitat », propose qu'il soit réservé à la description des communautés d'espèces et pourrait donc être applicable pour définir les communautés végétales comme elles le sont d'ailleurs en partie dans la phytosociologie. Il précise qu'une espèce a un habitat mais ne peut pas avoir de biotope. Le biotope abritant

plutôt les communautés biotiques. De plus, Evans (2006) indique que la majorité des types d'habitats de la Directive « Habitats » européenne sont définis à partir de communautés végétales et il reconnaît d'ailleurs que ces types d'habitats sont plus correctement définissables comme des biotopes ou des complexes de biotopes. Cependant, en français, le terme biotope n'a pas la même signification qu'en anglais. Il est en effet classiquement utilisé pour désigner la composante abiotique (sol, climat, etc.) d'un écosystème en complément de la composante biotique appelée la biocénose. Il ne nous semble alors pas cohérent de l'utiliser pour désigner les habitats des communautés d'espèces (Boullet, 2003). **La notion d'écosystème introduite par Tansley (1935) rejoint ainsi la notion d'habitat dans sa forme communautés mais l'écosystème privilégie les aspects interrelationnels et les interactions entre individus et milieux. Cette dimension fonctionnelle est évidemment un trait distinctif important vis-à-vis de notions descriptives de l'habitat.** Les relations entre les espèces et l'écosystème auquel elles sont rattachées est un autre champ d'investigation qu'il conviendrait de développer de manière plus approfondie mais qui n'est pas l'objet principal de ce rapport. En effet, les dimensions fonctionnelles de ces interactions en font un atout pour caractériser d'autres types de problématiques importantes en conservation en lien avec les questions touchant aux services écosystémiques et donc à la compensation fonctionnelle (Kremen, 2005). Cependant, aujourd'hui, des problématiques similaires à celles sur les relations entre les espèces et leurs habitats se posent concernant l'opérationnalité des services écosystémiques, en particulier en lien avec la sémantique des termes, la complexité typologiques des services écosystémiques et les jeux d'échelles spatiales (Koschke *et al.*, 2014).

- L'approche « anthropocentrée », une caractérisation globale de l'habitat en lien avec la végétation

L'approche « anthropocentrée » définit les habitats par l'usage des sols, souvent à l'échelle du paysage. Cependant, dans cette définition, on ne parle pas explicitement d'habitats mais bien de mode d'occupation du sol (« landuse »). Dans cette approche, la distinction sémantique est plus marquée. A partir de cartographie de modes d'occupation du sol (MOS) (Zonneveld, 1989), les acteurs de la conservation (scientifiques, gestionnaires, etc.) cherchent à regrouper des zones homogènes (par exemple : Forêts, Prairies, Paysage ouvert, etc.). Ces classes de mode d'occupation ou d'usage du sol sont cohérentes à l'échelle du paysage et sont souvent définies pour une étude en particulier en justifiant les regroupements selon le modèle d'étude, la question posée ou les données disponibles. L'utilisation de ce type de données comme substitut de données d'habitats plus cohérentes se justifie aujourd'hui avec le besoin de données d'habitat à large échelle (nationale, continentale ou mondiale), qui ne sont tout simplement pas disponibles dans les deux autres approches.

Encadré 3 L’habitat n’est pas une association végétale : L’article de Hall *et al.* (1997), un plaidoyer pour une terminologie standard

Dans cet article, Hall et ses co-auteurs s’intéressent au concept d’habitat dans la littérature. Ils passent ainsi en revue les utilisations et les définitions des termes relatifs à l’habitat. Ils montrent une utilisation peu constante des définitions et notent une confusion entre l’habitat et les associations végétales dans 89% des cas.

En effet, selon leur définition de l’habitat, les associations végétales ne suffisent pas à les décrire. Ils prônent une définition de l’habitat fondée sur les ressources et les conditions environnementales, qui permettent l’occupation d’une zone par un organisme donné (en termes de survie et de reproduction). Ainsi, l’habitat est spécifique à un organisme et se rapporte à la présence d’une espèce, d’une population ou d’individus dans une zone ayant ses propres caractéristiques physiques et biologiques. On se rapproche donc de la définition d’un écosystème avec la présence d’un compartiment abiotique, physique dénommé le biotope et un compartiment biotique dénommé la biocénose. Pour les auteurs, cette définition de l’habitat intègre plus que la végétation, c’est la somme des ressources spécifiques qui sont nécessaires à un organisme pour survivre. On est donc très proche également de la définition espèce-centrée de l’habitat théorique retenue dans ce rapport.

Les auteurs proposent donc que les types d’habitats, basés sur la végétation, ne soient pas utilisés pour discuter des relations espèces-habitats. Selon eux, il faut utiliser des termes comme « type de végétation » ou « association végétale » quand des auteurs réfèrent à l’utilisation par des animaux de la végétation.

L’article conclut en mettant en garde les scientifiques face à cette dérive sémantique : « *If we cannot operationalize our concepts and theories, and use habitat terms consistently, then we cannot blame lawyers, the media, and the public for being confused by our ambiguities.* »

Différents outils existent pour cartographier les modes d’occupation du sol (Ichter *et al.*, 2014). Certaines cartographies sont ainsi basées sur des analyses de photo-interprétation à partir d’orthophotographies aériennes (par exemple la base de données BD ORTHO de l’IGN (2012)). Des études de terrain sont menées conjointement pour valider les photo-interprétations du mode d’occupation du sol. Les cartographies du MOS résultantes ont une typologie très différente de celles basées sur les approches par l’étude de la végétation mais ces typologies sont aussi hiérarchiques avec des emboîtements de catégories (voir Figure 2, l’exemple du MOS de l’IAURIF (2012)). Certaines classes hautes de la typologie, correspondant à des grands milieux ou grands écosystèmes, sont communes aux deux approches (par exemple : forêts, prairies, landes, etc.). A une échelle européenne, une base de données du MOS existe dans le cadre du programme Corine de l’Agence Européenne de l’Environnement. Il s’agit de la base de données géographique Corine Land Cover, dite CLC

(2006). Cette cartographie a mis en place un modèle de typologie par emboîtement hiérarchique des catégories sur lequel fonctionne aujourd’hui le MOS de l’IAURIF (Figure 2).

IAU INSTITUT D'AMÉNAGEMENT ET D'URBANISME ÎLE-DE-FRANCE

Nomenclature du mode d'occupation des sols - Mos

11 postes	24 postes	47 postes	81 postes
1 Forêts	1 Forêts	1 Bois ou forêts 2 Coupes ou clairières en forêts 3 Peupleraies	1 Bois ou forêts 2 Coupes ou clairières en forêts 3 Peupleraies
2 Milieux semi-naturels	2 Milieux semi-naturels	4 Milieux semi-naturels	4 Espaces ouverts à végétation arbustive ou herbacée 5 Berges
3 Espaces agricoles	3 Grandes cultures 4 Autres cultures	5 Terres labourées 6 Prairies 7 Vergers, pépinières 8 Maraîchage, horticulture 9 Cultures intensives sous serres	6 Terres labourées 7 Prairies 8 Vergers, pépinières 9 Maraîchage, horticulture 10 Cultures intensives sous serres
4 Eau	5 Eau	10 Eau	11 Eau fermée (étangs, lacs...) 12 Cours d'eau
5 Espaces ouverts artificialisés	6 Espaces verts urbains	11 Parcs ou jardins 12 Jardins familiaux 13 Jardins de l'habitat	13 Parcs ou jardins 14 Jardins familiaux 15 Jardins de l'habitat individuel 16 Jardins de l'habitat rural 17 Jardins de l'habitat continu bas

Figure 2 : Aperçu de la nomenclature du mode d'occupation des sols (MOS) avec différents détails de typologie emboîtée. La nomenclature part de 11 classes qui comprennent de grands ensembles et termine à 81 classes différentes avec plus de détails.

Un autre type d’outil passe par l’analyse de données d’images satellitaires (télédétection) et permet de s’intéresser à des échelles encore plus larges (Blaschke, 2010; Horning, 2010; Kerr and Ostrovsky, 2003; Pettorelli *et al.*, 2014a; Recio *et al.*, 2013). A partir de données satellitaires, les analyses permettent de regrouper des zones homogènes selon différentes variables. Par exemple, la réponse spectrale de la végétation permet aujourd’hui de caractériser des zones homogènes qui sont regroupées et reliées à des définitions d’habitats, produisant ainsi une nouvelle typologie associée à l’outil et à une carte. Un analyse et une application de ces travaux est en cours dans le cadre de CarHAB pour la constitution du fond blanc. Ces outils de télédétection sont particulièrement mis en avant aujourd’hui pour l’obtention de données d’habitat à large échelle (Pereira *et al.*, 2013; Tuanmu and Jetz, 2014), par exemple dans les projets MODIS Global Land Cover (Friedl *et al.*, 2002), GlobCover (Arino *et al.*, 2008) et DISCover (Loveland and Belward, 1997). Cependant, l’exploitation des données de télédétection reste difficile pour les acteurs de la conservation, surtout d’un point de vue technique, principalement du fait d’un manque de dialogue avec la communauté scientifique de la télédétection, quand bien même ces données pourraient améliorer les suivis de la biodiversité et les cartographies d’habitats (Corbane *et al.*, 2014; Vanden Borre *et al.*, 2011).

La phytosociologie de terrain et les données issues de la télédétection (images satellites ou orthophotographies aériennes) sont utilisés pour réaliser des cartographies d'habitats. Ces trois sources d'information se basent sur la végétation à divers niveaux de précision, seule l'approche phytosociologique prenant en compte directement la composition en espèces. Ceci pose très souvent un problème d'indépendance des données lorsque l'on veut analyser les relations entre les espèces végétales et l'habitat puisque l'habitat est lui-même décrit en fonction de la végétation. Les types habitats sont décrits dans tous les cas de manière hiérarchique. Comme nous le verrons par la suite, ces différentes typologies sont utilisées dans la littérature de manière indépendante et rarement combinées ou confrontées entre elles.

Du fait qu'il existe un grand nombre de méthodes pour caractériser les habitats, mais aussi une variété d'objectifs et de contextes de travail, on retrouve de nombreuses typologies différentes. Les récents travaux du Service du Patrimoine Naturel (Gaudillat, 2014; Gaudillat et Louvel, 2013; Louvel *et al.*, 2013b; Michez *et al.*, 2012) ont mis en lumière cette diversité avec plus de 24 000 types d'habitats ou de végétation dénombrés au sein de 14 typologies différentes. La base de données HABREF recense ces classifications d'habitats ou de végétations et leurs correspondances. A l'image de TAXREF, elle permettra la mise en place d'un référentiel national sur les classifications des habitats et des végétations prenant en compte les correspondances entre les typologies et les synonymies. A termes, des espèces indicatrices d'habitats ou de végétations seront mises en lien avec la base de données TAXREF, permettant d'entrevoir une approche opérationnelle du lien « espèces-habitats ».

En résumé,

La notion d'habitat est complexe, polysémique et reste confuse au sein de la littérature, notamment car elle a reçu peu d'attention de la part des scientifiques. Trois approches semblent ressortir aujourd'hui pour définir cette notion :

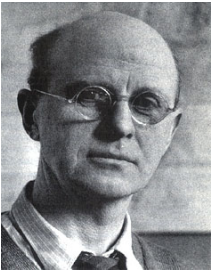
- *approche « espèce-centrée » : en lien avec la niche écologique,*
- *approche « communauté-centrée » : en lien généralement avec la phytosociologie, proche d'une notion d'écosystème prise sous un angle descriptif,*
- *approche « anthropocentrée » : en lien avec les modes d'occupation des sols.*

L'intensification de l'utilisation du terme habitat dans les politiques publiques (Directive Habitats, 1992; Cahiers d'habitats, 2001-2005; Lawton et al., 2010), au sens d'un écosystème caractérisé par les unités de végétation a généralisé l'approche phytosociologique pour représenter l'habitat. L'utilisation de cette méthode s'est imposée principalement du fait de l'obligation juridique européenne faite aux états membres de cartographier et d'évaluer les habitats défini par leur communauté végétale (Annexe I de la directive Habitats). Il ne s'agit cependant pas de la seule méthode permettant de caractériser les habitats, d'autres classifications, basées sur des données de télédétection ou des photos aériennes, existent. De nombreux auteurs ont tenté depuis longtemps de formaliser plus clairement le concept théorique d'habitat dans le but d'éviter les ambiguïtés qui pourraient apparaître entre toutes ces classifications et nuire aux objectifs de conservation. Cependant, aucune remise à plat n'a permis à un consensus scientifique de s'installer durablement sur la notion d'habitat.

Malgré la complexité de la notion et les nombreuses critiques qui l'entourent, le but de ce rapport n'est pas de réformer l'utilisation du terme « habitat », que ce soit dans les documents techniques ou dans le domaine de la recherche. Mais cela permet d'alerter le lecteur sur l'importance de bien le définir sous peine d'amener de la confusion dans les messages et les actions cruciales qui sont dès à présent nécessaires pour la conservation de la biodiversité. L'utilisation traditionnelle du terme habitat, en fait sans réelle définition mais que tout le monde s'accorde à comprendre, a clairement ses avantages pour, par exemple, simplifier la communication (jusqu'à une certaine limite) et faire adhérer à un concept mais aussi et surtout, c'est un terme qui reste important, pour la conservation des espèces de par la Directive Habitats européenne (Maes et al., 2013).

Enfin, même si les associations végétales ne peuvent pas être assimilées aux habitats des espèces dans le cas général (voir encadré 3), il peut exister des corrélations entre associations végétales et présence d'espèces pour plusieurs raisons, qui sont détaillées dans la suite de ce rapport. De telles corrélations peuvent être exploitées pour des outils pratiques de caractérisation, d'évaluation ou de gestion intégrée de la biodiversité.

Encadré 4 L'habitat, un concept au sein de l'histoire des sciences : L'exemple des travaux de Charles S. Elton



© Blackwell Publishing

Charles Sutherland Elton est un écologue et zoologiste britannique né en 1900, qui a marqué l'histoire de l'écologie scientifique par ses travaux. Dans son livre « *The pattern of animal communities* » en 1966, il s'intéresse à la problématique de la classification des habitats (p. 62).

Dans son introduction, il considère la classification et même la définition d'habitat comme un problème très complexe et de première importance. La multiplication des types d'habitats mis en lumière dans ses travaux et leurs mises en perspectives avec la grande diversité d'espèces, qui existe, lui semble engendrer une grande complexité avec laquelle il faut travailler.

Il présente alors les méthodes des scientifiques pour traiter ce problème de la complexité des habitats. Le plus communément, ils l'ignorent simplement. Elton écrira ainsi “*Definitions of habitats, or rather lack of it, is one of the chief blind spots in Zoology.*” Il avertit d'ailleurs qu'une telle ignorance pourrait amener à des erreurs de jugements.

Deuxièmement, il avance qu'il y a la conviction chez certains écologues que ces questions pourraient être laissées aux géographes. Cependant, il réfute largement cette idée en précisant que la géographie s'intéresse à des classifications larges, principalement au rapport de l'homme au paysage et qu'il ne s'agit pas de la discipline adéquate pour caractériser les habitats des espèces (qui peuvent être très petits ou particuliers. Il prend l'exemple des parasites).

Enfin, il soulève le fait qu'à travers l'étude des associations végétales (donc la phytosociologie), les botanistes auraient déjà réalisé une partie du travail de la classification des habitats. En particulier du fait que les plantes sont à la base des chaînes alimentaires et qu'elles structurent l'habitat à travers les successions (symphytosociologie). Cependant, tout en n'omettant pas l'importance de la végétation, il rejette cette approche en arguant que ces classifications sont difficilement applicables, en particulier dans l'étude des habitats des animaux.

Il est frappant de constater combien ces écrits de 1966 sont en adéquation avec les questions et les problématiques que l'on se pose toujours aujourd'hui et qui sont soulevées dans ce rapport. Entre l'ignorance, parfois délibérée, de la complexité du concept d'habitat et les questions autour des aspects phytosociologiques de la caractérisation des habitats qui perdurent encore, Charles Sutherland Elton avait bien compris l'importance de la complexité de cette notion. Malheureusement, trop peu de réflexions sur ces problématiques ont été entreprises depuis ces travaux fondateurs.

1.2. Les mécanismes explicatifs possibles des relations « espèces-habitats »

L'écologie scientifique s'est depuis longtemps intéressée aux relations entre les espèces et les habitats. On a assisté au cours du XX^{ème} siècle à un essor de ces études, qui montre le réel intérêt des naturalistes et des scientifiques pour ces questions (Figure 3). En effet, aux Etats-Unis, l'étude de la « wildlife » a été largement soutenue par les sociétés savantes (par exemple la Wildlife Conservation Society) et les politiques. Ce courant naturaliste, s'intéressant explicitement à la faune, a entrepris des études spécifiques sur les relations entre les habitats (au sens d'habitat « espèce-centrée ») et la « wildlife », qui forme un champ à part entière de l'écologie nord-américaine (Morrison *et al.*, 2006). La littérature grise et la littérature scientifique se sont intéressées à ces questions à travers notamment les « wildlife-habitat-relationships models » (Block *et al.*, 1994). En Europe, cette notion de « wildlife » n'était pas utilisée mais les relations « espèces-habitats » ont été largement abordées en particulier dans les écoles de la phytosociologie. La phytosociologie vise en effet à caractériser les assemblages d'espèces végétales et à les relier aux caractéristiques abiotiques, contribuant ainsi à définir des habitats. La détermination d'espèces diagnostic des communautés végétales et donc permettant de caractériser un habitat est toujours un sujet actif de recherche aujourd'hui en science végétale (Bruehlheide, 2000; Cáceres *et al.*, 2008; Chytrý *et al.*, 2002; Willner *et al.*, 2009).

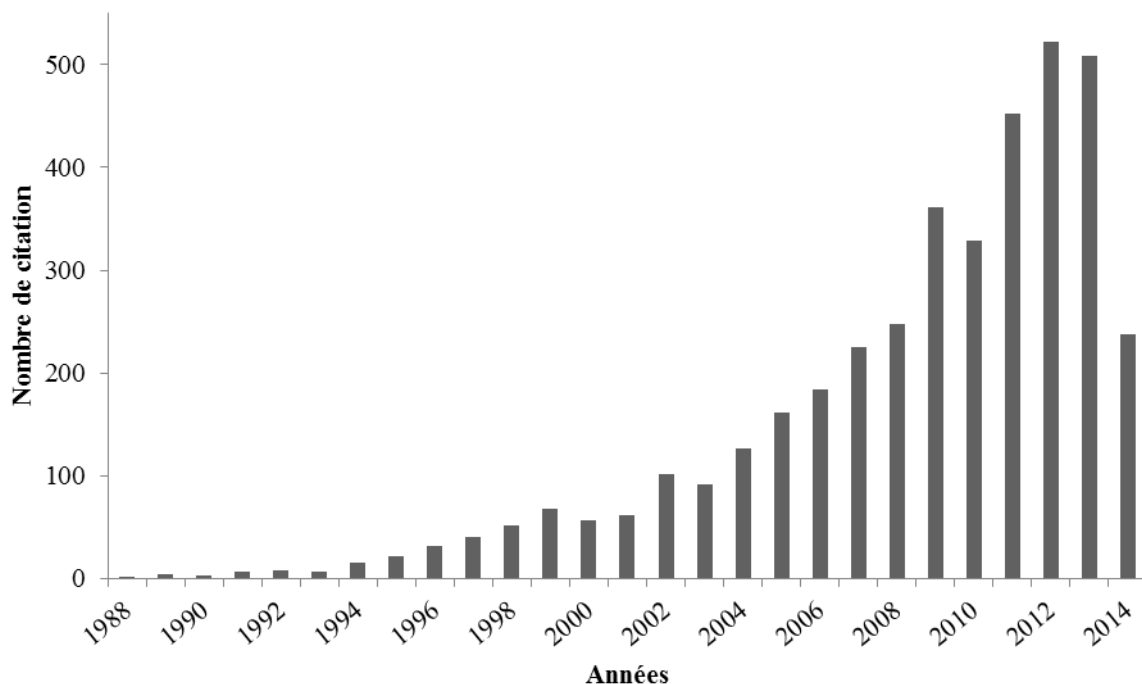


Figure 3 : Nombre de citations en fonction des années d'une sélection de publications ($n = 189$, voir annexe) traitant des relations entre espèces et habitats.

- Habitat écologique et habitat catégoriel

Les définitions des relations entre espèces et habitats se réfèrent souvent à une typologie ou à une définition particulière de l'habitat et il s'agit de la principale divergence que l'on observe entre une conception théorique de l'habitat, favorable intrinsèquement à l'espèce (un habitat étant théoriquement défini en fonction d'une espèce l'habitant, il lui est donc favorable) et l'application d'une des définitions du concept, suivant une typologie, souvent catégorielle, dont on peut se demander quelles classes de la typologie sont favorables à l'espèce, ou tout du moins pourront le mieux décrire son habitat précis. Ceci complexifie grandement les généralisations de ce type d'approche et peut entraîner des problèmes importants dans les conclusions des études. Par exemple, une espèce spécialiste des forêts (typologie d'habitat large) peut être spécialiste des souches (typologie d'habitat fine, on parlerait ici de micro-habitat) et ainsi la relation de l'espèce avec ces deux typologies d'habitats n'est pas la même alors que l'une des typologies englobe l'autre.

On distinguera ainsi dans ce rapport deux types de relations :

- **les relations entre les espèces et l'habitat écologique (au sens de la niche),**
- **les relations entre les espèces et l'habitat catégoriel (ces catégories étant issues de typologies basées sur la phytosociologie et la télédétection, donc globalement sur la végétation, voir partie 1.1)**

Dans leurs travaux, Bunce *et al.* (2013a) donnent quelques exemples comme suit :

- espèce généraliste sans relations avec un habitat catégoriel particulier, par exemple : Pie bavarde (*Pica pica*), Tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*) qui n'ont pas d'exigences très fortes vis à vis des forêts, espaces urbains ou agricoles ;
- espèce liée à quelques types d'habitats catégoriels, par exemple : Pigeon ramier (*Columba palumbus*), Tamier commun (*Dioscorea communis*) principalement en forêts ;
- espèce présente dans un type d'habitat catégoriel dans différentes zones environnementales (les zones environnementales sont des zones géographiques homogènes en termes de climat, altitude, latitude (durée du jour) et influence de l'océan, Jongman *et al.*, 2006 et Metzger *et al.*, 2005), par exemple : Bernache nonnette (*Branta leucopsis*) inféodée aux toundras, Cirse acaule (*Cirsium acaule*) des pelouses calcaires ;
- espèce présente dans un type d'habitat catégoriel mais dans une seule zone environnementale, par exemple : Pin de montagne (*Pinus mugo*), Sapin d'Espagne (*Abies pinsapo*) inféodés aux habitats de montagnes ;
- espèce dépendante d'autres espèces comme ressource et dont la présence peut être prédite à partir de la présence de ces espèces. Par exemple : L'azuré du serpolet (*Maculinea arion*) dont les trois premiers stades du développement larvaire se passent dans les inflorescences des plantes hôtes comme le Thym (*Thymus spp*). Le dernier stade larvaire se déroule dans une fourmilière (*Myrmica spp*) à partir de la fin de l'été ;

- espèce qui nécessite un type particulier d'habitat de très bonne qualité, par exemple : certaines Sphaignes (*Sphagnum spp*) ne sont présentes que dans des tourbières protégées de tout impact anthropique. Dans certaines typologies, ce sont même ces espèces qui définissent le type de l'habitat (par exemple : Type habitat EUNIS D1.11114 Buttes à *Sphagnum rubellum* comprennent toujours l'espèce *Sphagnum rubellum*)

Encadré 5 : Les insectes phytophages, spécialistes de l'habitat comme des plantes hôtes : l'exemple des travaux de Müller *et al.* (2011)

Dans ces travaux, les auteurs s'intéressent aux facteurs qui contrôlent les assemblages des communautés d'insectes phytophages, principalement des papillons nocturnes (820 espèces). Le but étant de voir la part des facteurs environnementaux locaux et/ou de la composition en espèces de la végétation dans la prédiction de la composition de ces assemblages. Les auteurs distinguent et comparent dans leurs analyses les espèces spécialistes par le fait que leurs larves se nourrissent exclusivement d'un seul genre de plantes, des espèces généralistes qui peuvent croître en utilisant comme support différents genres. Ainsi, ces travaux peuvent déterminer un lien entre le généralisme des espèces et la présence ou l'absence de plantes hôtes dont se nourrissent les larves à travers l'étude de la composition en espèces de la végétation. On peut rapprocher ces compositions en espèces végétales d'une approche communauté-centrée de l'habitat à travers la végétation (voir partie 1.1) tout comme on peut rapprocher les conditions environnementales décrites par les auteurs (principalement le climat et les conditions locales du sol) comme une approche espèce-centrée de l'habitat, à travers le concept de la niche écologique.

Les auteurs révèlent grâce à leurs analyses que la prédiction des communautés de papillons nocturnes phytophages est meilleure pour les spécialistes de plantes hôtes que pour les généralistes en utilisant aussi bien les facteurs environnementaux que la composition de la végétation locale, estimée grâce à des données de relevés phytosociologiques. De plus, pour les spécialistes de plantes hôtes, la composition de la végétation locale est un meilleur prédicteur que les facteurs environnementaux, ce qui semble logique puisque ces espèces de papillons ont besoin de certaines plantes bien précises pour leurs croissances. Cependant, en examinant les compositions en espèces de la végétation, les auteurs ont découvert que l'occurrence des plantes hôtes n'expliquait pas la différence observée avec les facteurs environnementaux.

Dans le cadre de ce rapport, cette étude montre que deux approches de l'habitat (communauté centrée par la végétation ou espèce-centrée par les variables environnementales) peuvent être complémentaires pour expliquer la présence ou l'absence de certaines espèces ou de groupes d'espèces. En effet, ces deux approches expliquent bien les compositions des espèces de papillons mais l'approche phytosociologique et communauté-centrée de l'habitat par la composition en espèce de la végétation permet d'apporter des informations supplémentaires sur la présence d'espèces spécialistes de certaines plantes hôtes sans que toutefois celles-ci n'expliquent cette amélioration. La composition en espèce de la végétation, indépendamment

de la présence de plantes-hôtes, pourrait donc être simplement une description plus fine de l'habitat que les variations des conditions environnementales pour ces espèces de papillons spécialistes de plantes hôtes. On aurait donc intérêt à utiliser cette approche de caractérisation de l'habitat pour l'étude de ces espèces.

- Conditions pour la présence d'une espèce sur un site

La probabilité de présence d'une espèce localement dépend principalement de quatre paramètres (Figure 4, Keddy, 1992; Weiher et Keddy, 2001; Diaz *et al.* 1998) :

- le pool régional d'espèces : les habitats et donc les assemblages d'espèces qu'ils contiennent sont implantés dans un contexte régional qui détermine quelles espèces peuvent être présentes localement ;
- la connectivité de l'habitat : pour accueillir une espèce, l'habitat doit être connecté à d'autres habitats similaires occupés par cette espèce, ce qui dépend à la fois de la structure du paysage et des capacités de colonisation propres à chaque espèce (Hanski, 1998; Leibold *et al.*, 2004) ;
- les filtres locaux environnementaux : seules les espèces capables de faire face aux conditions environnementales locales pourront s'installer (Balmford, 1996; Ricklefs, 1987). C'est à ce niveau que l'habitat catégoriel intervient, c'est-à-dire que l'habitat catégoriel ou la mosaïque d'habitats catégoriels doit correspondre à la niche fondamentale de l'espèce (l'habitat écologique doit être inclus dans la mosaïque d'habitats catégoriels) ;
- les interactions biotiques locales : par interactions, on fait référence par exemple aux réseaux trophiques (interactions plantes-phytophages, proie-prédateur), aux interactions mutualistes (telles les interactions plantes-animales de pollinisation) ou encore aux phénomènes de compétition (Howeth and Leibold, 2010; Ricklefs, 1987; Wisz *et al.*, 2013). Les interactions à effets négatifs (compétition, prédation) peuvent causer l'exclusion d'une espèce de son habitat, alors que les interactions à effets bénéfiques peuvent assurer le maintien d'une espèce sur un site où les conditions environnementales lui seraient défavorables en l'absence des espèces mutualistes (facilitation, Bruno *et al.*, 2003).

La distribution d'une espèce dépendra intrinsèquement de la distribution de son habitat écologique. Cependant, les espèces ne seront donc pas toujours présentes dans leur habitat écologique. Comme montré dans les exemples de Bunce *et al.* (2013a), l'habitat écologique basé sur la niche écologique d'une espèce peut exister dans différentes zones environnementales mais l'espèce peut être absente de certaines zones environnementales. C'est donc le pool régional d'espèce, lui-même dépendant de facteurs macro-climatiques et de l'histoire biogéographique, qui dans un premier temps va contraindre la présence ou non d'une espèce dans son habitat écologique.

Ensuite, même si l'espèce est présente dans le pool régional, l'habitat écologique ne sera pas forcément colonisé en raison d'une connectivité insuffisante entre les patches de cet habitat. En

effet, un patch d'habitat écologique d'une espèce isolé dans une matrice infranchissable pour celle-ci (due à une capacité de dispersion trop faible par exemple) ne sera pas colonisé.

Une distinction entre habitat écologique et habitat catégoriel s'observe sur les deux derniers paramètres : les filtres locaux environnementaux et les interactions biotiques. L'habitat catégoriel correspond à des conditions abiotiques et biotiques d'interactions particulières définies principalement par la physionomie de la végétation ou sa composition (voir partie 1.1). Ainsi, pour qu'une espèce soit présente dans un habitat catégoriel, elle doit avoir une niche écologique en adéquation avec la niche représentée par l'habitat catégoriel.

- Variabilité des réponses selon les taxons

Selon les taxons, les différents filtres n'auront pas le même impact sur leur probabilité de présence dans l'habitat (Figure 4). Par exemple, les amphibiens ont une sensibilité à la connectivité de l'habitat plus importante que les oiseaux et c'est ce paramètre qui influence le plus leurs probabilités de présence dans leurs habitats.

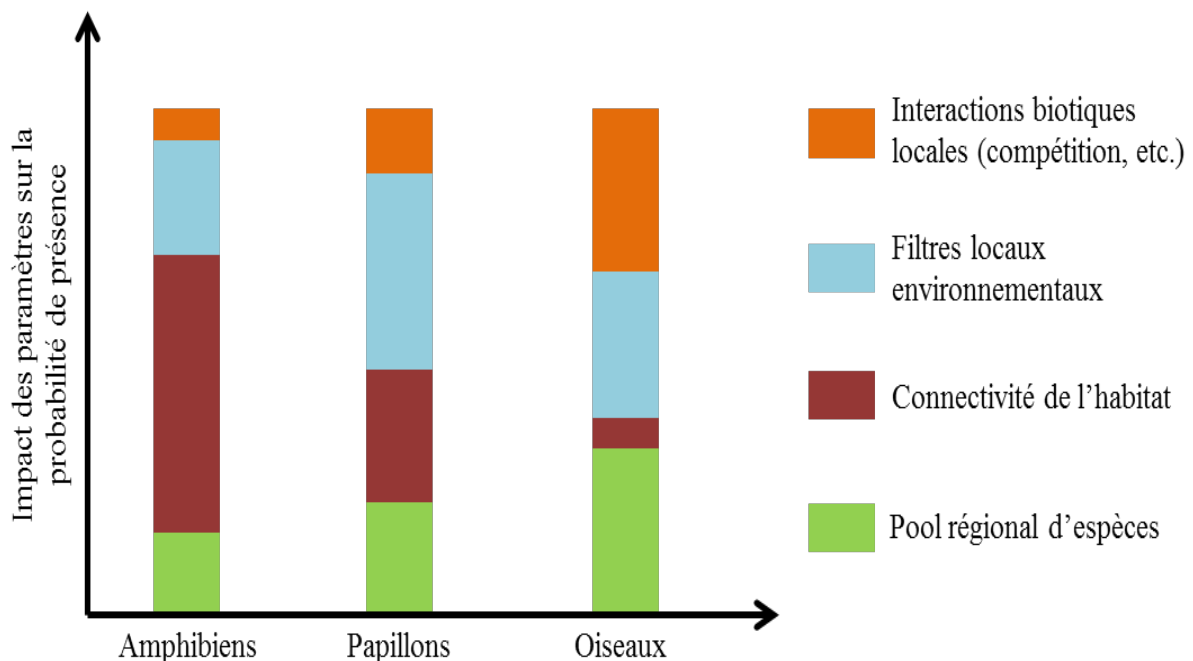


Figure 4 : Importance relative de quatre filtres sur la probabilité de présence d'une espèce dans un habitat catégoriel. Illustration théorique sur trois groupes animaux : Amphibiens, Papillons et Oiseaux.

Encadré 6 La spécialisation des espèces à l'habitat : une approche fonctionnelle des relations

Les exigences des espèces envers les habitats sont diverses. Dans un même groupe taxonomique (par exemple, les oiseaux), on peut retrouver des espèces dites spécialistes, c'est-à-dire qu'elles se retrouvent plus particulièrement dans un type d'habitat. *A contrario*, les espèces dites généralistes ont des exigences écologiques moindres leur permettant de croître et de se reproduire dans plusieurs types d'habitats (Devictor *et al.*, 2010; Morris, 1996). Ces types d'habitats sont déterminés *a priori* en fonction des habitats des espèces spécialistes (au sens des modes d'occupation du sol dans cet exemple des oiseaux) mais l'habitat des espèces généralistes est la somme des types d'habitats des espèces spécialistes, qui leurs sont favorables (Figure 5).

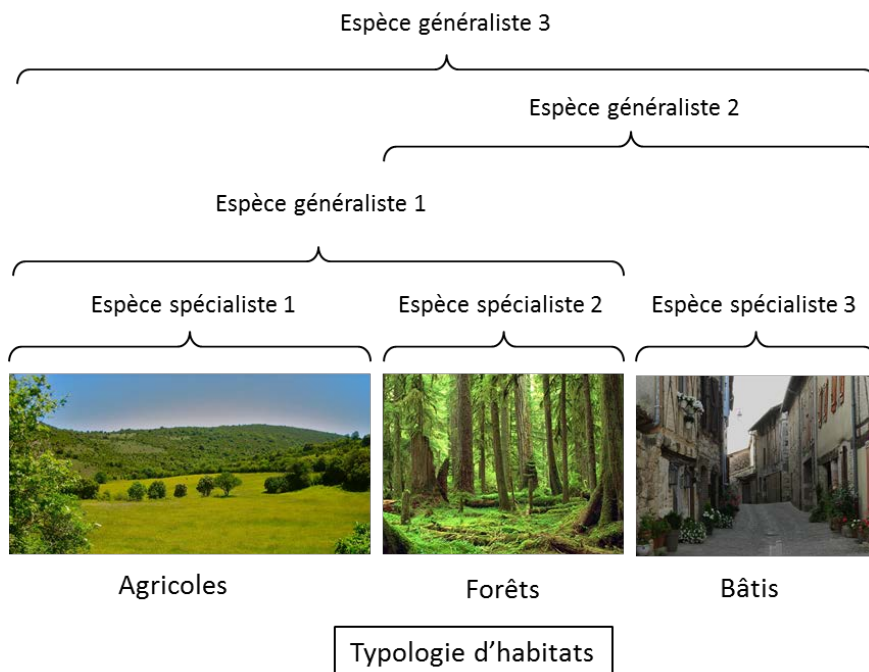


Figure 5 : Les habitats des espèces généralistes englobent différents types d'habitats d'espèces spécialistes. Dans cet exemple l'habitat écologique (niche) est défini vis-à-vis de grandes catégories d'habitats de type occupation du sol, liant ainsi deux niveaux du concept d'habitat.

Les espèces spécialistes souffrent de la disparition et de l'altération de leurs habitats, en particulier au profit des espèces généralistes comme le montrent par exemple les résultats du Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC; Jiguet, 2013). De récents travaux théoriques ont également montré que l'altération des habitats des espèces spécialistes étaient la principale cause de l'homogénéisation des communautés d'espèces au profits des espèces généralistes (Teyssède et Robert, 2014). La spécialisation des espèces à un type d'habitat peut s'expliquer par la nécessité de trouver une ressource particulière dans l'habitat visé. On peut par exemple observer des espèces spécialistes de certains habitats principalement, car elles y retrouvent une autre espèce nécessaire à leur cycle de vie. C'est le cas de nombreuses espèces de papillons, qui sont dépendantes de la présence d'une ou de quelques espèces végétales hôtes pour la ponte et le développement de la larve (Dennis *et al.*, 2004).

En résumé,

Les scientifiques et les gestionnaires s'intéressent depuis longtemps à décrypter les relations entre les espèces et les habitats. C'est même l'une des principales bases de l'écologie.

D'un point de vue théorique, l'habitat « écologique » est l'ensemble des conditions environnementales permettant la survie et la reproduction d'une espèce ; il est spécifique à chaque espèce. Les principaux mécanismes influençant la présence de l'espèce dans un tel habitat sont donc liés uniquement aux possibilités de colonisation des sites :

- *la présence de l'espèce dans le pool régional,*
- *la connectivité de l'habitat.*

De façon opérationnelle, l'habitat est souvent décrit à partir des unités de végétation (via la phytosociologie mais aussi à travers des données de télédétection et/ou de mode d'occupation du sol). Ces classifications ou typologies catégorisent l'environnement en différentes classes, qui ne représentent plus toujours une entité optimale pour une espèce. On parle alors d'habitat catégoriel. Outre les possibilités de colonisation, les mécanismes importants qui influencent la présence d'une espèce dans ces habitats catégoriels sont :

- *les filtres locaux environnementaux : la végétation et l'espèce cible partagent-elles les mêmes optimums physico-chimiques et climatiques ?*
- *les interactions biotiques locales : la végétation héberge-t-elle une ou plusieurs espèces indispensables de façon directe ou indirecte à la survie ou la reproduction de l'espèce cible ?*

1.3. Les aspects de « surrogacy » en planification de la conservation

Au-delà des questions théoriques qui entourent les relations entre les espèces et leurs habitats, la question cruciale pour la conservation qui se pose aujourd'hui est donc de savoir quelles caractérisations de l'habitat, donc quelles typologies de l'habitat catégoriel permettent de prédire la présence d'une espèce donnée. En particulier, il reste à déterminer comment les méthodes fondées sur des données de végétation en particulier peuvent retranscrire l'habitat des espèces animales. Cela s'avère important car réaliser un suivi dans le temps d'une espèce ou d'un petit groupe d'espèces pour décrire l'habitat (i.e. la végétation) est beaucoup moins onéreux que de le faire pour toutes les espèces de l'habitat visé. Cependant, le risque de biais est élevé si le proxy indicateur choisi (une espèce ou un habitat, par exemple) ne représente pas suffisamment les autres espèces de l'habitat.

Ceci pose donc deux questions appliquées :

- (1) Est-ce que la répartition de la biodiversité (ou d'un groupe taxonomique) est reflétée par celle de son proxy indicateur (dans notre cas, les habitats naturels) et à quelle échelle ?
- (2) Est-ce que l'évolution temporelle du proxy (habitat) traduit celle de la biodiversité en général (ou de certains groupes d'espèces) ?

Les deux propriétés ci-dessus ne sont pas forcément liées, sauf s'il existe une relation forte, mécaniste, entre le proxy et la biodiversité visée. La littérature est assez riche sur le premier aspect, plus pauvre sur le second faute de données pour l'étudier empiriquement.

Ce concept de « surrogacy » dans la littérature scientifique reste très divers (Caro, 2010; Lawler and White, 2008; Noon *et al.*, 2008) incluant par exemples les concepts d'espèces clés de voûte dans les réseaux trophiques (Sergio *et al.*, 2008), celui des espèces parapluies, dont la protection permet d'englober des habitats à forte biodiversité ou encore les espèces ingénieurs en lien avec les fonctions écologiques de l'habitat. Les études traitant de l'habitat comme « surrogate » sont encore assez rare et donnent des résultats parfois contradictoires selon les groupes taxonomiques étudiés (Barton *et al.*, 2014; Fleishman and Murphy, 2009; Gollan *et al.*, 2009; Lindenmayer *et al.*, 2014; Myšák and Horsák, 2014) et ce résultat s'observe également plus généralement dans les études s'intéressant aux relations de congruence entre les espèces (voir la récente synthèse bibliographique de Westgate *et al.*, 2014), avec un fort effet du grain de l'étude (Eglington *et al.*, 2012). L'étude de Barton *et al.* (2014) présente bien le problème. En s'intéressant aux attributs de la végétation définis comme des « surrogates » d'habitats (i.e. diversité spécifique, pourcentage de couverture, stratification), ils démontrent que le potentiel pouvoir de « surrogacy » semble fonctionner pour les oiseaux mais reste peu concluant pour les mammifères et les reptiles.

Dans leur évaluation d'une approche habitat et espèce de la « surrogacy », Lindenmayer *et al.* (2014) concluent que leur approche de l'habitat basé sur la disponibilité en ressource semble plus adéquate et 10 fois moins coûteuse en temps (et donc en financement) qu'une approche espèce-centrée. Cependant, ils restent très prudents sur la généralité de leurs résultats autant d'un point de vue taxonomique, que spatial et temporel. Sur ce dernier point, ils observent par exemple que la force de la relation de « surrogacy » entre les habitats et certaines espèces n'est pas stable au cours des 30 ans de leur étude. Dans leur revue systématique, Rodrigues & Brooks (2007) concluent que les sites importants pour la conservation d'un taxon sont mieux prédits par un autre groupe taxonomique (dont la végétation) que par des variables abiotiques de l'habitat. D'autres, à l'inverse, trouvent qu'une stratégie fondée sur la recherche des conditions abiotiques les plus complémentaires permet de représenter plus efficacement la biodiversité d'un ensemble de taxons et de milieux (Juutinen *et al.*, 2008). A noter que dans cette étude, les auteurs utilisent la végétation comme indicateur des différences de conditions environnementales, via les différences de composition spécifique. Mais selon l'étude de Gollan *et al.* (2009), l'utilisation de variables environnementales comme « surrogate » de l'abondance et de la diversité des invertébrés ne semble pas pertinent, les relations étant faibles et peu constantes entre les différents groupes taxonomiques étudiés. Pour finir, dans une récente étude, prenant en compte notamment les types de végétation issues de relevés phytosociologiques (Chytrý, 2008), Di Minin et Moilanen (2014) montrent que la sélection d'aires protégées est nettement améliorée pour les invertébrés et la flore. Enfin et tout récemment, Stephens *et al.* (2014) questionnent, dans leur éditorial, l'utilisation de proxy pour la gestion et en écologie appliquée. Ils s'intéressent notamment aux indices qui servent de proxy à la qualité des habitats et présentent les difficultés qu'il y a à utiliser ce genre

d'approches du fait d'un manque général de données pour lier les habitats à leur qualité. En effet, la définition d'une qualité d'habitat doit s'appuyer sur des mesures démographiques et de ressources, qui permettent la présence d'une espèce donnée (Hall *et al.*, 1997; Morrison *et al.*, 2006), la variation de ces mesures définissant la qualité. Or, aujourd'hui, il est très complexe d'obtenir ces mesures. Les auteurs avancent donc le potentiel d'approches méthodologiques comme les modèles de distribution d'espèces (voir partie 2.1), qui pourraient donner des valeurs proxy de qualité de l'habitat (voir par exemple Martin *et al.* (2012), Monnet *et al.* (2014)). Cependant, ils mettent en garde sur le fait qu'une utilisation correcte des proxy dépend de manière générale des buts de ces mesures et de leurs échelles d'utilisations (qu'elles soient temporelles ou spatiales). Ils prennent en exemple l'étude de Bean *et al.* (2014) qui montrent entre autres que la résolution spatiale et l'étendue d'une étude (voir partie 1.4) sont deux paramètres corrélées, qui vont influencer sur la pertinence des évaluations de la qualité des habitats.

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

En résumé,

Les concepts liés à la congruence spatiale des espèces et des habitats ou encore à la « surrogacy » dans la littérature semblent donner aujourd'hui des résultats peu clairs, sans réel consensus. Ces résultats scientifiques rendent difficiles l'acception de facto que l'habitat catégoriel pourrait servir d'intégrateur de la diversité des espèces ou de leurs distributions sans plus de compréhension de leurs relations et des échelles pertinentes.

1.4. Echelles et habitats

- Préambule historique :

Les écologues ont mis longtemps avant de s'approprier la notion d'échelle dans toute sa complexité. Wiens mentionne dans son article « Spatial Scaling in Ecology » (1989), le caractère anthropocentrique des échelles alors couramment utilisées, c'est-à-dire une approche relativement intuitive des échelles d'analyse, compréhensibles et perceptibles par l'homme. Il précise aussi l'existence d'une certaine redondance des échelles utilisées d'une étude à l'autre, soit par habitude, soit par souci de comparaison. Mais aussi et surtout, il avance l'absence, à cette époque, de moyen technique permettant de multiplier les échelles considérées.

Aujourd'hui, la notion d'échelle spatiale est devenue récurrente dans les études en écologie et la bonne articulation de cette notion avec les phénomènes et processus écologiques étudiés est un enjeu scientifique majeur.

Encadré 7 Mise au point sémantique : petite ou grande échelle ?

Une échelle spatiale se comprend dans la plupart des disciplines scientifiques comme un rapport mathématique entre la taille d'un objet réel et sa taille représentée. Ainsi, une petite échelle correspond à un petit rapport mathématique, où les objets représentés sont « petits » et les surfaces représentées plutôt grandes (ce qui correspond par exemple à une vue de loin, vue d'avion), et inversement, une grande échelle correspond à un grand rapport où les objets réels sont grands et les surfaces représentées petites (vue de près, effet de zoom).

En écologie, étonnamment, la définition est inversée. Initialement pour les écologues, une échelle spatiale désigne la taille de l'unité d'observation, ou autrement dit, le grain (O'Neill *et al.*, 1989). On parle alors de fine ou petite échelle pour un grain fin, et de grande ou large échelle pour un grain plus grossier.

Or, du fait probablement de contraintes techniques limitant le travail sur de grandes surfaces avec un grain fin (consommateur en données, ressources humaines, temps, énergie, espaces virtuel, mémoire informatique, etc.), les études en écologie ont été amenées progressivement à travailler soit sur de petites surfaces lorsque le grain était petit, soit sur de plus grandes surfaces lorsque le grain était plus grand. Un glissement sémantique s'est alors créé, associant d'une part, fine échelle (grain fin) et petite surface d'étude, et d'autre part, large échelle (gros grain) et grande surface d'étude. Ainsi l'usage de la notion d'échelle s'est trouvé inversé dans les sciences écologiques par rapport aux autres sciences, une petite échelle désignant une petite étendue et une grande échelle désignant une grande étendue.

Dans ce rapport, nous emploierons pour la notion d'échelle la terminologie des écologues avec cette contrainte telle que la taille de l'étendue soit techniquement liée à celle du grain, petite et grande échelles désignant respectivement petite et grande étendues.

Une manière de s'affranchir de cette difficulté sémantique consiste à "nommer" tant que possible l'échelle de travail: échelle locale, régionale, nationale, continentale ou globale. Notons que ces échelles peuvent être associées à des résolutions métriques en cartographie classique, tout en gardant à l'esprit que cette sémantique n'a rien de réglementaire (Girard et Girard, 2010) et peut même différer d'un continent à l'autre (Bailey, 2009) :

Echelle Locale:	1/10 000	ou	supérieur
Echelle Régionale:	1/10 000	à	1/50 000
Echelle Nationale:	1/50 000	à	1/250 000
Echelle Continentale:	1/250 000	à	1/1 000 000
Echelle Globale:	1/1 000 000	ou	inférieur

Encadré 7, suite Notions d' « upscaling » et de « downscaling »

Tout comme la notion d'échelle, les notions d'« upscaling » et de « downscaling » sont "inversées" dans leur usage. « Downscaling » signifie littéralement « mise à l'échelle descendante ». Il s'agit donc de passer d'un rapport mathématique au résultat élevé à un rapport mathématique au résultat plus petit (par exemple, passer du 1/25 000e au 1/50 000e). Spatialement cela se traduit par l'action de dé-zoomer, de prendre du recul et d'agréger ou régionaliser l'information. En écologie, « downscaling » est en général utilisé pour désigner la situation inverse, à savoir zoomer sur la donnée, zoomer sur l'étendue. Logiquement, la même inversion se retrouve pour la notion d'« upscaling ».

Dans ce rapport, nous utiliserons les notions de « downscaling » et d'« upscaling » conformément à leur usage en écologie.

Plusieurs travaux ont exploré ces questions de mise à l'échelle. De façon très simplifiée, l'upscaling ne pose *a priori* qu'une question d'opération mathématique alors que le downscaling impose un enrichissement de la donnée par une donnée extérieure.

- La notion d'échelle

La notion d'échelle spatiale se définit principalement par trois composantes : le grain, l'étendue et la résolution. Le **grain** correspond à l'unité d'observation. Celle-ci peut être de forme standard, comme un pixel, ou de forme variable, telle une entité administrative (commune), un objet physique (cours d'eau, marais, forêt,...) mais aussi un groupe d'entités (communauté de communes). Plus le grain est petit, plus l'information est détaillée et plus le grain est grand, plus l'information est grossière. L'**étendue** correspond à la surface retenue pour l'étude, l'analyse, parfois aussi appelée, emprise spatiale. La **résolution** correspond au rapport du grain sur l'étendue.

C'est en jouant sur la taille du grain et l'étendue spatiale que les études actuelles cherchent à mieux comprendre les relations existantes entre l'échelle d'analyse et l'observation des phénomènes écologiques. D'un point de vue purement théorique, il s'agit de réduire ou agrandir la taille du grain et celle de l'étendue, soit dans le but d'observer le comportement d'un même phénomène à plusieurs échelles d'analyse, soit dans le but de trouver la meilleure échelle d'analyse pour un phénomène étudié.

Cependant, pour des raisons techniques évidentes, lorsque l'étendue prise en compte est augmentée, la taille du grain l'est en général aussi, du fait des contraintes inhérentes à la collecte de données en écologie. Il s'agit d'un compromis permanent à faire entre la finesse de l'information récoltée et la taille de l'échantillonnage pour des raisons purement techniques, matérielles et logistiques. Il serait évidemment le plus souvent souhaitable de pouvoir utiliser un grain fin quelle que soit la surface considérée afin de conserver le maximum d'informations sur une grande surface.

L'hétérogénéité spatiale de l'information est directement dépendante du rapport entre grain et étendue. Pour une taille de grain fixe, un accroissement de l'étendue spatiale apportera une plus grande hétérogénéité spatiale à la donnée étudiée, de même que pour une étendue fixe et un grain rétrécissant (Wiens, 1989).

- Changements d'échelles :
 - Généralités

Les progrès technologiques impliquent de plus en plus de prendre en compte les différentes échelles spatiales d'analyse dans les travaux d'écologie. Il est en effet possible aujourd'hui de traiter des jeux de données conséquents et de réaliser sur ces données des opérations permettant de changer d'échelle d'analyse. Ces opérations dites de « scaling » (de mise à l'échelle, ou de changement d'échelles) consistent simplement à transférer une information d'une échelle à une autre (Turner *et al.*, 1989b). Dans un sens, on peut avoir besoin d'affiner une information initialement trop grossière (souvent à partir d'un enrichissement ponctuel d'informations), et à l'inverse, on peut chercher à agréger de l'information afin de mettre en avant des tendances plus globales. Ce sont là les notions respectives de downscaling et d'upscaling (Finke and Bierkens, 2002).

Modifier la résolution spatiale des données en jouant sur le grain ou l'étendue est une opération qui fait l'objet de nombreuses recherches actuellement. La difficulté est bien évidemment de réaliser ces opérations sans détériorer ou trahir l'information initiale. De nombreuses publications préfèrent d'ailleurs proposer des outils et indicateurs permettant de choisir l'échelle d'analyse la plus pertinente pour une donnée spatialisée (Andersson and Musterd, 2010; Borcard *et al.*, 2004; Penone *et al.*, 2012; Rahbek and Graves, 2001) plutôt que de développer des méthodes pour modifier correctement l'échelle spatiale des données, bien que les avancées dans ces deux champs s'influencent considérablement l'une et l'autre (Wu and Li, 2006).

Plusieurs auteurs suggèrent cependant que cette recherche d'optimisation spatiale reste empreinte de subjectivité quant au lien que nous faisons entre hétérogénéité spatiale (ou variance locale) d'un patron et processus écologique potentiellement sous-jacent (Fotheringham and Wong, 1991; Jelinski and Wu, 1996). Ces derniers proposent comme solution d'élaborer un cadre conceptuel basé sur la théorie hiérarchique des systèmes écologiques que nous aborderons rapidement plus loin.

- Upscaling

Concernant plus particulièrement la généralisation de l'information (« upscaling »), de nombreuses méthodes existent. Il s'agit, en passant d'une échelle à une autre, de trouver un seuil de valeur permettant de regrouper les entités déjà existantes en cherchant à maximiser les variations interzonales et à minimiser les variations intrazonales (Jelinski and Wu, 1996).

Des indicateurs de variance locale, d'hétérogénéité et d'auto-corrélation spatiale sont souvent proposés afin de trouver l'échelle optimale d'analyse (Woodcock and Strahler, 1987).

Si des valeurs numériques caractérisent les unités, celles-ci peuvent être utilisées pour synthétiser l'information *via* des opérations mathématiques simples (regroupement par la moyenne, le mode, etc.). Mais si les unités sont structurées en thématiques non ordonnées, alors une nouvelle interprétation doit être réalisée sur ces objets, faisant appel à des connaissances scientifiques fines permettant d'opérer un regroupement cohérent (Guillobez and Bertrand, 1995).

Un exemple intéressant de regroupement à partir de valeurs numériques est présenté par Hay *et al.* (2001) qui proposent une approche-objet basée sur le calcul et l'association de trois paramètres simples : (i) la moyenne des valeurs de pixels calculée au sein d'une fenêtre glissante de 3 pixels sur 3, (ii) la variance inter-pixels, et (iii) la plus grande surface de pixels de même valeur. L'image finale dégradée étant une combinaison de ces trois résultats. Cette méthode permet de synthétiser l'information en évitant en grande partie les flous ou incohérences habituels à l'issue de chacun de ces processus tout en conservant l'individuation des objets présents.

Plus récemment des travaux vont plus loin et proposent des méthodes plus complexes d'upsampling permettant de mettre en relation la répartition spatiale des espèces avec l'abondance et la diversité bêta (mesure de structuration spatiale de la diversité des communautés) (Grilli *et al.*, 2012).

- Downscaling

Les méthodes de « downscaling » sont d'une certaine manière beaucoup plus complexes à mettre en œuvre en ce sens qu'elles font le plus souvent appel à des données supplémentaires sans lesquelles l'opération ne peut être réalisée (Girard et Girard, 2010). Ensuite, l'opération proprement dite dépend bien évidemment du type de données complémentaires mobilisées. Par exemple, à partir d'une information grossière d'habitat (par exemple premier niveau de CLC), il est possible d'affiner la cartographie grâce à des informations de niches écologiques (par exemple, préférence d'habitat pour une espèce donnée ; Azaele *et al.*, 2012).

Dans le cas d'une information sous forme de pixels, il est possible, dans une certaine mesure et de façon très circonscrite de subdiviser ces pixels. C'est-à-dire qu'il est possible de décomposer un pixel chevauchant spatialement deux unités distinctes (par exemple deux habitats catégoriels différents). Ces pixels sont appelés des « mixels » en ce sens qu'ils mélangent les informations de deux types d'unités.

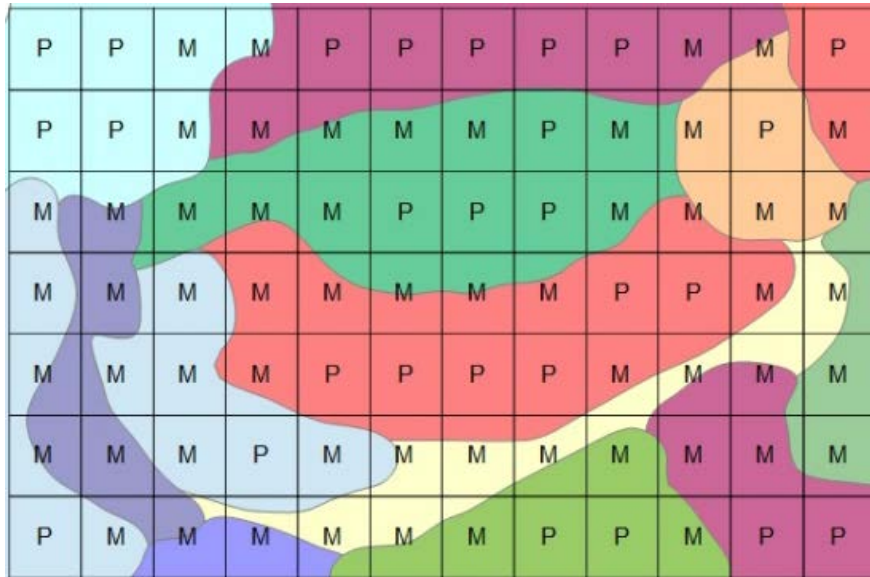


Figure 6 : Représentation théorique de pixels et mixels. Les polygones de couleur représentent des unités paysagères théoriques, la grille représente le découpage de la donnée numérique. Chaque carré de la grille représente un pixel, avec l'information suivante : M=Mixel ; P=Pixel. Un mixel chevauche deux unités « paysagères » distinctes alors qu'un pixel ne concerne qu'un type homogène de paysage.

Il est alors dans un premier temps possible de détecter ces mixels (en comparant leurs caractéristiques intrinsèques avec celles des cœurs d'unités reconnus), puis de retrouver les aires des surfaces occupées par les différents types d'unités au sein de chaque mixels. Dans un objectif de cartographie vectorielle, il est ensuite possible de découper le mixel selon la proportion de surface occupée par chaque élément du paysage.

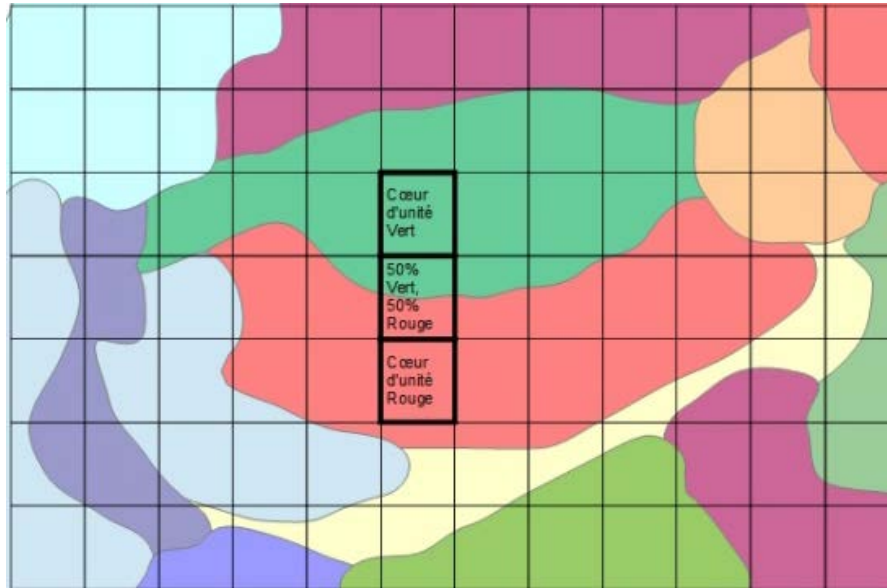


Figure 7 : Trois pixels sont sélectionnés : un pixel représentant le cœur de l'unité paysagère verte, un autre représentant le cœur de l'unité paysagère rouge, et un mixel, composé pour 50% de l'information de l'unité paysagère verte et pour 50% de l'unité paysagère rouge.

Dans le cas de données issues d'images satellites, l'information du pixel est une information spectrale. Il est probable que plusieurs bandes spectrales soient utilisées pour caractériser chaque pixel. Ces différentes bandes spectrales seront utilisées pour identifier l'hétérogénéité spectrale des mixels, qui les distinguent des pixels de cœur d'unité. A défaut de ne pouvoir correctement les réaffecter à un type de paysage, il sera utile au moins de les identifier afin de cerner dans l'analyse par télédétection les cœurs de paysage des bordures. Cependant, une grande marge d'erreur est reconnue dans ce processus. Les erreurs de quantification peuvent atteindre 75% selon les types de milieux (Himmler Gregoire, 1995). De plus, le processus, déjà imparfait est extrêmement chronophage. C'est donc un enjeu de recherche futur mais dont il faut se prévenir pour des exercices d'application.

- Relation entre échelle spatiale, niveau taxonomique et typologie d'habitat

Les jeux d'échelles dans les relations entre les espèces et leurs habitats affectent aussi bien le niveau taxonomique que la typologie d'habitat. Les opérations de mise à l'échelle doivent donc être appréhendées selon ces deux plans. L'échelle influe sur les typologies d'habitat d'une manière relativement attendue, c'est-à-dire que plus la typologie est grossière, plus l'échelle permettant l'élaboration, l'analyse ou la lecture de cette typologie sera grossière également. A l'inverse, une typologie détaillée (par exemple basée sur des méthodes phytosociologiques) fera appel à une échelle d'analyse plus fine. D'une manière plutôt attendue, l'échelle d'analyse pertinente sera fonction du niveau de détail de la typologie étudiée : les premiers niveaux d'une typologie pourront être analysés à larges échelles alors que les plus petits niveaux d'une typologie (les niveaux les plus détaillées) pourront être

analysés à petite échelle. De même, lors de la construction d'une typologie, le niveau de détail de celle-ci sera fonction de l'échelle initiale choisie pour la construire.

C'est finalement le même principe qui s'observe dans la relation entre échelle d'analyse et niveau de classification taxonomique (espèce, genre, famille, etc.). Cependant la relation n'est pas toujours si évidente et peut dépendre d'autres facteurs. L'exemple suivant explique comment à partir de ce jeu d'échelle des phénomènes propres aux différents niveaux taxonomiques ont pu être mis en évidence.

Anderson *et al.* (2005) mettent en avant la relation particulièrement forte entre les échelles spatiales d'analyse et la résolution taxonomique des espèces. Ils s'appuient sur l'exemple de l'abondance relative (nombre d'individus relatif des taxons) et la composition taxonomique (nature de l'assemblage des taxons) de la faune des crampons de l'algue *Ecklonia radiata* entre différents sites. Ils démontrent notamment que les plus grandes variations dans le détail de la composition taxonomique s'observent paradoxalement à large échelle spatiale. C'est-à-dire que la présence/absence d'individus identifiés à des échelles taxonomiques fines (espèces, genre, etc.) serait plutôt fonction de phénomènes à large échelle (centaines de kilomètres). A l'inverse, les plus grandes variations de l'abondance relative entre les sites s'observent à l'échelle des sites (quelques centaines de mètres). Les auteurs suggèrent que les grands processus de transport océaniques ou climatiques sont parmi les facteurs les plus déterminants de la composition alors que les variations topographiques locales ou l'exposition conditionnent plutôt l'abondance relative d'une espèce (ou genre, ou famille,...).

Ce type d'observation est souvent relié à la théorie de la hiérarchie (Allen and Starr, 1982) en vertu de laquelle de petites entités emboîtées dans de plus grandes (par ex. les niveaux taxonomiques espèce, genre, famille) vont généralement dépendre d'échelles spatio-temporelles plus petites que celles des entités hiérarchiquement supérieures. Bien que cette relation ne soit pas toujours avérée (Lidicker, 2008), tout processus écologique présente des échelles de fonctionnement qui lui sont propres (Turner *et al.*, 1989a).

- Le Modifiable Areal Unit Problem (MAUP)

Le MAUP est un concept depuis longtemps discuté, souvent qualifié de "problème", même s'il n'est pas nécessairement considéré comme tel par de nombreux auteurs (Grasland et Madelin, 2006). Le MAUP traduit le principe suivant: lorsqu'un même phénomène est analysé ou représenté avec une résolution des entités élémentaires spatiales différentes, alors les résultats d'analyse ou de représentation cartographique seront différents (Figure 8). La chose peut effectivement être un problème pour le gestionnaire d'un espace, d'un territoire, dans le cas de politiques publiques. D'un point de vue scientifique, il s'agit simplement d'un phénomène révélant des organisations multi-scalaires.

C'est un concept récurrent dans la littérature sur les changements d'échelles. C'est souvent dans le cas de changements de résolution spatiale sur image satellite que se pose la question du MAUP ; plus précisément, la question de l'impact de ce changement de résolution sur l'analyse ou la représentation cartographique.

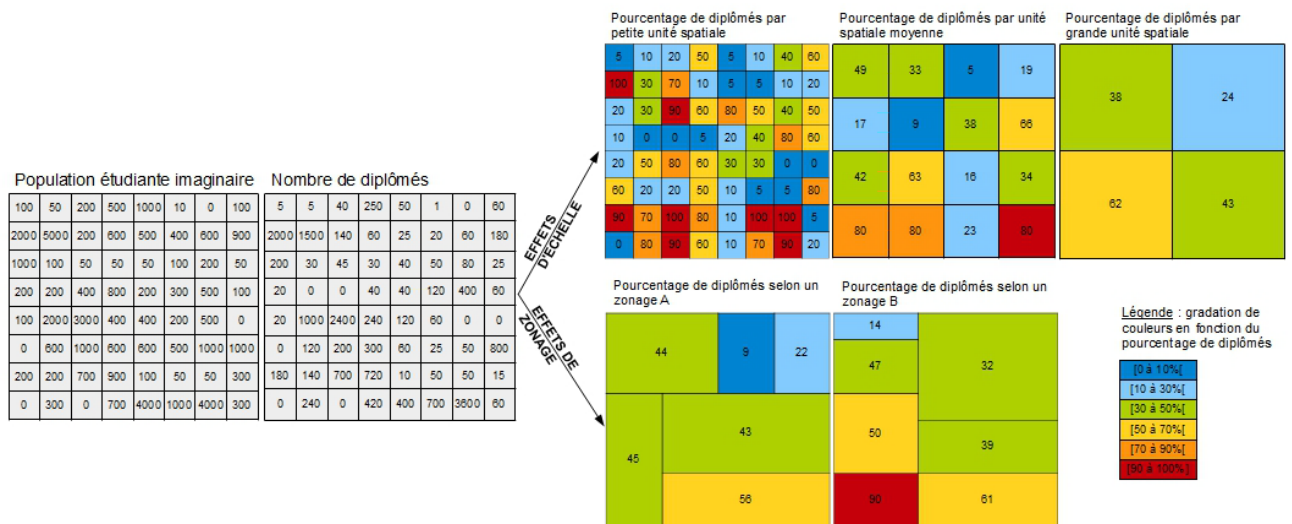


Figure 8 : Représentation graphique du MAUP.

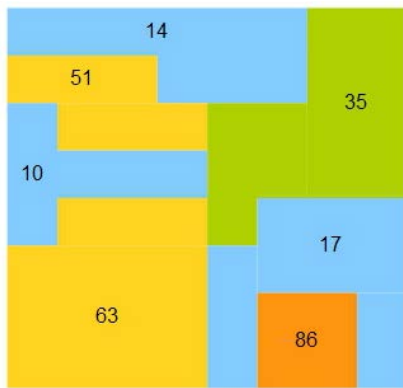


Figure 9 : Pourcentage de diplômés selon un zonage C (cf. figure 8), minimisant l'écart entre les valeurs à l'intérieur de chaque zone et maximisant l'écart entre les zones. D'autres zonages sont possibles selon l'indice de dispersion choisi.

Le MAUP doit surtout être compris comme une mise en garde contre les erreurs d'interprétation. En effet, sachant que les résultats d'une analyse dépendent en partie de la résolution spatiale des données d'origine ou du zonage utilisés, il faut, autant que possible, choisir la résolution ou le zonage les plus pertinents au regard des objectifs de l'analyse. Mais c'est évidemment là une gageure, car la donnée utilisée est le plus souvent récupérée auprès d'un tiers et donc déjà formatée selon une résolution ou un zonage existant. Le MAUP nous rappelle alors systématiquement à cette question: la donnée utilisée offre-t-elle un découpage et une résolution en adéquation avec le phénomène observé ? La réponse se trouve généralement par une analyse comparative de la variance inter-unités spatiales (qui doit être élevée) à la variance intra-unité spatiale (qui doit être faible). Pour calculer cette variance, libre à l'auteur de choisir l'indicateur de dispersion, qui lui semble le plus approprié (Figure 9).

Cette mise en garde est particulièrement vraie dans le cas de la comparaison d'un même phénomène sur un même territoire mais avec des données d'une résolution ou d'un zonage différents. L'exemple typique est celui d'une analyse multi-scalaire s'appuyant sur des images satellites à faible résolution spatiale et des images du même site à forte résolution spatiale. Les différences observées entre les deux analyses sont supposées liées à un comportement écologique ou biologique cohérent avec la résolution spatiale étudiée. En réalité, si, sur au moins l'un des deux jeux de données, la variance inter-unités est faible par rapport à une variance intra-unité forte, alors il est probable que les différences observées dans l'analyse soient artificielles.

- Défis d'échelles en écologie

Jusque-là, nous avons principalement évoqué les défis d'écologie associés à la notion d'échelle spatiale, mais les mêmes questions se posent également pour les échelles temporelles. Des approches multi-scalaires prenant en compte à la fois ces deux dimensions permettront d'améliorer la qualité des prédictions en écologie. De plus, un approfondissement des études basées sur les traits écologiques des espèces en lien avec leur habitat est nécessaire pour mieux comprendre les relations entre échelles et processus.

La théorie de la hiérarchie, par ses niveaux discrets emboîtés, est fort utile pour identifier des *groupes* d'échelles *a priori* pertinents pour l'étude d'un problème écologique donné (Jeliazkov *et al.*, 2013). Or, de nouvelles méthodes permettent d'appréhender les patrons spatialisés de façon plus continue et de quantifier finement leurs échelles de fonctionnement (par exemple Borcard *et al.*, 2004). De telles avancées orienteront le choix d'échelles pertinentes pour la représentation des associations espèces-habitat. Qui plus est, cette théorie permettant de mettre en exergue un système d'emboîtement de fonctionnements écologiques, il est alors possible de considérer un territoire à ces différents niveaux d'emboîtement et donc aux différentes échelles correspondantes. Cela peut être fort utile dans le cadre des grands travaux d'urbanisme et principalement pour les travaux d'aménagements ou de création du réseau ferroviaire. En effet, lors de l'élaboration de ces projets d'aménagement du territoire, les échelles utilisées peuvent être contraignantes car dépendantes de l'envergure du projet (petite échelle pour la création de petites routes, ou grande échelle pour des projets d'autoroutes ou de lignes TGV). Si une information sur les différents niveaux de fonctionnements écologiques a été préalablement réalisée selon la théorie de la hiérarchie, alors celle-ci pourra être plus facilement mise en regard de ces projets d'aménagements. Dans le cas contraire, il sera important de travailler en amont sur la compatibilité entre le zonage et la résolution de l'échelle écologique et le zonage et l'échelle des travaux d'aménagements, et ceci, afin d'éviter le MAUP. Celle-ci ne correspondra que rarement au zonage administratif délimitant le projet. Il faudra probablement souvent impliquer des zones administrées par d'autres entités administratives. C'est ici un détail qui peut avoir toute son importance.

En résumé,

Nous avons vu ici aussi bien les principes de bases définissant ce qu'est la notion d'échelle que la difficulté d'aborder le changement d'échelle dit down et upscaling. Les deux paramètres principaux, sur lesquels il est possible d'avoir une influence, sont le grain et l'étendue. L'un et l'autre sont étroitement liés dans la définition d'une échelle spatiale.

Les recherches se confrontent aujourd'hui à la difficulté de transformer une information spatiale afin d'analyser un phénomène écologique à différentes échelles spatiales. A l'issue de ces transformations d'up et downscaling, l'utilisateur se confronte aussi à la difficulté d'interpréter les résultats (le MAUP).

Dans cette recherche, des pistes sont ouvertes sur le lien entre échelles spatiales et échelle taxonomiques et en allant plus loin, sur la théorie de la hiérarchie, qui associe aux jeux des

échelles spatiales, les échelles fonctionnelles offrant ainsi une approche plus souple pour les gestionnaires ayant le soucis de mettre en cohérence spatiale les questions d'ordres écologiques et les objectifs d'aménagements.

1.5. Cadre bibliographique

La complexité des notions d'espèce et d'habitat ainsi que de leurs relations tend à rendre difficile l'appréciation globale des relations « espèces-habitats ». Ainsi, dans ce rapport, nous prenons le parti de présenter des résultats d'études scientifiques pour avancer certains points, qui semblent clés dans la compréhension des relations entre les espèces et les habitats. L'importance des effets d'échelles dans la définition et les typologies d'habitat sera également étudiée au sein de la bibliographie.

Répondre à un aspect quantitatif sur un sujet aussi vaste est très difficile (Mitchell, 2005). Pour obtenir des résultats fiables sur des approches quantitatives de la bibliographie, il faut standardiser les recherches selon un protocole précis. Dans certains cas (voir annexe), nous avons utilisé cette méthode pour présenter des résultats particuliers. Ces résultats sont ainsi issus uniquement du moteur de recherche et de la base de données Web of Science (Thomson Reuters) et standardisés à travers des équations « booléennes » de recherche de type :

TOPIC: ("species distribution model*" AND "vegetation") NOT TOPIC: (fish* OR freshwater* OR marine* OR water* OR ocean* OR wetland* OR stream*)

Cette équation se traduisant par une recherche dans tous les sujets de la structure précise « species distribution model » en rejetant tous les articles ayant un lien avec les milieux aquatiques cités (qui ne sont pas ciblés dans cette synthèse bibliographique). L'astérisque tient lieu de « joker » pour la complétion des mots (les pluriels par exemple).

Ces recherches standardisées (voir annexe) permettent de comparer les résultats entre différentes méthodes ou taxons par exemple sans qu'il y ait de biais important. Sans cela, la part explicative plus importante d'un paramètre dans les résultats peut simplement être imputée au temps passé à la recherche bibliographique sur ce paramètre ou encore plus simplement aux affinités des auteurs de l'étude pour certains groupes taxonomiques, certaines méthodologies ou encore à leurs connaissances préalables des sujets.

2. Les approches méthodologiques des relations « espèces-habitats »

Les approches méthodologiques des relations « espèces-habitats » sont nombreuses en écologie scientifique. Parmi les premières applications de ces études, les travaux de Grinnell sur le Moqueur de Californie (*Toxostoma redivivum*), qui remontent au début du XX^{ème} siècle, sont particulièrement intéressants. Son étude se penche en effet sur les facteurs limitant la distribution de l'espèce, dont en particulier l'habitat (Grinnell, 1917b). Il s'est ainsi intéressé aux relations spécifiques de l'espèce avec son habitat.

En Europe, c'est principalement par l'étude de la géographie des plantes dans un premier temps (De Candolle, 1855; Nicolson, 1996; von Humboldt et Bonpland, 1807; Warming, 1895; Warming et Vahl, 1909) puis par la phytosociologie que des méthodes d'études des relations entre les espèces et les habitats se sont développées (Braun-Blanquet, 1928, 1915; Guinochet, 1973; Thurmman, 1849).

L'une des bases de l'écologie scientifique étant d'étudier les relations entre les espèces et leurs habitats, de nombreuses méthodes d'analyses de ces relations ont été développées au cours du temps. Il est ainsi difficile d'être exhaustif et précis sur toutes les méthodes et approches sachant que la littérature associée, pour quelques classes d'organismes que ce soient, est immense (Mitchell, 2005).

2.1. Quelles approches méthodologiques et statistiques ?

L'étude des relations « espèces-habitats » étant complexe, il existe de nombreuses approches méthodologiques et statistiques pour les étudier.

Avant les méthodes statistiques, l'une des méthodologies souvent utilisée dans l'étude des relations « espèce-habitats » est le « dire d'expert ». En effet, les relations espèces habitats sont parfois validées seulement par ce dire d'expert, c'est-à-dire que l'on se base sur l'avis de connaisseurs de certains groupes d'espèces, par exemple des naturalistes qui ont réalisé l'inventaire, pour faire des inférences sur leurs relations avec un type d'habitats particulier (T. G. Martin *et al.*, 2012). De nombreux guides et ouvrages naturalistes indiquent d'ailleurs pour chaque espèce traitée, le type d'habitat (milieu abiotique, unité de végétation, ou décrit plus ou moins finement selon le type d'organisme). On retrouve particulièrement les avis d'expert dans les études de connectivité basées sur le concept de trame verte et bleue (en lien avec la connectivité des habitats, (Taylor *et al.*, 1993), ou encore à la base d'études sur la distribution d'espèces (Clevenger *et al.*, 2002; Johnson et Gillingham, 2004; Murray *et al.*, 2009). Il faut cependant rester prudent avec ce type d'approche (McBride *et al.*, 2012) car l'expertise locale par exemple ne peut parfois pas se généraliser à plus grande échelle (Murray *et al.*, 2009) ou car les avis peuvent être biaisés par des manques de connaissance des experts sur certains milieux ou zones géographiques plutôt que d'autres.

D'un point de vue des approches plus statistiques, les travaux s'intéressant à la co-occurrence des espèces se sont développés à partir des travaux de Jaccard (1902) et ensuite régulièrement repris et amélioré au cours du temps (Bray, 1956). Ces travaux forment la base méthodologique de l'étude des relations entre les espèces et leurs habitats. Les analyses, qui en découlent, sont dites « multivariées », c'est-à-dire que l'on s'intéresse à l'analyse conjointe de plusieurs variables (par exemple, la présence d'une espèce et d'une autre espèce). Il existe deux grands types d'analyses multivariées :

- les méthodes descriptives, qui visent à structurer et résumer l'information,
- les méthodes explicatives, qui visent à expliquer une ou des variables dites « dépendantes » (variables à expliquer) par un ensemble de variables dites « indépendantes » (variables explicatives).

Dans l'étude des relations « espèces-habitats », on retrouve ces deux méthodologies sous différentes formes :

Méthodes « descriptives » :

- Comparaison d'abondance ou de fréquence : La méthode consiste simplement à comparer les abondances (ou les fréquences) des espèces dans les habitats pour en tirer des conclusions. Ce type d'approche est fortement échelle dépendant (Grenyer *et al.*, 2006). La création d'indicateurs de spécialisation des espèces est par exemple basée sur des comparaisons d'abondance relative d'espèces dans les habitats (Devictor *et al.*, 2008).
- Méthodes d'ordination : Il s'agit d'analyse de données multivariées. Il existe de très nombreuses méthodes d'ordination, qui visent à interpréter les patrons dans les compositions d'espèces :
 - o Analyse en composantes principales (ACP), , analyse canonique des correspondances (CCA) et autres : Ces méthodes se sont développées à partir des années 1950 et particulièrement en science végétale (Whittaker, 1967) pour ensuite s'ouvrir à tous les champs de l'écologie. Austin (1968) a utilisé la corrélation canonique pour évaluer les relations entre les plantes et l'environnement dans ce qui pourrait être le premier exemple d'analyse multivariée de gradient directe dans l'écologie. Aujourd'hui, la méthode la plus utilisée est sans doute la CCA développée par Ter Braak (1986) et qui a permis de coupler les analyse des correspondances avec les méthodes de régression permettant ainsi d'intégrer des tests d'hypothèses, qui ne sont pas possibles avec d'autres approches. Ter Braak (1988) a développé un logiciel (CANOCO) qui permet d'utiliser des méthodes d'explorations et d'analyses multivariées de manière simplifiée.
 - o Analyse de Co-correspondance : Une méthode récente d'ordination développée dans des travaux de Ter Braak et Schaffers (2004) déjà à l'origine des CCA. Actuellement peu utilisée, cela reste tout de même une méthode prometteuse dans le cadre de l'étude des relations espèces-habitats. L'intérêt principal de cette nouvelle méthode est qu'elle permet la comparaison directe entre deux

communautés d'espèces plutôt que la comparaison entre une communauté d'espèces et des variables environnementales, avec des implications directes pour étudier les relations entre communautés végétales et animales.

- ANOSIM et SIMPER : Les analyses de similarités (Analysis of Similarity (ANOSIM) et Similarity Percentages (SIMPER)) permettent de discriminer les espèces en groupes distincts (Clarke, 1993). Il faut cependant rester prudent dans l'utilisation de ces méthodes, car elles peuvent amener à des erreurs d'interprétations (Warton *et al.*, 2012) en particulier dans l'utilisation de données d'abondance qui peuvent poser un problème d'indépendance statistique .
- IndVal : Le principe de la méthode IndVal est simple. Il repose sur la définition du caractère indicateur d'une espèce : une espèce est considérée comme indicatrice si elle est typique d'un groupe de relevés (elle est absente des autres groupes) et si elle est présente dans tous les relevés de ce groupe. Pour prendre en compte cette dualité, un nouvel indice en lien avec les méthodes d'ordination a été développé (voir Dufrêne et Legendre, 1997; Podani et Csányi, 2010). Il réagit à la fois à la fréquence et à l'abondance dans l'habitat par rapport aux autres. Il vise à caractériser la spécificité à l'habitat et peut se calculer à différents niveau d'une typologie d'habitat, permettant de voir quel niveau typologique à l'association « habitat-espèce » est le plus fort. De fait, cette méthode est particulièrement adaptée à l'étude des relations espèce-habitats.
- Analyses hiérarchiques : Les analyses hiérarchiques visent à regrouper des ensembles homogènes en fonction des distances de différenciation que l'on observe entre chaque individu. De nombreux indices existent pour calculer ces distances (Legendre et Legendre, 2012). Des algorithmes, eux aussi nombreux, permettent ensuite de regrouper les individus de manière homogène (Carteron *et al.*, 2012; Méricot *et al.*, 2010).

Méthodes « explicatives » :

- ANOVA/MANOVA : L'analyse de la variance est un test permettant de vérifier que plusieurs échantillons sont issus d'un même ensemble homogène. On peut ainsi déterminer par exemple si l'abondance d'une espèce est égale dans différents types d'habitats.
- Régression : Les régressions regroupent de nombreux types d'analyses, qui cherchent à étudier la relation d'une variable (par exemple, la présence/absence d'une espèce) avec une ou plusieurs autres variables (par exemple, des variables climatiques).
- Modèles de distribution d'espèces : Les modèles de distribution d'espèces (« Species Distribution Models » (SDM)) sont aujourd'hui omniprésents dans la recherche en écologie et en conservation de la biodiversité (Guisan *et al.*, 2013). Ils se sont développés très rapidement au cours des 10 dernières années après des premiers travaux dans les années 1980 (Figure 10) (Guisan et Thuiller, 2005; Guisan et Zimmermann, 2000). Ces modèles mettent en relation des données de distribution d'espèces connues avec des variables environnementales de leurs habitats écologiques (niche) par le biais de modèles statistiques (régression, « machine learning », etc.). La figure 11 résume les étapes de ce type de modélisation. Le choix des variables dépend

largement de l'échelle d'étude (Scott, 2002; Thuiller *et al.*, 2004). A large échelle (continent, monde), des variables bioclimatiques et physiques sont principalement utilisées (par exemple : température, précipitation, topographie).

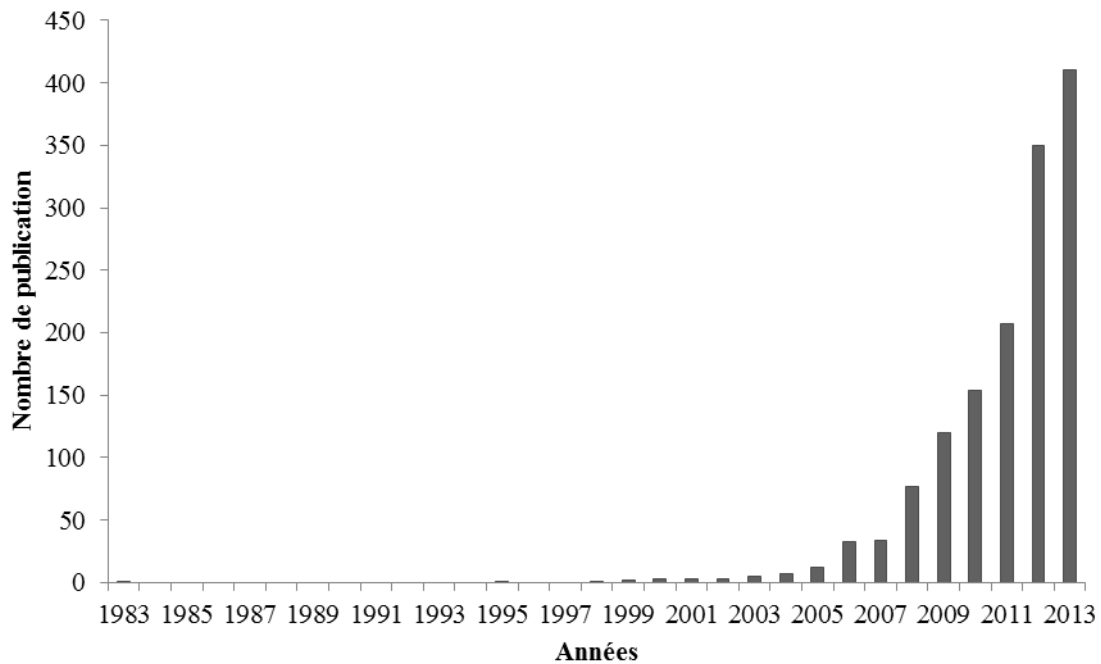


Figure 10 : Nombre de publication traitant des modèles de distribution d'espèces au cours du temps ($n = 1490$, voir annexe).

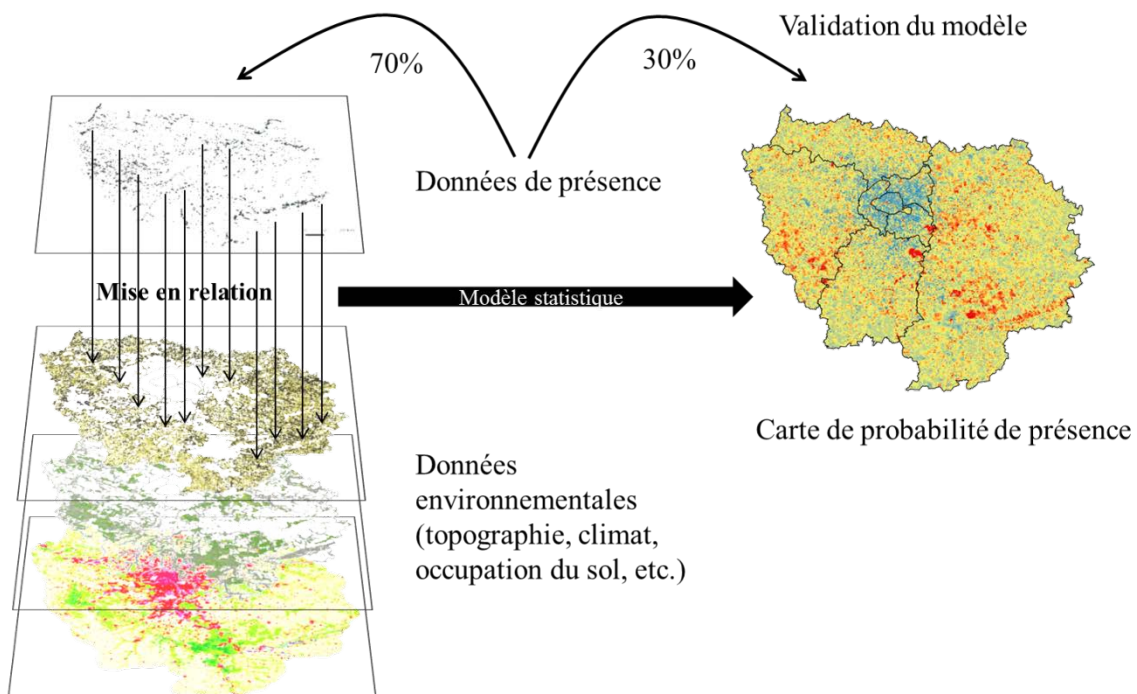


Figure 11 : Schématisation du concept théorique des modèles de distribution d'espèces.

Toutes ces méthodologies statistiques permettent de statuer sur la significativité des relations entre les espèces et les habitats. Cependant, il faut faire la différence entre une relation

significative et la « force » de la relation. En effet, une relation significative d'un point de vue statistique entre un habitat et une espèce peut être faible. Il faut donc bien prendre en compte, en plus de la significativité de la relation, sa quantification. Par exemple, imaginons qu'un papillon est significativement plus fréquent dans une prairie de fauche que dans une prairie mésophile. Si la différence de fréquence porte sur 44 % contre 38 %, ceci ne s'interprète pas de la même manière que 44 % contre 10 %, d'un point de vue biologique et pour la conservation alors que ces différences peuvent toutes les deux être très significatives d'un point de vue statistique.

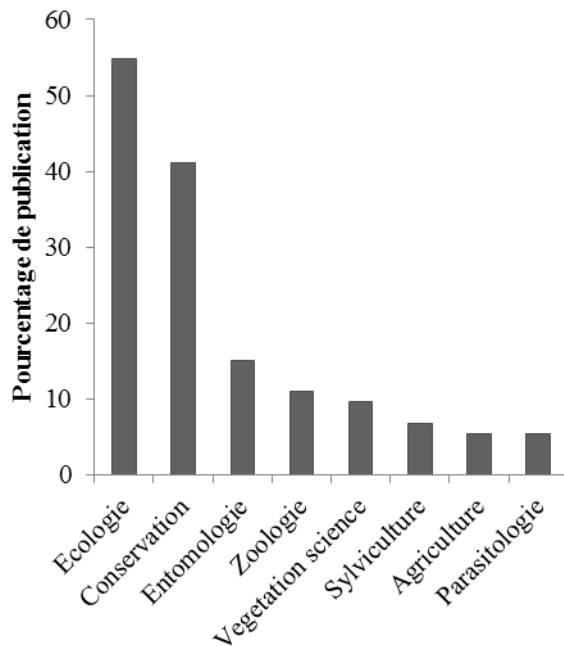


Figure 12 : Pourcentage de publication ($n=73$) utilisant la méthode INDVAL (Dufrêne et Legendre, 1997) en fonction du domaine de recherche. Certaines publications pouvant représenter plusieurs domaines de recherches, elles sont comptées plusieurs fois.

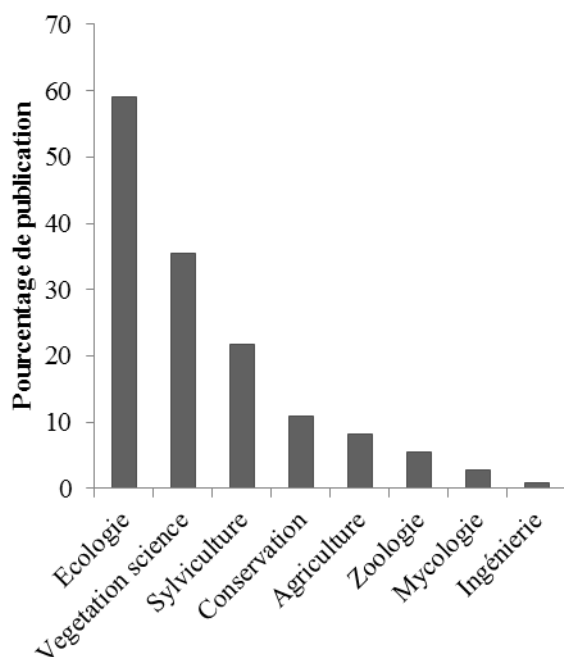


Figure 13 : Pourcentage de publication ($n=110$) utilisant le logiciel CANOCO (Braak, 1988) en fonction du domaine de recherche. Certaines publications pouvant représenter plusieurs domaines de recherches, elles sont comptées plusieurs fois.

Certaines méthodes d'analyses sont plus appropriées à des questions de conservation que d'autres. La méthode IndVal se retrouve en grande majorité dans des études traitant d'écologie en général mais aussi plus particulièrement de conservation (Figure 12). On ne retrouve pas le même patron d'utilisation pour toutes les méthodes ou les outils. L'utilisation du logiciel CANOCO s'effectue par exemple surtout pour des études de végétation (Figure 13). Certaines méthodes ont une utilisation trop répandue pour pouvoir en tirer des tendances à travers l'étude des relations « espèces-habitats ». De plus, les méthodes les plus simples restent difficiles à détecter car elles sont parfois utilisées en amont d'autres méthodes plus complexes ou alors seulement pour explorer et synthétiser l'information des données.

D'autres méthodes, plus complexes, mais traduisant bien le concept de relations entre espèces et habitats sont par contre abordables dans le cadre d'une analyse poussée de la bibliographie. Ainsi, les modèles de distribution d'espèces sont des outils aujourd'hui très représentés en écologie et en conservation. Il semblait donc important de les aborder de manière plus approfondie. Des synthèses bibliographiques existent sur ces méthodes (voir Guisan et Zimmermann, 2000; Elith et Leathwick, 2009 ou encore Austin, 2007) mais ici nous avons traité un panel de 154 publications de manière quantitative sur les questions d'échelle d'utilisation de ces méthodes, de groupes taxonomiques étudiés et de données environnementales utilisées (voir partie 2.2). La même approche d'analyse quantitative a été entreprise sur la méthode IndVal mais sur un pool de publications plus restreints (n = 31), cette méthode restant moins utilisée.

Au-delà d'une distinction méthodologique entre méthodes descriptives et méthodes explicatives, une autre différence s'observe entre les méthodes s'intéressant aux communautés d'espèces dans leurs ensembles (par exemple : ANOSIM, NMDS, CCA, PCA, etc.) et les méthodes qui font le lien entre une espèce et les variables de l'habitat (SDM, IndVal, SIMPER, etc.). Les méthodes sur les communautés d'espèces donnent des résultats, non pas par espèce, mais cherchent plutôt à voir si le turnover de composition des communautés étudiés peut être relié à une variable de l'habitat donnant ainsi un caractère intégré aux résultats alors que les méthodes espèce-centrée sont plus intéressantes pour obtenir des informations sur une espèce et donc par exemple dans l'optique d'une base de données des relations entre les espèces et leurs habitats.

En résumé,

La longue histoire scientifique de l'étude des relations entre les espèces et leurs habitats, à travers le développement de l'écologie, a permis la création de très nombreuses méthodologies statistiques, tant descriptives qu'explicatives.

Récemment, les modèles de distribution d'espèces se sont imposés comme un outil puissant, tant pour la compréhension théorique des relations entre les espèces et leurs environnements que pour des actions et des mises en place de politiques de conservation. Ils permettent d'approfondir nos connaissances entre la distribution des espèces et les variables de l'environnement, à différentes échelles spatiales et avec des données de sources différentes,

dont des données atlas, jusqu'ici difficilement ou peu exploitées. Reste que le champ d'investigation entourant l'apport des cartographies d'habitat ou plus simplement des données relatives à l'habitat dans ce type de modélisation est encore largement sous étudié et pourrait à terme donc révéler l'intérêt de ces données pour la conservation des espèces.

La méthode IndVal semble aussi un outil intéressant pour caractériser le lien d'association « espèce-habitats » de manière quantitative et pourrait être la valeur indicatrice à privilégier dans le cadre de la création d'une base de données résumant ces relations.

2.2. Les modèles d'études biologiques et de données de l'habitat

- Groupes taxonomiques

L'étude des relations entre les espèces et les habitats s'effectue sur tous les groupes taxonomiques sans réelles distinctions. L'étude des plantes reste largement en avance, en particulier sur les descriptions des assemblages d'espèces, si l'on prend en compte les publications de phytosociologie et de phyto-écologie. Cependant, ce type d'approche (l'habitat associé à une communauté d'espèces) se retrouve aussi pour certains autres groupes comme les insectes (Bazelet et Samways, 2011; Hein *et al.*, 2007; Poniatowski et Fartmann, 2008; Puissant, 2002).

Les invertébrés, en particulier les insectes, restent, de manière globale, sous-étudiés en écologie et en conservation (Cardoso *et al.*, 2011; Fontaine *et al.*, 2007; Hadfield, 1993; McKinney, 1999) alors qu'ils représentent une part importante de la biodiversité (Dunn, 2005; Stuart *et al.*, 2010). On retrouve cette disparité paradoxale dans la liste des espèces de la Directive Habitats (Cardoso, 2012). En effet, dans les directives européennes, les invertébrés sont sous-représentés alors que les vertébrés, en particulier, les oiseaux et les mammifères sont surreprésentés (Hochkirch *et al.*, 2013). Un décalage net s'observe entre les statuts des espèces dans les dernières études sur les listes rouges des papillons (van Swaay *et al.*, 2011) et des libellules (Kalkman *et al.*, 2010) et leurs représentations dans la liste d'espèce de la Directive Habitats : seul 34% et 19% respectivement des espèces menacées en Europe sont cités dans les annexes de la Directive Habitats. Pourtant, les invertébrés représentent une opportunité importante de compréhension des relations entre les espèces et les habitats, se trouvant à la frontière entre la végétation et les taxons « supérieurs » comme les oiseaux et les mammifères et l'un des piliers des processus fonctionnels au sein des écosystèmes (Kim, 1993). Ils pourraient représenter de bons indicateurs des mécanismes tant sur les aspects de connectivités que sur les aspects de filtres locaux environnementaux et d'interactions biotiques.

Le principal facteur limitant les études sur certains groupes taxonomiques, et en particulier les invertébrés, est le manque de données disponibles. Une qualité d'échantillonnage insuffisante peut aussi complexifier l'utilisation de données même si ce type de problématique tend à diminuer avec le développement de nouvelles méthodes statistiques (Elith *et al.*, 2006). Il y a

donc toujours un besoin important d'amasser des données sur la distribution des espèces et si possible de manière standardisée pour simplifier leurs utilisations et augmenter leur pouvoir prédictif.

- Résultats quantitatifs sur les modèles de distribution d'espèces et la méthode IndVal pour les groupes taxonomiques

Une étude quantitative de la bibliographie a été entreprise sur les modèles de distribution d'espèces et la méthode IndVal, qui sont des outils importants en écologie aujourd'hui et en particulier dans la compréhension des relations entre les espèces et les habitats.

Cette étude quantitative, portant sur 154 publications pour les modèles de distribution d'espèces, a permis de faire ressortir la prépondérance des études portant sur les plantes (Figure 14). Principalement étudiées à une échelle large ou régionale, les plantes sont intégrées dans 88 publications, c'est-à-dire plus de la moitié du pool réunis (57%). Ensuite, viennent les oiseaux et les mammifères avec 31 (20%) et 18 (12%) études respectivement. Les invertébrés et l'herpétofaune (reptiles et amphibiens) sont à la traîne avec respectivement 12 et 11 publications utilisant des données sur ces taxons (environ 7% chacun), les invertébrés étant majoritairement représentés par les insectes (9 publications). A noter que seulement 5% des études comprennent des analyses multi-taxonomiques, où les invertébrés sont souvent rassemblés, de même pour les amphibiens et les reptiles. Les plantes sont principalement étudiées avec des données sur les oiseaux, les mammifères ayant peu d'analyses communes avec d'autres groupes.

On remarque dans ces données que relativement, les plantes, oiseaux et mammifères sont plus majoritairement étudiés à des échelles régionales ou locales que les invertébrés même s'il reste difficile de conclure vu le faible nombre d'études portant sur les invertébrés (Figure 14).

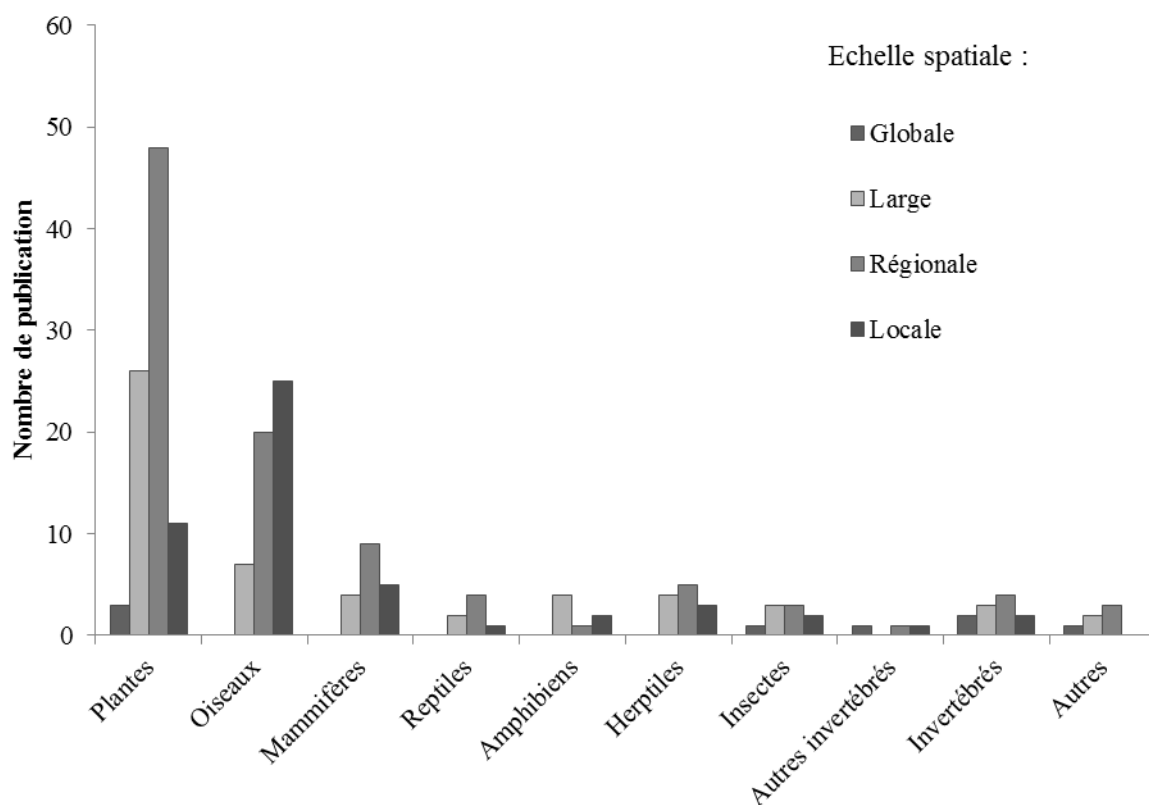


Figure 14 : Nombre de publications utilisant des modèles de distribution d'espèces selon différents groupes taxonomiques et échelles d'étude spatiale. A noter que certaines publications peuvent intégrer des données de plusieurs groupes taxonomiques.

Pour faire le lien avec les données de l'habitat, dans cette étude quantitative, les types de données d'habitats ont aussi été récupérées selon quatre grandes typologies, trois faisant référence plutôt à l'habitat catégoriel : données de mode d'occupation du sol, données d'unité de végétation et des données de télédétection et le dernier faisant plus référence à l'habitat écologique, basé sur la niche écologique via les données bio-topo-climatiques, c'est-à-dire les données topographiques et climatiques en relation avec les organismes étudiés.

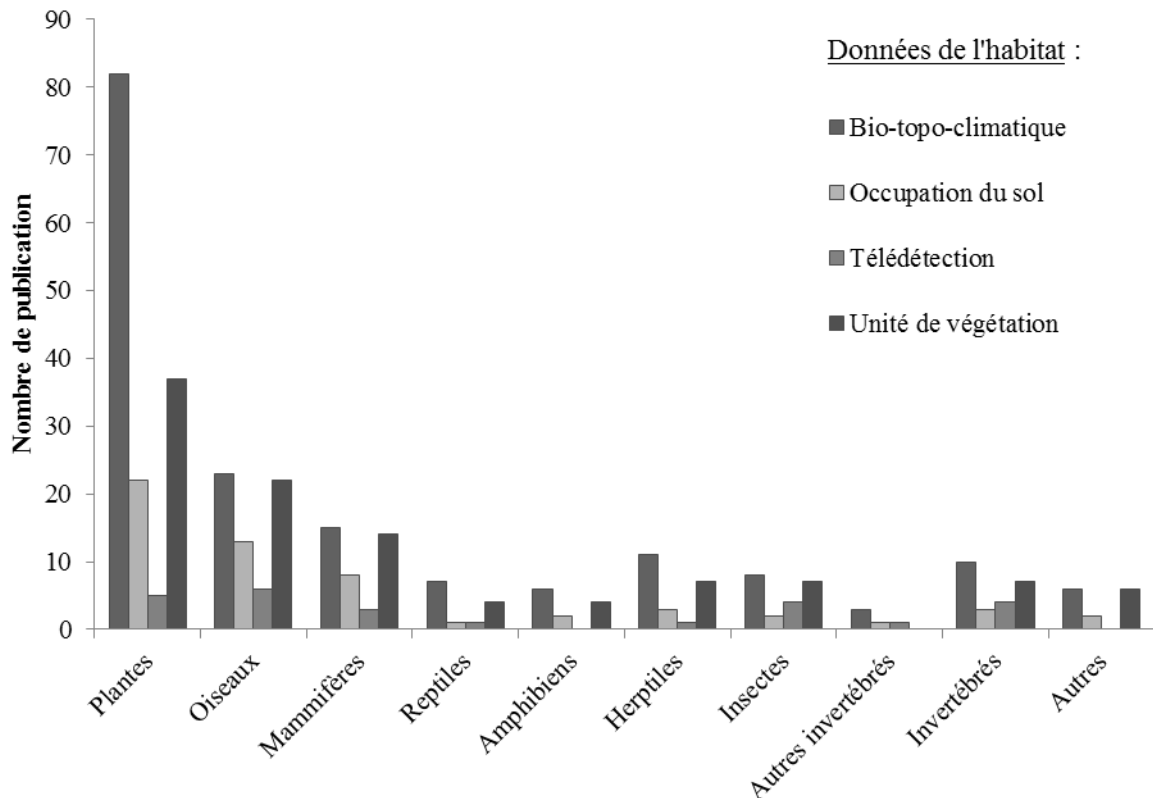


Figure 15 : Nombre de publications utilisant des modèles de distribution d'espèces selon différents groupes taxonomiques et données de l'habitat. A noter que certaines publications peuvent intégrer des données de plusieurs groupes taxonomiques.

Les résultats montrent que les données bio-topo-climatiques sont les plus utilisées dans ce type de modélisation de la distribution des espèces (Figure 15). Ces modèles étant basés sur le concept de la niche écologique, il paraît logique que la description de l'habitat s'appuie sur l'approche de l'habitat écologique représenté par la niche des espèces.

De façon relative (voir Figure 19, annexe), les données de description de l'habitat semblent réparties de manière similaire entre les groupes taxonomiques. A la suite des données bio-topo-climatiques, les données s'appuyant sur des unités de végétation sont les plus importantes alors que les données de télédétection restent sous-utilisées malgré leur potentiel (voir ci-dessus, Figure 15).

Pour la méthode IndVal, le pool de publications obtenu par la même méthode quantitative de recherche bibliographique est beaucoup plus restreint (n=31, voir partie 2.1). Ce pool restreint s'explique par le fait que l'on recherche ici les études utilisant la méthode IndVal et faisant explicitement un lien avec l'habitat. Ces études portent alors massivement sur les invertébrés (81%) et en particulier les insectes (71%), le reste étant partagées entre les plantes et les autres des groupes taxonomiques. Encore une fois, peu d'études (10%) utilisent des données multi-taxonomiques.

- Données d'habitat

L'étude bibliographique portant sur près de 500 articles montre que les données d'habitat utilisées sont extrêmement dépendantes de chaque étude et en particulier des informations disponibles de façon spatialisées. En effet, la plupart des travaux s'appuient sur des données d'habitat catégoriel provenant de typologies existantes (Corine Land Cover, EUNIS, etc.) mais ils ne les utilisent que partiellement dans le sens où les classes d'habitats sont redéfinies en fonction de la question de recherche. Les typologies d'habitat obtenues sont donc contextuelles mais basées sur des typologies connues. Les regroupements de classes d'habitat à partir des classes des typologies existantes se fait la plupart du temps *a priori*, en fonction des questions des scientifiques et donc à dire d'expert.

L'utilisation des typologies d'habitat catégoriel déjà existantes reste cependant assez marginale. Une simple recherche bibliographique avec comme mots-clés « EUNIS » ressort peu de résultats (n = 43). Dans ces publications, douze sont en lien avec l'écologie terrestre et parmi elles, plus de la moitié s'intéressent à la part des plantes invasives dans les habitats européens, ces habitats étant définis sous la typologie EUNIS (voir par exemple Chytry *et al.* 2008, 2005). Le reste des publications est soit sans relation avec l'écologie, soit s'intéresse aux systèmes aquatiques (marins principalement). On retrouve ainsi une dizaine de publications supplémentaires utilisant EUNIS sur les habitats aquatiques. Cela reflète l'une

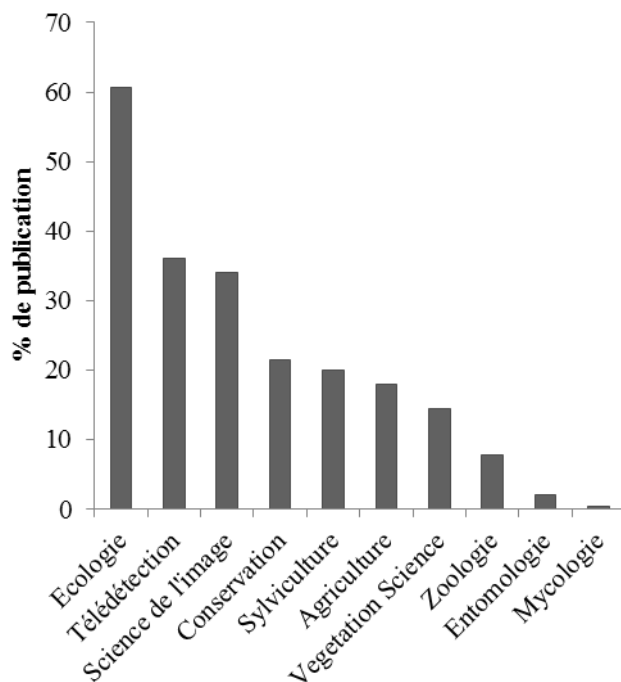


Figure 16 : Pourcentage de publications (n= 285) utilisant des données de cartographie d'usage des sols en fonction du domaine de recherche, certaines études pouvant être citées plusieurs fois par domaine.

des particularités et innovation de cette typologie qui intègre bien ces habitats au contraire des autres typologies comme CORINE Biotopes et Corine Land Cover. Il est cependant intéressant de noter que dans ce cadre, la typologie EUNIS est testée dans les travaux de Barbera *et al.* (2012) où les auteurs concluent que la typologie EUNIS ne semble pas convenir pour classer des habitats tels que perçus entre autres à partir des compositions des communautés d'algues. Les classes EUNIS, très structurées, semblent ainsi contenir une mosaïque d'habitats avec beaucoup d'écotones. Les auteurs remarquent d'ailleurs que pour la création de cartographie d'habitats à large échelle, l'utilisation des mêmes méthodes que celles utilisées pour leur travail est répandue et qu'ainsi la typologie EUNIS ne serait pas efficace pour en rendre compte.

L'utilisation de la base de données Corine Land Cover est beaucoup plus répandue, à l'image des données utilisant une cartographie d'usage des sols (Figure 17). Une recherche simple avec pour mots-clés « Corine Land Cover » permet d'obtenir 256 publications. Cela s'explique facilement par le fait que ce n'est surtout pas simplement une typologie mais également une base de données de cartographie d'utilisation du sol, c'est-à-dire un outil stratégique et utilisable directement dans les études comme source de données même si cette cartographie montre ses limites notamment au niveau de la précision du grain.

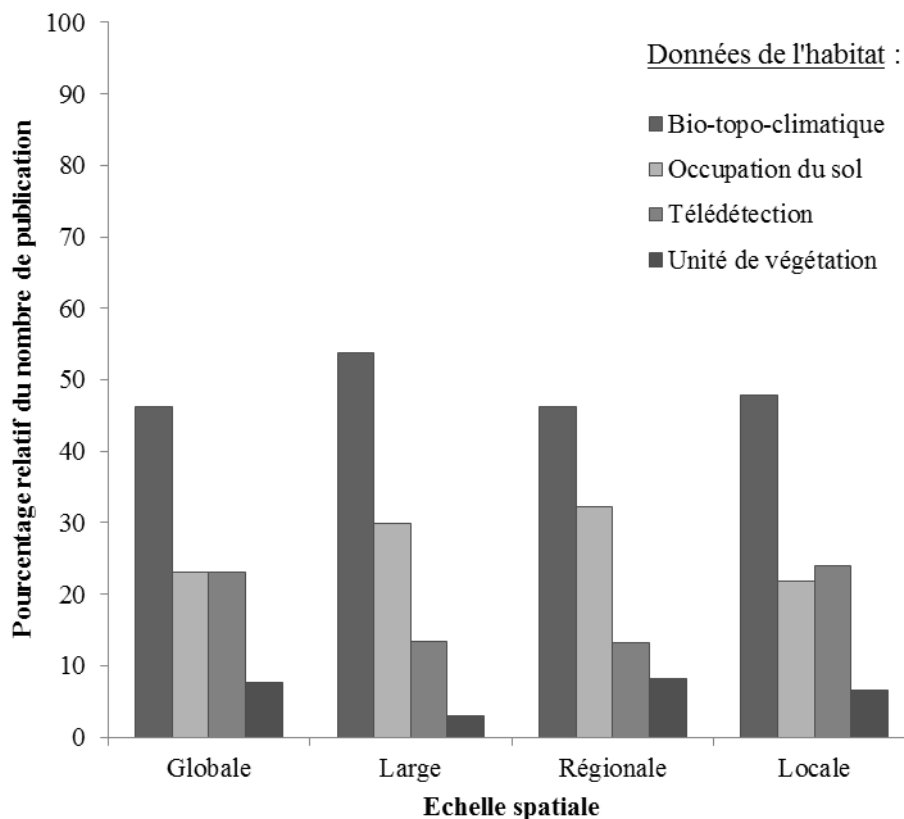


Figure 17 : Pourcentage de publications (relatif aux sommes du nombre de publications par échelle spatiale) utilisant des modèles de distribution d'espèces selon différentes données de l'habitat et échelles spatiales d'étude. A noter que certaines publications peuvent intégrer des données de plusieurs types de données de l'habitat.

L'analyse quantitative sur les modèles de distribution d'espèces permet de confronter l'utilisation des données de l'habitat avec l'échelle spatiale à laquelle l'étude a été menée (Figure 17). On remarque des patrons d'utilisation similaires entre les différentes échelles spatiales avec une utilisation importante des données bio-topo-climatiques quelle que soit l'échelle spatiale considérée. De manière intéressante, les données de télédétection semblent tout autant utilisées à une échelle globale qu'à l'échelle locale, tout comme les données d'occupation du sol. Ces dernières sont souvent la seule source d'information disponible pour les chercheurs, expliquant ce patron d'utilisation de ces données. Au contraire, l'utilisation de manière plus rare des données de télédétection (dans 29% des études contre 55% pour les données d'occupation du sol) peut s'expliquer par la nouveauté de ce type de données (Pettorelli *et al.*, 2014a).

Les résultats pour la méthode IndVal montrent qu'elle est principalement utilisée dans des études à une échelle spatiale locale (84%), le reste étant à une échelle régionale au mieux. Plus de la moitié des auteurs de ces études définissent l'habitat *a priori* et de manière centrée sur l'étude sans tenir compte de typologies existantes. Par exemple, Caballero et Léon-Cortés (2012) utilisent dans leur étude des types d'habitat via des unités de végétation qu'ils définissent eux-mêmes à partir d'aspects fonctionnels (fragmentation par exemple) et spécifiques (présence d'une ou plusieurs espèces) mais sans s'appuyer sur une typologie préexistante. Dans l'utilisation de la méthode IndVal, l'habitat catégoriel est principalement utilisé via les unités de végétation (30%) et un peu par les données de modes d'occupations du sol (13%). Aucun étude n'utilise des données de télédétection brute ou des données liées à l'habitat écologique (bio-topo-climatiques).

Dans le cas d'études à large échelle, l'utilisation des typologies dans leurs formes originales s'accroît même si les données restent modifiées, ceci pour entrer en cohérence avec les données biologiques (distribution des espèces, abondance, etc.) souvent plus complexes à obtenir. Thuiller *et al.* (2004) s'intéressent par exemple à l'importance des données d'utilisation des sols dans les modèles de distribution d'espèces à l'échelle de l'Europe. L'étude se base ainsi sur le projet PELCOM, une base de données d'utilisation du sol à 1km de résolution obtenue à partir de données de télédétection principalement. Les données sont agrégées en fonction de la résolution des données biologiques et climatiques mais la typologie initiale de la base de données (PELCOM website, 2000) est conservée dans l'étude.

L'utilisation des données de télédétection semble être une importante innovation et va croissant dans les études. Utilisées jusqu'ici comme données d'entrée pour caractériser par exemple des habitats en mode d'occupation du sol, elles sont maintenant utilisées sous leurs formes continues, offrant une alternative intéressante aux données catégorielles (comme les modes d'occupation du sol) (Pettorelli *et al.*, 2014b; Sheeren *et al.*, 2014; Shirley *et al.*, 2013; St-Louis *et al.*, 2014; Verburg *et al.*, 2011). Ces données de télédétection sont principalement basées sur la végétation comme le « Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) » ou le « Enhanced vegetation index (EVI) », qui sont parmi les deux indices standardisés les plus connus et utilisés aujourd'hui (Jiang *et al.*, 2008; Pettorelli *et al.*, 2011; Warren *et al.*, 2014).

En résumé,

Les relations entre les espèces et les habitats sont étudiés sur de nombreux groupes taxonomiques avec un biais important en faveur des plantes, oiseaux et mammifères. Les invertébrés, et en particulier les insectes, qui pourraient présenter de nettes relations à l'habitat (communauté végétale), sont sous-étudiés dans la littérature, en partie du fait d'un manque de données disponibles. On observe généralement peu d'études multi-taxonomiques malgré les atouts qu'apportent ces approches (voir Di Minin et Moilanen (2014) par exemple).

Les données de l'habitat sont diverses également et leurs utilisations ou leurs types sont très dépendants de chaque étude et de l'échelle spatiale considérée. L'habitat catégoriel est

souvent utilisé dans sa forme brute et re-catégorisé par les auteurs de l'étude pour mieux répondre à des questions spécifiques. Peu de données d'habitat sont comparables entre les études. Il n'existe pas de standardisation générale de ces données mais les données continues issues de la télédétection pourraient être une manière de palier à ce problème.

significative. L'impact d'une typologie précise comme celle des habitats naturels utilisé dans l'étude est lui aussi significatif et se révèle même être le paramètre environnemental expliquant le mieux les assemblages d'espèces (hors patrons spatiaux) et cela pour tous les groupes taxonomiques. Les auteurs concluent que les habitats naturels (selon leur définition fondée sur des données phytosociologiques) sont important pour expliquer les patrons de distribution des espèces parce qu'ils permettent d'obtenir de meilleurs résultats que ceux basés sur une description des habitats *via* la télédétection.

Les résultats de cette étude, parfaitement en adéquation avec les questions soulevées dans ce rapport, restent tout de même relativement restreints, tant en termes de diffusion (publication dans une revue spécialisée) que de zone géographique couverte. La République Tchèque est en effet l'un des états de l'UE le plus engagés dans les approches de classification de l'habitat sur la base de relevés phytosociologiques, ceci favorisant les recherches sur le territoire tchèque mais il conviendrait d'engager des études similaires sur d'autres zones géographiques.

3.2. L'influence des typologies

Comme présenté dans la partie 2.2., la diversité des méthodes pour rendre compte de l'habitat et l'utilisation contextuelle des typologies dans les études rend difficile l'interprétation de la bibliographie. Il est ainsi difficile d'en sortir un message clair sur l'influence que cette typologie peut avoir sur les relations entre les espèces et les habitats.

De plus, peu d'études s'intéressent directement à l'influence des typologies (voir encadré 8 tout de même). **En fait, la question ne se pose pas réellement car les données de typologies d'habitats sont trop rares pour que le choix entre différentes données typologiques de l'habitat soit une problématique importante. Les études s'intéressant à l'influence des types d'habitats sur la diversité d'un groupe taxonomique utilisent la donnée disponible à l'échelle spatiale correspondante.** Carré *et al.* (2009) par exemple se basent sur la typologie Corine Land Cover pour étudier l'impact des types d'habitats sur les pollinisateurs. Au sein même de ce groupe, ils concluent que les types d'habitats ayant un impact sur la diversité sont différents selon les groupes taxonomiques de pollinisateurs et leurs résultats ne sont pas concordants avec la littérature associée pour certains des groupes. Pour expliquer ces différences, les auteurs précisent bien qu'ils ont utilisé une typologie et donc une définition de l'habitat différente des autres études (en l'occurrence plutôt basée sur une cartographie directe *a priori* de certains types d'habitats). Dans l'étude de Divíšek *et al.* (2014), les auteurs démontrent que pour la plupart des groupes taxonomiques, le type de typologie est important. En comparant leurs travaux avec ceux de Luoto *et al.* (2006) et ceux de Storch *et al.* (2003) qui trouvent que la distribution des papillons est majoritairement expliquée par des variables climatiques, Divíšek *et al.* (2014) considèrent que c'est la qualité de la description des habitats, donc la qualité de précision de la typologie qui explique l'inconsistance de leurs résultats avec ceux de ces deux études, où des données de description de l'habitat de moindre précision sont utilisées.

Dans une synthèse bibliographique s'intéressant à la modélisation des habitats d'espèce à partir de données d'utilisation des sols, Schlossberg et King (2009) montrent les limites d'une telle approche et pointent quatre raisons principales : (i) l'avis d'expert des études, qui est inclus dans 97% des études de la synthèse, montre une grande variabilité sur une même question, (ii) les modèles ignorent les dynamiques des populations entraînant une surestimation de l'aire d'occupation des habitats, (iii) l'habitat n'est pas synonyme d'occupation du sol et (iv) la sur-simplification des patrons d'utilisation de l'habitat : les préférences à l'habitat des espèces varient de manière continue et pas de façon discrète comme les catégories des modes d'occupations du sol le font dans ces modèles. Dans leur introduction, Gaillard *et al.* (2010) appellent cela la définition structurelle de l'habitat. Ils pointent de la même manière les limites d'une telle définition en précisant que selon chaque typologie ou classification, des variables continues (de ressources ou de conditions environnementales) deviennent des catégories discrètes et qu'ainsi, l'habitat, qui en résulte, n'est plus spécifique à une espèce et donc difficile à relier à celle-ci.

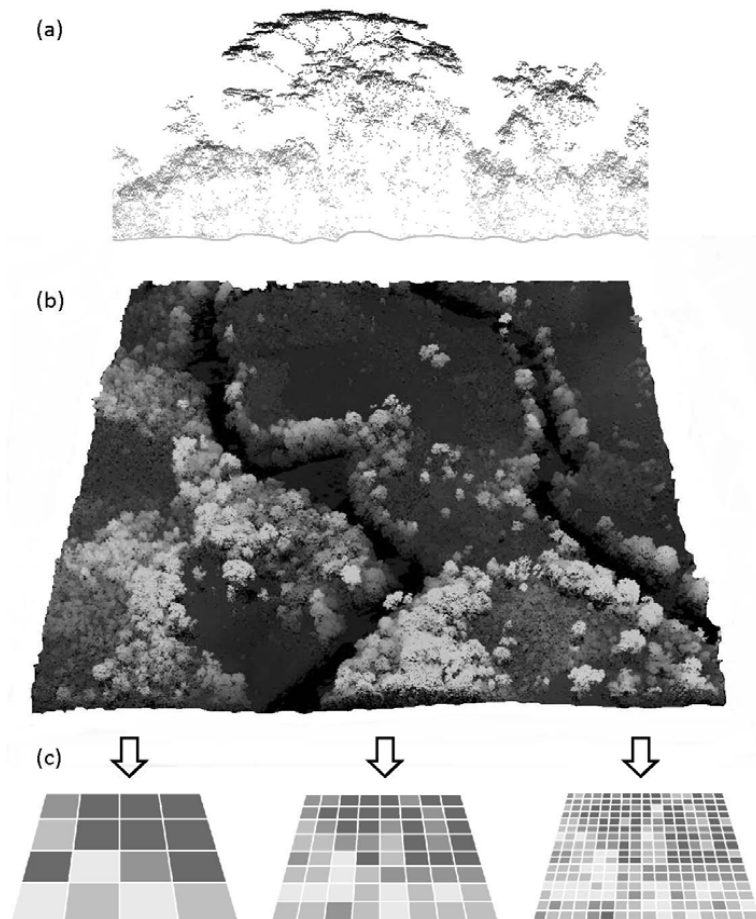


Figure 18 : Exemple d'utilisation des données LiDAR dans l'étude de la structure de la végétation (a) vertical, (b) à large échelle et (c) facilement extractible à différentes tailles de grain en fonction des groupes taxonomiques étudiés. Adapté de Simonson *et al.* (2014).

Ainsi, l'arrivée de nouvelles méthodes basées sur la télédétection permet d'entrevoir aujourd'hui les faiblesses d'une approche catégorielle de l'habitat (Cord and Rödder, 2011; Gillespie *et al.*, 2008). Cord *et al.*, (2014), dans une étude récente, avancent que les variations locales des conditions environnementales ne peuvent pas être représentées par des données catégorielles d'utilisation du sol. Cependant, les données continues de télédétection peuvent outrepasser ce problème. Rocchini (2013) montre également à travers l'étude de Jiang *et al.* (2013) les perspectives d'utilisation des données de télédétection. De manière concrète, les données de télédétection, utilisées dans un format brut, pourraient permettre de mieux prédire la distribution de nombreuses espèces dont celles difficiles à détecter (comme dans l'étude de Jiang *et al.*, 2013) pour un coût financier et un temps bien moindre que les méthodes conventionnelles d'échantillonnages *via* des inventaires par exemple (Shirley *et al.*, 2013). Les cartographies associées à ces études seraient des outils et des bases performantes pour ensuite par exemple orienter des échantillonnages et permettre ainsi d'optimiser les faibles ressources allouées à la conservation. De plus, dans une récente synthèse bibliographique, Simonson *et al.* (2014) rappellent les opportunités offertes par les données de télédétection de type LiDAR (Figure 18) qui permettent de mesurer de manière effective une sélection d'indicateurs de structure de la végétation (choisis dans la littérature et parmi les plus utilisés) offrant des données plus facilement accessibles, standardisées et non dépendantes de l'observateur ou de l'étude (voir aussi les perspectives de la méthode LiDAR dans le récent article de Davies et Asner (2014)). Cependant, il faut relativiser ces approches par la télédétection car les données brutes issues des satellites ne sont pas forcément facilement manipulables par les acteurs opérationnels. En effet, les variables brutes, même si elles expliquent mieux les relations « espèces-habitats », ne sont pas facilement interprétables par les scientifiques et les acteurs sur le terrain. On passe d'une vision catégorielle de l'habitat qui correspond bien à une optique opérationnelle, à une vision continue de l'habitat *via* des variables pratiques, informatives et précises pour les modélisations mais pas forcément très interprétables pour la mise en place des actions de conservation. Un test intéressant consisterait à comparer la qualité de modèles de distribution d'espèce utilisant des informations sur les habitats catégoriels (décrits par la végétation, avec diverses approches possibles selon le grain d'analyse) avec des données de télédétection, en faisant varier les groupes taxonomiques et les grains d'analyse. Malheureusement, nous n'avons pu identifier aucune étude de ce type dans la littérature.

Dans l'approche « espèce-centrée » de l'habitat par la niche (habitat écologique), la question des ressources pour l'espèce est essentielle. Dennis *et al.*, (2014) ont récemment synthétisé et repris les travaux des dix dernières années sur les « Resource-based Habitats (RBH) » appliqués aux cas des papillons (Dennis *et al.*, 2006, 2003). Ces travaux montrent encore que la description simple de l'habitat par la végétation échoue à décrire le « vrai » habitat des espèces et en particulier à une échelle utile pour l'aménagement (Dennis, 2010). Cependant, même si les besoins en ressources d'une espèce et ses exigences écologiques sont bien connus, réussir à récupérer et analyser ces variables reste extrêmement complexe dans certains cas et la solution simple et pragmatique reste donc de décrire l'habitat comme une unité de végétation. On retrouve ici un peu la même problématique qu'au-dessus avec

l'utilisation des données issues de la télédétection, c'est-à-dire un écart entre la théorie et la pratique dictée par les données disponibles et la capacité à les interpréter.

En ouvrant les recherches bibliographiques et en s'intéressant au milieu marin, on remarque que les difficultés sont les mêmes pour ce qui est de la mise en place d'une typologie d'habitat commune dans ce milieu. Frascchetti *et al.* (2008) comparent dans leurs travaux un ensemble de dix typologies existantes des habitats marins et montrent que ces classifications sont soit trop vagues, soit trop précises. D'un côté, certaines classifications sont basées uniquement sur des communautés d'espèces marines et demandent des résolutions taxonomiques trop précises, mettant en avant des changements à trop fine échelle spatiale, compliquant leur utilisation en termes d'habitat opérationnel. D'autre part, les classifications trop peu précises rassemblent des assemblages d'espèces complètement différents et faussent la lecture des variations environnementales intra-classes, rendant difficile l'interprétation.

3.3. Homogénéité et hétérogénéité des réponses

L'étude de la bibliographie portant sur les relations entre les espèces et leurs habitats laisse entrevoir peu d'homogénéité dans les réponses. D'une part, il est difficile d'obtenir une vision objective de ces relations car leur définition est très large et s'appuie sur deux notions qui sont encore aujourd'hui floues et discutées au sein de la communauté scientifique (voir partie 1.1). Ainsi, la pertinence d'un ensemble de publications traitant de ces relations, extraites de l'immense domaine scientifique qu'est l'écologie aujourd'hui est très difficile à déterminer. **La principale homogénéité, qui ressort de la bibliographie, pose le constat que l'étude de ces relations est principalement limitée par les données disponibles, que ce soit des données de distribution des espèces (et cela pour différents groupes taxonomiques) ou pour les données décrivant l'habitat.** Ces résultats concordent avec la récente synthèse bibliographique de Camaclang *et al.* (2014) sur les pratiques d'identification des habitats critiques pour les espèces menacées, c'est-à-dire l'habitat résiduel de l'espèce essentiel à sa survie et à sa restauration.

- L'influence des méthodes ? Le cas de l'avis d'expert

L'avis d'expert est utilisé pour pallier le manque de données et d'études observées dans la littérature. C'est une méthode rapide d'évaluation des relations entre les espèces et leurs habitats mais qui peut comporter des biais importants (McBride *et al.*, 2012). Ainsi, Reif *et al.* (2010) proposent que l'avis d'expert soit réservé au cas où les données pour effectuer des mesures quantitatives ne sont pas disponibles. Quand elles le sont, les méthodes statistiques sont à privilégier pour déterminer les associations entre des espèces et l'habitat considéré. Par exemple, Chytrý *et al.* (2002) montrent que leur mesure de la fidélité des espèces à des unités de végétation est plus efficace pour déterminer des espèces diagnostics que les avis d'expert. L'avis d'expert est un exemple de plus où l'on observe peu d'homogénéité dans les réponses. Cette méthodologie offre des perspectives intéressantes dans certains cas mais échoue dans d'autres et aucune généralité ne semble pouvoir en être tirée. Ce cas trivial reflète néanmoins ce que l'on observe pour la plupart des méthodologies mais principalement du fait d'un

manque de moyens et de données pour empiriquement pouvoir faire des conclusions plus large.

- Habitat catégoriel : phytosociologique vs. occupation du sol ?

Dans l'étude de Divíšek *et al.* (2014), pour expliquer la variation de la composition des assemblages d'espèces de différents groupes taxonomiques, les auteurs confrontent en particulier des données d'habitat catégoriel. Ils définissent les habitats naturels comme étant ceux définis à partir de données phytosociologiques et les données issues de CLC pour le mode d'occupation du sol (voir encadré 8).

Les résultats de cette étude montrent que, pour tous les groupes taxonomiques, la contribution des seuls habitats naturels dans l'explication des variations de la composition des assemblages d'espèces est relativement faible mais reste la principale variable environnementale expliquant les patrons, devant les données bioclimatiques et le mode d'occupation du sol. On observe donc dans cette étude une certaine homogénéité des réponses vis-à-vis de l'habitat catégoriel décrit à partir de la phytosociologie. L'utilisation de ces données précises d'habitats catégoriels semble donc être un atout précieux pour expliquer les patrons de distribution des espèces.

En résumé,

D'après l'étude bibliographique, l'échelle spatiale d'étude est l'un des paramètres les plus importants à prendre en compte dans le cadre des relations entre les espèces et leurs habitats. En effet, l'importance des autres variables expliquant ces relations va être dépendante de l'échelle spatiale d'étude.

La compréhension de l'influence des typologies ou des types de catégorisations de l'habitat est très largement limitée par les données disponibles. La plupart des études utilisent les données disponibles pour leur zone d'étude et il n'y a souvent pas le choix ou la possibilité de comparer entre différentes approches. Quand cela est tout de même possible, peu d'homogénéité semble ressortir lorsque l'on compare des données issues de différents types de catégorisations de l'habitat, même lorsqu'elle s'appuie sur l'avis d'expert qui doit être utilisé avec parcimonie. L'une des possibilités pour outrepasser ce problème pourrait être d'utiliser d'autres approches comme les données brutes issues de la télédétection ou des aspects en lien avec les ressources des habitats. Cependant, ces méthodes se heurtent fortement à des difficultés d'interprétations des résultats et met donc en doute leurs possibilités d'opérationnalisation pour les acteurs de la conservation.

Le développement de nouvelles données de cartographies des habitats (en particulier phytosociologique) et la consolidation des données de distribution des espèces semblent des points essentielles à maintenir pour permettre de meilleure évaluation des relations espèces-habitats.

4. Conclusion et limites :

4.1. Complexité des notions et influence de l'échelle spatiale

La complexité des notions d'espèces et d'habitats rendent difficile une synthèse sur les relations entre les espèces et leurs habitats. Ces deux termes ont des applications très fortes dans le domaine de la conservation de la biodiversité mais ils n'ont que peu de bases théoriques transposables de façon simple dans la pratique. Ce décalage entre théorie et applications met en évidence le fossé qui existe parfois entre les sciences fondamentales et les sciences appliquées et complique encore plus le dialogue entre sciences et politiques. Pourtant, l'importance du dialogue entre les acteurs scientifiques et politiques pour permettre l'amélioration des actions de conservation est mis en avant dans la littérature (Young *et al.*, 2014). Il appartient donc aux scientifiques et politiques d'améliorer les définitions de ces concepts pour les rendre réellement opérationnels permettant l'appropriation des outils et des données de caractérisation de l'habitat par tous les acteurs de la conservation de la biodiversité.

Chase (2014) a très justement résumé dans son article l'influence de l'échelle dans les concepts les plus vieux de l'écologie, en l'occurrence, le débat entre la théorie de la niche (déterministe) et la théorie neutre (stochastique) dans l'explication de la distribution des espèces. Il montre ainsi que les échelles spatiales d'observation sont le facteur principal, qui explique que l'on observe un patron plutôt qu'un autre. Il en est de même pour les relations entre les espèces et leurs habitats. A une échelle locale, une typologie fine d'habitats permettra certainement d'expliquer de manière déterministe la distribution des espèces. Cependant, si on augmente l'échelle d'observation pour se placer à large échelle et que l'on conserve cette même typologie fine d'habitats, la distribution des espèces pourrait s'expliquer seulement par des effets stochastiques. Il faut donc repenser les études en changeant la résolution spatiale des typologies selon les échelles d'étude sous peine d'expliquer les processus simplement par des effets d'échelles. Cette question d'échelle intervient également dans l'écart entre science et pratique. Les gestionnaires et aménageurs souhaitent essentiellement des informations sur des enjeux précis avec un grain fin, de quelques hectares maximum, pouvant permettre de spatialiser les mesures à prendre. Les travaux scientifiques, portés sur l'étude des mécanismes explicatifs et contraint par la disponibilité des données sur de large surface, sont plus nombreux à des grains plus larges.

Baguette et Mennechez (2004), en réponse aux critiques de Dennis *et al.* (2003) sur la conception d'habitat, pointent l'influence de l'échelle dans la théorie de Dennis *et al.* (qui se base sur une approche par la ressource de l'habitat, voir partie 1.1) et résument leurs critiques à une simple question d'échelle. Ce débat entre spécialistes d'un même domaine en écologie montre combien l'influence de l'échelle est importante dans la définition de l'habitat et donc de leurs relations avec les espèces.

4.2. Pistes de recherche

Prédire la distribution des espèces et décrire leurs interactions est l'un des nombreux défis de l'écologie, particulièrement important pour la biologie de la conservation. Les interactions biotiques influencent grandement les relations entre les espèces et leurs habitats et l'impact des échelles d'études reste encore mal connu (Wisz *et al.*, 2013). L'intégration des interactions biotiques et des relations entre les espèces et leurs habitats dans les modélisations de distribution des espèces semble être une piste de recherche prometteuse. Améliorer les scénarios futurs de distribution des espèces face au changement d'usage des sols et au changement climatique est primordial pour la conservation de la biodiversité.

De plus, l'utilisation de cartographies d'habitats comme « surrogate » à l'étude onéreuse des espèces, qui les composent, pourrait être l'un des enjeux pour l'accélération de la mise en œuvre de politiques de conservation (Murphy et Weiland, 2014). Cependant, l'utilisation de « surrogate » dans l'aménagement et la conduite de politiques de conservation montre ses limites (Murphy *et al.*, 2011). Sur les nombreuses études s'intéressant à la co-occurrence des espèces, peu d'entre-elles ont réellement pu faire le lien entre la présence d'une espèce et l'état de conservation d'une ou d'autres espèces (Austin *et al.*, 1990; Banks *et al.*, 2010; Fleishman et Murphy, 2009). Récemment, suite à une méta-analyse des travaux traitant de la congruence spatiale entre espèces, Westgate *et al.* (2014) ont conclu qu'il n'y avait pas de résultats clairs prônant qu'un sous-ensemble de taxons pouvait être représentatif de la biodiversité mais des résultats prometteurs existent, en particulier les travaux d'Arponen *et al.* (2008) où ils concluent qu'une approche au niveau des communautés (donc d'habitat dans le sens végétation), basée sur les patrons de richesse spécifique et de « turnover » de la composition des communautés seraient des proxys efficaces pour les zones à priorité de conservation (voir aussi à ce sujet les travaux de Heikinheimo *et al.* (2012) à l'échelle de l'Europe). De plus, Di Minin et Moilanen (2014) ont récemment montré qu'une stratégie de « surrogacy » basée sur une approche multi-taxons de groupes taxonomiques relativement bien connus (dans leur cas, les oiseaux, amphibiens et reptiles) couplée à l'utilisation de données d'habitats permettrait d'améliorer les prédictions de la « surrogacy ». Il reste cependant à étudier dans quels cas et à quelles échelles ce principe de substitution pourrait réellement s'appliquer aux habitats. Les récents travaux de Barton *et al.* (2014) sur l'utilisation des habitats comme « surrogate » à la diversité animale laisse penser qu'il est également difficile de trouver des réponses communes entre les groupes d'animaux et une seule caractérisation de l'habitat.

Une démarche plus approfondie sur ces questions permettrait d'appuyer ou de relativiser les actions de conservation aujourd'hui entreprises sur les habitats. Il est urgent de rendre opérationnel ce concept au-delà des définitions théoriques en améliorant le dialogue entre politiques et scientifiques à travers des processus transdisciplinaires.

4.3. Base de connaissance des relations espèces-habitats

La mise en place d'une base de connaissance entre les espèces et les habitats est aujourd'hui une nécessité dans un contexte où la notion d'habitat a pris une importance de premier ordre en conservation de la biodiversité.

Le travail réalisé dans le cadre de ce rapport permet de mieux appréhender la complexité des notions et met aussi en évidence la difficulté à sortir un message clair à travers l'imposante bibliographie que représente cette question des relations entre espèces et habitats. Dans ces questions, l'importance des effets échelle est indéniable et risque de complexifier la généralisation d'une approche plutôt qu'une autre et donc la création d'une base de connaissance unique.

De plus, la création d'une telle base de connaissance ne pourra se réaliser concrètement qu'en s'appuyant fortement sur la connaissance des experts de chaque groupe taxonomique, car il n'est pas envisageable d'obtenir des résultats empiriques pour toutes les espèces. En outre, les résultats empiriques existant aujourd'hui sont très divers, sans réel consensus et parfois difficiles à identifier. Ainsi, pour qu'une telle base de connaissance ait une efficacité opérationnelle, il semble nécessaire d'étudier l'impact de l'avis d'expert sur la compréhension des relations espèces-habitats. Il s'agit d'une question de plus en plus abordée au sein de la bibliographie (voir partie 2.1) mais qui demande encore à être approfondie. Cependant, le recours à l'avis d'expert, surtout vu les potentielles limites (voir partie 3.3) ne doit pas occulter l'importance de continuer à récolter des données précises de distribution des espèces et des habitats pour essayer de mieux comprendre de manière empirique les relations entre les espèces et leurs habitats.

Le développement du lien entre la base de données TAXREF et la future base de données HABREF est l'étape principale de la création d'une base de connaissance des relations entre les espèces et leurs habitats. Cependant, il reste à pouvoir caractériser ce lien et après l'étude de la bibliographie, il semble difficile de trouver un consensus à travers la diversité des approches de l'habitat, des échelles spatiales, des méthodologies d'études des relations ou encore entre les groupes taxonomiques.

D'un point de vue opérationnel, un cas idéal de caractérisation du lien entre espèce et habitat catégoriel serait d'effectuer un échantillonnage des communautés d'espèces dans tous les habitats catégoriel au niveau le plus fin de la typologie visée (par exemple dans la typologie EUNIS). L'intérêt de réaliser cet échantillonnage au niveau le plus fin de la typologie est que l'on peut ensuite remonter dans la hiérarchie et donc travailler sur toute la stratification de la typologie. Suite à cet échantillonnage, il est possible d'utiliser la méthode IndVal, qui semble pertinente pour rendre compte du lien (voir partie 2.1) et permet de déterminer par espèce, le niveau typologique dans la hiérarchie où IndVal est maximisé. On obtiendrait ainsi une valeur continue de spécialisation de l'espèce au niveau typologique. En définissant une valeur seuil de spécialisation, on pourrait déterminer si l'espèce est généraliste ou réellement spécialiste

de ce niveau typologique de l'habitat catégoriel. Il serait alors possible de qualifier les espèces selon leur degré de sténoécie à l'habitat : sténoèce, oligoèce ou euryèce.

Cependant, dans la pratique, l'état des bases de données actuelles et les échantillonnages pour récolter une quantité de données nécessaire à la mise en œuvre de ce cas idéal semblent difficile à réaliser. C'est pourquoi l'avis d'expert aura une place *de facto* importante dans la création de la base de connaissance. Le présent rapport a permis d'identifier leur importance dans la littérature et des premières pistes de réflexions mais il faudrait aller plus loin pour identifier les risques associés aux avis d'expert. Les experts naturalistes sont un atout indéniable et peuvent faire des inférences fortes dans la caractérisation du lien entre les espèces et l'habitat, tant de manière quantitative que discrète (exclusif, quasi-exclusif, préférentiel, etc.). Les futurs projets doivent cependant se concentrer autant que possible sur des approches probabilistes et statistiques du lien entre espèce et habitat, que ce soit par l'utilisation d'indice comme IndVal ou de modélisation avec l'utilisation des modèles de distribution d'espèces.

5. Bibliographie :

- Ackerly, D.D., Cornwell, W., 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. *Ecology letters* 10, 135–145.
- Allen, T.F., Starr, T.B., 1982. *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press Chicago.
- Anderson, M.J., Connell, S.D., Gillanders, B.M., Diebel, C.E., Blom, W.M., Saunders, J.E., Landers, T.J., 2005. Relationships between taxonomic resolution and spatial scales of multivariate variation. *Journal of Animal Ecology* 74, 636–646.
- Andersson, R., Musterd, S., 2010. What Scale Matters? Exploring the Relationships Between Individuals' Social Position, Neighbourhood Context and the Scale of Neighbourhood. *Geografiska Annaler: Series B, Human Geography* 92, 23–43. doi:10.1111/j.1468-0467.2010.00331.x
- Ansseau, C., Grandtner, M.M., 1990. Symphytosociologie du paysage végétal. *Phytocoenologia* 19, 109–122. doi:10.1127/phyto/19/1990/109
- Arino, O., Bicheron, P., Achard, F., Latham, J., Witt, R., Weber, J.-L., 2008. GLOBCOVER : The most detailed portrait of Earth. *E.S.A bulletin* 24–31.
- Arponen, A., Moilanen, A., Ferrier, S., 2008. A successful community-level strategy for conservation prioritization. *Journal of Applied Ecology* 45, 1436–1445. doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01513.x
- Austin, M., 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200, 1–19. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.07.005
- Austin, M.P., 1968. An Ordination Study of a Chalk Grassland Community. *Journal of Ecology* 56, 739–757. doi:10.2307/2258104
- Austin, M.P., Nicholls, A.O., Margules, C.R., 1990. Measurement of the Realized Qualitative Niche: Environmental Niches of Five Eucalyptus Species. *Ecological Monographs* 60, 161–177. doi:10.2307/1943043
- Azaele, S., Cornell, S.J., Kunin, W.E., 2012. Downscaling species occupancy from coarse spatial scales. *Ecological Applications* 22, 1004–1014. doi:10.1890/11-0536.1
- Baguette, M., Mennechez, G., 2004. Resource and habitat patches, landscape ecology and metapopulation biology: a consensual viewpoint. *Oikos* 106, 399–403. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.13120.x
- Bailey, R.G., 2009. *Ecosystem Geography: From Ecoregions to Sites*. Springer.
- Balmford, A., 1996. Extinction filters and current resilience: the significance of past selection pressures for conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 11, 193–196.
- Banks, J.E., Ackleh, A.S., Stark, J.D., 2010. The Use of Surrogate Species in Risk Assessment: Using Life History Data to Safeguard Against False Negatives. *Risk Analysis* 30, 175–182. doi:10.1111/j.1539-6924.2009.01349.x
- Barberá, C., Moranta, J., Ordines, F., Ramón, M., Mesa, A. de, Díaz-Valdés, M., Grau, A.M., Massutí, E., 2012. Biodiversity and habitat mapping of Menorca Channel (western Mediterranean): implications for conservation. *Biodivers Conserv* 21, 701–728. doi:10.1007/s10531-011-0210-1
- Barton, P.S., Westgate, M.J., Lane, P.W., MacGregor, C., Lindenmayer, D.B., 2014. Robustness of habitat-based surrogates of animal diversity: a multi-taxa comparison over time. *J Appl Ecol* n/a–n/a. doi:10.1111/1365-2664.12290

- Bazelet, C.S., Samways, M.J., 2011. Identifying grasshopper bioindicators for habitat quality assessment of ecological networks. *Ecological Indicators* 11, 1259–1269. doi:10.1016/j.ecolind.2011.01.005
- Bean, W.T., Prugh, L.R., Stafford, R., Butterfield, H.S., Westphal, M., Brashares, J.S., 2014. Species distribution models of an endangered rodent offer conflicting measures of habitat quality at multiple scales. *J Appl Ecol* 51, 1116–1125. doi:10.1111/1365-2664.12281
- Blaschke, T., 2010. Object based image analysis for remote sensing. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 65, 2–16. doi:10.1016/j.isprsjprs.2009.06.004
- Blasi, C., Capotorti, G., Frondoni, R., 2005. Defining and mapping typological models at the landscape scale. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 139, 155–163. doi:10.1080/11263500500163629
- Block, W.M., Brennan, L.A., 1993. The habitat concept in ornithology, in: *Current Ornithology*. Springer, pp. 35–91.
- Block, W.M., Morrison, M.L., Verner, J., Manley, P.N., 1994. Assessing wildlife-habitat-relationships models: a case study with California oak woodlands. *Wildlife Society Bulletin* 549–561.
- Boitani, L., Mace, G.M., Rondinini, C., 2014. Challenging the scientific foundations for an IUCN Red List of Ecosystems. *Conservation Letters* n/a–n/a. doi:10.1111/conl.12111
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C., Tuomisto, H., 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85, 1826–1832.
- Boulet, V., 2003. Réflexions sur la notion d’habitat d’espèce végétale. *Fédération des Conservatoires botaniques nationaux*.
- Braak, C.J. Ter, 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67, 1167–1179.
- Braak, C.J.F. ter, 1988. CANOCO—an extension of DECORANA to analyze species-environment relationships. *Vegetatio* 75, 159–160. doi:10.1007/BF00045629
- Braak, C.J. ter, Schaffers, A.P., 2004. Co-correspondence analysis: A new ordination method to relate two community compositions. *Ecology* 85, 834–846. doi:10.1890/03-0021
- Braun-Blanquet, J., 1928. *Pflanzensoziologie*. J. Springer.
- Braun-Blanquet, J., 1915. *Les Cévennes méridionales: Étude phytogéographique*. Massif de l’Aigoual. Soc. Générale d’Impr.
- Bray, J.R., 1956. A Study of Mutual Occurrence of Plant Species. *Ecology* 37, 21–28. doi:10.2307/1929665
- Bredenkamp, G., Chytrý, M., Fischer, H.S., Neuhäuslová, Z., van der Maarel, E., 1998. Vegetation mapping: theory, methods and case studies. *Applied Vegetation Science* 1, 162–164.
- Bruelheide, H., 2000. A new measure of fidelity and its application to defining species groups. *Journal of Vegetation Science* 11, 167–178.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 119–125. doi:10.1016/S0169-5347(02)00045-9
- Bunce, R.G.H., Bogers, M.M.B., Evans, D., Halada, L., Jongman, R.H.G., Mucher, C.A., Bauch, B., de Blust, G., Parr, T.W., Olsvig-Whittaker, L., 2013a. The significance of habitats as indicators of biodiversity and their links to species. *Ecological Indicators* 33, 19–25. doi:10.1016/j.ecolind.2012.07.014
- Bunce, R.G.H., Bogers, M.M.B., Evans, D., Jongman, R.H.G., 2013b. Field identification of habitats directive Annex I habitats as a major European biodiversity indicator. *Ecological Indicators* 33, 105–110. doi:10.1016/j.ecolind.2012.10.004

- Caballero, U., León-Cortés, J.L., 2012. High diversity beetle assemblages attracted to carrion and dung in threatened tropical oak forests in Southern Mexico. *Journal of Insect Conservation* 16, 537–547. doi:10.1007/s10841-011-9439-y
- Cáceres, M. de, Font, X., Oliva, F., 2008. Assessing species diagnostic value in large data sets: A comparison between phi-coefficient and Ochiai index. *Journal of Vegetation Science* 19, 779–788.
- Calow, P., 1999. *The encyclopedia of ecology & environmental management*. Blackwell Science, Osney Mead, Oxford; Malden, Mass.
- Camaclang, A.E., Maron, M., Martin, T.G., Possingham, H.P., 2014. Current practices in the identification of critical habitat for threatened species. *Conservation Biology* n/a–n/a. doi:10.1111/cobi.12428
- Cardoso, P., 2012. Habitats Directive species lists: urgent need of revision. *Insect Conservation and Diversity* 5, 169–174. doi:10.1111/j.1752-4598.2011.00140.x
- Cardoso, P., Erwin, T.L., Borges, P.A.V., New, T.R., 2011. The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation* 144, 2647–2655. doi:10.1016/j.biocon.2011.07.024
- Caro, T., 2010. *Conservation by proxy: indicator, umbrella, keystone, flagship, and other surrogate species*. Island Press.
- Carpenter, J., 1956. *An ecological glossary*.
- Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, K., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Rodet, G., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, C., Woyciechowski, M., Vaissière, B.E., 2009. Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 133, 40–47. doi:10.1016/j.agee.2009.05.001
- Carteron, A., Jeanmougin, M., Leprieur, F., Spatharis, S., 2012. Assessing the efficiency of clustering algorithms and goodness-of-fit measures using phytoplankton field data. *Ecological Informatics* 9, 64–68. doi:10.1016/j.ecoinf.2012.03.008
- Chalumeau, A., Bioret, F., 2013. *Méthodologie de cartographie phytosociologique en Europe : approches symphytosociologique et géosymphytosociologique. Synthèse bibliographique. Rapport Institut de Géoarchitecture – Université de Bretagne occidentale, Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie*.
- Chase, J.M., 2014. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science* 25, 319–322. doi:10.1111/jvs.12159
- Chytrý, M., 2008. Review: Vegetation of South Africa, Lesotho & Swaziland. *Folia Geobotanica* 43, 461–463.
- Chytrý, M., Maskell, L.C., Pino, J., Pyšek, P., Vilà, M., Font, X., Smart, S.M., 2008. Habitat invasions by alien plants: a quantitative comparison among Mediterranean, subcontinental and oceanic regions of Europe. *J. Appl. Ecol.* 45, 448–458. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01398.x
- Chytrý, M., Pyšek, P., Tichý, L., Knollova, I., Danihelka, J., 2005. Invasions by alien plants in the Czech Republic: a quantitative assessment across habitats. *Preslia* 77, 339–354.
- Chytrý, M., Schaminée, J.H., Schwabe, A., 2011. Vegetation survey: a new focus for Applied Vegetation Science. *Applied Vegetation Science* 14, 435–439.
- Chytrý, M., Tichý, L., Holt, J., Botta-Dukát, Z., 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science* 13, 79–90.
- Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology* 18, 117–143. doi:10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x

- Clevenger, A.P., Wierzchowski, J., Chruszcz, B., Gunson, K., 2002. GIS-Generated, Expert-Based Models for Identifying Wildlife Habitat Linkages and Planning Mitigation Passages. *Conservation Biology* 16, 503–514. doi:10.1046/j.1523-1739.2002.00328.x
- Corbane, C., Lang, S., Pipkins, K., Alleaume, S., Deshayes, M., García Millán, V.E., Strasser, T., Vanden Borre, J., Toon, S., Michael, F., 2014. Remote sensing for mapping natural habitats and their conservation status – New opportunities and challenges. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*. doi:10.1016/j.jag.2014.11.005
- Cord, A.F., Klein, D., Mora, F., Dech, S., 2014. Comparing the suitability of classified land cover data and remote sensing variables for modeling distribution patterns of plants. *Ecological Modelling* 272, 129–140. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.09.011
- Cord, A., Rödder, D., 2011. Inclusion of habitat availability in species distribution models through multi-temporal remote-sensing data? *Ecological Applications* 21, 3285–3298. doi:10.1890/11-0114.1
- Cracraft, J., 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. *Speciation and its Consequences* 28–59.
- Cushman, S.A., McGarigal, K., 2004. Patterns in the species-environment relationship depend on both scale and choice of response variables. *Oikos* 105, 117–124. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.12524.x
- Cushman, S.A., McKELVEY, K.S., Noon, B.R., McGARIGAL, K., 2010. Use of Abundance of One Species as a Surrogate for Abundance of Others: Evaluating Species Surrogacy. *Conservation Biology* 24, 830–840. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01396.x
- Davies, A.B., Asner, G.P., 2014. Advances in animal ecology from 3D-LiDAR ecosystem mapping. *Trends in Ecology & Evolution* 29, 681–691. doi:10.1016/j.tree.2014.10.005
- Davies, C.E., Moss, D., Hill, M.O., 2004. EUNIS Habitat Classification Revised 2004. European Community.
- Davis, J.H., 1960. Proposals Concerning the Concept of Habitat and A Classification of Types. *Ecology* 41, 537–541. doi:10.2307/1933327
- De Candolle, A., 1855. *Géographie botanique raisonnée: ou, Exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle*. V. Masson.
- de Knegt, H.J., van Langevelde, F., Coughenour, M.B., Skidmore, A.K., de Boer, W.F., Heitkönig, I.M.A., Knox, N.M., Slotow, R., van der Waal, C., Prins, H.H.T., 2010. Spatial autocorrelation and the scaling of species–environment relationships. *Ecology* 91, 2455–2465. doi:10.1890/09-1359.1
- Dennis, R.L., 2010. *A resource-based habitat view for conservation: butterflies in the British landscape*, Wiley-Blackwell. ed. John Wiley & Sons, Oxford.
- Dennis, R.L.H., Dapporto, L., Dover, J.W., 2014. Ten years of the resource-based habitat paradigm: the biotope-habitat issue and implications for conserving butterfly diversity. *Journal of Insect Biodiversity* 2, 1–32.
- Dennis, R.L., Hodgson, J.G., Grenyer, R., Shreeve, T.G., Roy, D.B., 2004. Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status? *Ecological Entomology* 29, 12–26.
- Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G., Dyck, H., 2006. Habitats and Resources: The Need for a Resource-based Definition to Conserve Butterflies. *Biodiversity & Conservation* 15, 1943–1966. doi:10.1007/s10531-005-4314-3
- Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G., Dyck, H.V., 2003. Towards a Functional Resource-Based Concept for Habitat: A Butterfly Biology Viewpoint. *Oikos* 102, 417–426.

- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., Mouquet, N., 2010. Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47, 15–25. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D., 2008. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecology and Biogeography* 17, 252–261. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x
- Devillers, P., Devillers-Terschuren, J., Ledant, J.-P., 1991. CORINE Biotopes Manual. Vol. 2. Habitats of the European Community. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg.
- Diaz, S., Cabido, M., Casanoves, F., 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9, 113–122. doi:10.2307/3237229
- Di Minin, E., Moilanen, A., 2014. Improving the surrogacy effectiveness of charismatic megafauna with well-surveyed taxonomic groups and habitat types. *J Appl Ecol* 51, 281–288. doi:10.1111/1365-2664.12203
- Divíšek, J., Zelený, D., Culek, M., Št'astný, K., 2014. Natural habitats matter: Determinants of spatial pattern in the composition of animal assemblages of the Czech Republic. *Acta Oecologica* 59, 7–17. doi:10.1016/j.actao.2014.05.003
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs* 67, 345–366.
- Dunn, R.R., 2005. Modern Insect Extinctions, the Neglected Majority. *Conservation Biology* 19, 1030–1036. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00078.x
- Eglington, S.M., Noble, D.G., Fuller, R.J., 2012. A meta-analysis of spatial relationships in species richness across taxa: Birds as indicators of wider biodiversity in temperate regions. *Journal for Nature Conservation* 20, 301–309. doi:10.1016/j.jnc.2012.07.002
- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., J. Hijmans, R., Huettmann, F., R. Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., G. Lohmann, L., A. Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. M. Overton, J., Townsend Peterson, A., J. Phillips, S., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., E. Schapire, R., Soberón, J., Williams, S., S. Wisz, M., E. Zimmermann, N., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129–151. doi:10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x
- Elith, J., Leathwick, J.R., 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 677–697. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159
- Elton, C.S., 1966. The Classification of Habitats, in: *The Pattern of Animal Communities*. Springer Netherlands, pp. 62–79.
- Elton, C.S., 1927. *Animal ecology*. University of Chicago Press.
- European Commission, 1992. Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora, O.J. L206, 22.07.92.
- Evans, D., 2006. The Habitats of the European Union Habitats Directive. *Biology & Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 106, 167–173. doi:10.3318/BIOE.2006.106.3.167
- Finke, P., Bierkens, M., 2002. Choosing appropriate upscaling and downscaling methods for environmental research, in: Steenvoorden, J., Claessen, F., Willems, J. (Eds.), *Agricultural Effects on Ground and Surface Waters: Research at the Edge of Science and Society*, IAHS Publication. Int assoc hydrological sciences, Institute of hydrology, Wallingford OX10 8BB, England, pp. 405–409.
- Flahault, C., Schröter, C., 1910. *Phytogeographische Nomenklatur: Berichte und Vorschläge*. Zürcher & Furrer, Zürich.

- Fleishman, E., Murphy, D.D., 2009. A Realistic Assessment of the Indicator Potential of Butterflies and Other Charismatic Taxonomic Groups. *Conservation Biology* 23, 1109–1116. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01246.x
- Fontaine, B., Bouchet, P., Van Achterberg, K., Alonso-Zarazaga, M.A., Araujo, R., Asche, M., Aspöck, U., Audisio, P., Aukema, B., Bailly, N., Balsamo, M., Bank, R.A., Barnard, P., Belfiore, C., Bogdanowicz, W., Bongers, T., Boxshall, G., Burckhardt, D., Camicas, J.-L., Chylarecki, P., Crucitti, P., Deharveng, L., Dubois, A., Enghoff, H., Faubel, A., Fochetti, R., Gargominy, O., Gibson, D., Gibson, R., Gómez López, M.S., Goujet, D., Harvey, M.S., Heller, K.-G., Van Helsdingen, P., Hoch, H., De Jong, H., De Jong, Y., Karsholt, O., Los, W., Lundqvist, L., Magowski, W., Manconi, R., Martens, J., Massard, J.A., Massard-Geimer, G., Mcinnes, S.J., Mendes, L.F., Mey, E., Michelsen, V., Minelli, A., Nielsen, C., Nieto Nafría, J.M., Van Nieuwerkerken, E.J., Noyes, J., Pape, T., Pohl, H., De Prins, W., Ramos, M., Ricci, C., Roselaar, C., Rota, E., Schmidt-Rhaesa, A., Segers, H., Strassen, R.Z., Szeptycki, A., Thibaud, J.-M., Thomas, A., Timm, T., Van Tol, J., Vervoort, W., Willmann, R., 2007. The European union's 2010 target: Putting rare species in focus. *Biological Conservation* 139, 167–185. doi:10.1016/j.biocon.2007.06.012
- Fotheringham, A.S., Wong, D.W., 1991. The modifiable areal unit problem in multivariate statistical-analysis. *Environment and planning A* 23, 1025–1044. doi:10.1068/a231025
- Fraschetti, S., Terlizzi, A., Boero, F., 2008. How many habitats are there in the sea (and where)? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, Marine ecology: A tribute to the life and work of John S. Gray* 366, 109–115. doi:10.1016/j.jembe.2008.07.015
- Friedl, M.A., McIver, D.K., Hodges, J.C.F., Zhang, X.Y., Muchoney, D., Strahler, A.H., Woodcock, C.E., Gopal, S., Schneider, A., Cooper, A., Baccini, A., Gao, F., Schaaf, C., 2002. Global land cover mapping from MODIS: algorithms and early results. *Remote Sensing of Environment, The Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS): a new generation of Land Surface Monitoring* 83, 287–302. doi:10.1016/S0034-4257(02)00078-0
- Gaillard, J.-M., Hebblewhite, M., Loison, A., Fuller, M., Powell, R., Basille, M., Moorter, B.V., 2010. Habitat–performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365, 2255–2265. doi:10.1098/rstb.2010.0085
- Gargominy, O., Tercerie, S., Régnier, C., Ramage, T., Dupont, P., Vandel, E., Daszkiewicz, P., Poncet, L., 2013. TAXREF v7.0, référentiel taxonomique pour la France. *Méthodologie, mise en œuvre et diffusion (Rapport SPN 2013)*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Gaillardat, V., 2014. Correspondances entre les syntaxons du Prodrome des végétations de France et les habitats d'intérêt communautaire. Muséum national d'Histoire naturelle, Service du patrimoine naturel, Paris.
- Gaillardat, V., Louvel, J., 2013. Correspondances avec les classifications d'habitats. Note méthodologique. Muséum national d'Histoire naturelle, Service du patrimoine naturel, Paris.
- Géhu, J.-M., 2004. La symphytosociologie trente ans plus tard (1973-2003) - Concepts, systématisation, applications. Bull. SBCO.
- Gillespie, T.W., Foody, G.M., Rocchini, D., Giorgi, A.P., Saatchi, S., 2008. Measuring and modelling biodiversity from space. *Progress in Physical Geography* 32, 203–221. doi:10.1177/0309133308093606
- Girard, M.-C., Girard, C.-M., 2010. *Traitement des données de télédétection - 2ème édition - Environnement et ressources naturelles: Environnement et ressources naturelles*. Dunod.

- Gollan, J.R., Ashcroft, M.B., Cassis, G., Donnelly, A.P., Lassau, S.A., 2009. Testing common habitat-based surrogates of invertebrate diversity in a semi-arid rangeland. *Biodivers Conserv* 18, 1147–1159. doi:10.1007/s10531-008-9504-3
- Grasland, C., Madelin, M., 2006. The modifiable areas unit problem, Final Report (No. 3.4.3). European Community.
- Grenyer, R., Orme, C.D.L., Jackson, S.F., Thomas, G.H., Davies, R.G., Davies, T.J., Jones, K.E., Olson, V.A., Ridgely, R.S., Rasmussen, P.C., Ding, T.-S., Bennett, P.M., Blackburn, T.M., Gaston, K.J., Gittleman, J.L., Owens, I.P.F., 2006. Global distribution and conservation of rare and threatened vertebrates. *Nature* 444, 93–96. doi:10.1038/nature05237
- Grilli, J., Azaele, S., Banavar, J.R., Maritan, A., 2012. Spatial aggregation and the species–area relationship across scales. *Journal of theoretical biology* 313, 87–97.
- Grinnell, J., 1917a. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 427–433.
- Grinnell, J., 1917b. Field tests of theories concerning distributional control. *American Naturalist* 115–128.
- Guillobez, S., Bertrand, R., 1995. Cartographie et changement d'échelle. Le point de vue du naturaliste. Propositions d'applications en cartographie informatique. *Bulletin de la Société Française de Photogrammétrie et Télédétection* 8–9.
- Guinochet, M., 1973. *Phytosociologie*. Masson.
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8, 993–1009. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x
- 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. doi:10.1111/ele.12189
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling* 135, 147–186.
- Hadfield, M.G., 1993. Introduction to the Symposium: The Crisis in Invertebrate Conservation. doi:http://dx.doi.org/10.1093/icb/33.6.497
- Hall, L.S., Krausman, P.R., Morrison, M.L., 1997. The Habitat Concept and a Plea for Standard Terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25, 173–182.
- Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396, 41–49.
- Hay, G.J., Marceau, D.J., Dube, P., Bouchard, A., 2001. A multiscale framework for landscape analysis: object-specific analysis and upscaling. *Landscape Ecology* 16, 471–490.
- Heikinheimo, H., Eronen, J.T., Sennikov, A., Preston, C.D., Oikarinen, E., Uotila, P., Mannila, H., Fortelius, M., 2012. Convergence in the distribution patterns of Europe's plants and mammals is due to environmental forcing. *Journal of Biogeography* 39, 1633–1644. doi:10.1111/j.1365-2699.2012.02723.x
- Hein, S., Voss, J., Poethke, H.-J., Boris, S., 2007. Habitat suitability models for the conservation of thermophilic grasshoppers and bush crickets—simple or complex? *J Insect Conserv* 11, 221–240. doi:10.1007/s10841-006-9038-5
- Hey, J., Waples, R.S., Arnold, M.L., Butlin, R.K., Harrison, R.G., 2003. Understanding and confronting species uncertainty in biology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 597–603. doi:10.1016/j.tree.2003.08.014
- Himmler Gregoire, C., 1995. Etude de l'hétérogénéité sub-pixellaire des milieux naturels observés par radiométrie multispectrale : application à la modélisation de l'état et de l'activité de la végétation. *Strasbourg* 1.

- Hochkirch, A., Schmitt, T., Beninde, J., Hiery, M., Kinitz, T., Kirsche, J., Matenaar, D., Rohde, K., Stoenen, A., Wagner, N., Zink, A., Lötters, S., Veith, M., Proelss, A., 2013. Europe Needs a New Vision for a Natura 2000 Network: Europe needs an improved reserve network. *Conservation Letters* 6, 462–467. doi:10.1111/conl.12006
- Horning, N. (Ed.), 2010. Remote sensing for ecology and conservation: a handbook of techniques, *Techniques in ecology and conservation series*. Oxford University Press, Oxford ; New York.
- Howeth, J.G., Leibold, M.A., 2010. Prey dispersal rate affects prey species composition and trait diversity in response to multiple predators in metacommunities. *Journal of animal ecology* 79, 1000–1011.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 22, 415–427. doi:10.1101/SQB.1957.022.01.039
- IAURIF, 2012. Mode d'occupation du sol (MOS). Institut d'aménagement et d'urbanisme, Paris, France.
- Ichter, J., Evans, D., Richard, D., 2014. Terrestrial habitat mapping in Europe: an overview — European Environment Agency (EEA) (Publication). MNHN, EEA.
- Ichter, J., Savio, L., Poncet, L., 2012. Synthèse des expériences européennes de cartographie de la végétation (Programme CarHAB). SPN-MNHN, MEDDE, Paris.
- IGN, 2012. BD ORTHO. Institut Géographique National, Paris, France.
- IUCN, 2014. La Liste rouge des écosystèmes en France, Habitats forestiers de France métropolitaine, Bilan de l'exercice d'application et préconisations. IUCN Comité français, Paris.
- IUCN, 2001. IUCN Red List Categories and Criteria. IUCN.
- Jaccard, P., 1902. Lois de distribution florale dans la zone alpine. Corbaz.
- Jeliazkov, A., Chiron, F., Garnier, J., Besnard, A., Silvestre, M., Jiguet, F., 2013. Level-dependence of the relationships between amphibian biodiversity and environment in pond systems within an intensive agricultural landscape. *Hydrobiologia* 723, 7–23. doi:10.1007/s10750-013-1503-z
- Jelinski, D.E., Wu, J., 1996. The modifiable areal unit problem and implications for landscape ecology. *Landscape ecology* 11, 129–140.
- Jiang, Y., de Bie, C. a. j. m., Wang, T., Skidmore, A. k., Liu, X., Song, S., Shao, X., 2013. Hyper-temporal remote sensing helps in relating epiphyllous liverworts and evergreen forests. *J Veg Sci* 24, 214–226. doi:10.1111/j.1654-1103.2012.01453.x
- Jiang, Z., Huete, A.R., Didan, K., Miura, T., 2008. Development of a two-band enhanced vegetation index without a blue band. *Remote Sensing of Environment* 112, 3833–3845. doi:10.1016/j.rse.2008.06.006
- Jiguet, F., 2013. Les résultats nationaux du programme STOC de 1989 à 2013. www2.mnhn.fr/vigie-nature.
- Johnson, C.J., Gillingham, M.P., 2004. Mapping uncertainty: sensitivity of wildlife habitat ratings to expert opinion: Sensitivity of habitat ratings to expert opinion. *Journal of Applied Ecology* 41, 1032–1041. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00975.x
- Jolly, C.J., 2014. A darwinian species definition and its implications. *Evol. Anthropol.* 23, 36–38. doi:10.1002/evan.21396
- Jongman, R.H.G., Bunce, R.G.H., Metzger, M.J., Mùcher, C.A., Howard, D.C., Mateus, V.L., 2006. Objectives and Applications of a Statistical Environmental Stratification of Europe. *Landscape Ecology* 21, 409–419. doi:10.1007/s10980-005-6428-0
- Juutinen, A., Mönkkönen, M., Ollikainen, M., 2008. Do environmental diversity approaches lead to improved site selection? A comparison with the multi-species approach. *Forest Ecology and Management* 255, 3750–3757. doi:10.1016/j.foreco.2008.03.009

- Kalkman, V.J., Boudot, J.-P., Bernard, R., Conze, K.-J., De Knijf, G., Dyatlova, E., Ferreira, S., Jovié, M., Ott, J., Riservato, E., Sahlén, G., 2010. European Red List of Dragonflies. Luxembourg: Publications Office of the European Union.
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157–164. doi:10.2307/3235676
- Keith, D.A., Rodríguez, J.P., Rodríguez-Clark, K.M., Nicholson, E., Aapala, K., Alonso, A., Asmussen, M., Bachman, S., Basset, A., Barrow, E.G., Benson, J.S., Bishop, M.J., Bonifacio, R., Brooks, T.M., Burgman, M.A., Comer, P., Comín, F.A., Essl, F., Faber-Langendoen, D., Fairweather, P.G., Holdaway, R.J., Jennings, M., Kingsford, R.T., Lester, R.E., Nally, R.M., McCarthy, M.A., Moat, J., Oliveira-Miranda, M.A., Pisanu, P., Poulin, B., Regan, T.J., Riecken, U., Spalding, M.D., Zambrano-Martínez, S., 2013. Scientific Foundations for an IUCN Red List of Ecosystems. *PLoS ONE* 8, e62111. doi:10.1371/journal.pone.0062111
- Kerr, J.T., Ostrovsky, M., 2003. From space to species: ecological applications for remote sensing. *Trends Ecol. Evol.* 18, 299–305. doi:10.1016/S0169-5347(03)00071-5
- Kim, K.C., 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodivers Conserv* 2, 191–214. doi:10.1007/BF00056668
- Koschke, L., Van der Meulen, S., Frank, S., Schneidergruber, A., Kruse, M., Fürst, C., Neubert, E., Ohnesorge, B., Schröder, C., Müller, F., Bastian, O., 2014. Do You Have 5 Minutes To Spare? – The Challenges Of Stakeholder Processes In Ecosystem Services Studies. *Landscape Online* 1–25. doi:10.3097/LO.201437
- Kremen, C., 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters* 8, 468–479. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00751.x
- Lawler, J.J., White, D., 2008. Assessing the mechanisms behind successful surrogates for biodiversity in conservation planning. *Animal Conservation* 11, 270–280. doi:10.1111/j.1469-1795.2008.00176.x
- Lawton, J., Brotherton, P., Brown, V., Elphick, C., Fitter, A., Forshaw, J., Haddow, R., Hilborne, S., Leafe, R., Mace, G., 2010. Making Space for Nature: a review of England's wildlife sites and ecological network. Report to DEFRA.
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical ecology. Elsevier, Amsterdam.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J., Hoopes, M., Holt, R., Shurin, J., Law, R., Tilman, D., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters* 7, 601–613.
- Lidicker, W.Z., 2008. Levels of organization in biology: on the nature and nomenclature of ecology's fourth level. *Biological Reviews* 83, 71–78. doi:10.1111/j.1469-185X.2007.00032.x
- Lindenmayer, D.B., Barton, P.S., Lane, P.W., Westgate, M.J., McBurney, L., Blair, D., Gibbons, P., Likens, G.E., 2014. An Empirical Assessment and Comparison of Species-Based and Habitat-Based Surrogates: A Case Study of Forest Vertebrates and Large Old Trees. *PLoS ONE* 9, e89807. doi:10.1371/journal.pone.0089807
- Lockwood, M., 2006. Global protected area framework. *Managing protected areas: A global guide* 73–100.
- Louvel, J., Gaudillat, V., Poncet, L., 2013a. EUNIS, European Nature Information System, Système d'information européen sur la nature. Classification des habitats. Traduction française. Habitats terrestres et d'eau douce. MNHN-DIREV-SPN, MEDDE, Paris.
- Louvel, J., Gaudillat, V., Poncet, L., 2013b. EUNIS. Correspondances entre les classifications EUNIS et CORINE Biotopes. Habitats terrestres et d'eau douce. Version 1. MNHN-DIREV-SPN, MEDDE, Paris.

- Loveland, T.R., Belward, A.S., 1997. The IGBP-DIS global 1km land cover data set, DISCover: First results. *International Journal of Remote Sensing* 18, 3289–3295. doi:10.1080/014311697217099
- Luoto, M., Heikkinen, R.K., Pöyry, J., Saarinen, K., 2006. Determinants of the biogeographical distribution of butterflies in boreal regions. *Journal of Biogeography* 33, 1764–1778. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01395.x
- Luoto, M., Virkkala, R., Heikkinen, R.K., 2007. The role of land cover in bioclimatic models depends on spatial resolution. *Global Ecology and Biogeography* 16, 34–42. doi:10.1111/j.1466-8238.2006.00262.x
- Mace, G.M., 2004. The role of taxonomy in species conservation. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 359, 711–719.
- Maes, D., Collins, S., Munguira, M.L., Šašić, M., Settele, J., van Swaay, C., Verovnik, R., Warren, M., Wiemers, M., Wynhoff, I., 2013. Not the Right Time to Amend the Annexes of the European Habitats Directive: Annexes of the European Habitats Directive. *Conservation Letters* 6, 468–469. doi:10.1111/conl.12030
- Mallet, J., 2008. Mayr's view of Darwin: was Darwin wrong about speciation? *Biological Journal of the Linnean Society* 95, 3–16. doi:10.1111/j.1095-8312.2008.01089.x
- Mallet, J., 1995. A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 294–299. doi:10.1016/0169-5347(95)90031-4
- Martin, J., Revilla, E., Quenette, P.-Y., Naves, J., Allainé, D., Swenson, J.E., 2012. Brown bear habitat suitability in the Pyrenees: transferability across sites and linking scales to make the most of scarce data. *Journal of Applied Ecology* 49, 621–631. doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02139.x
- Martin, T.G., Burgman, M.A., Fidler, F., Kuhnert, P.M., Low-Choy, S., McBride, M., Mengersen, K., 2012. Eliciting Expert Knowledge in Conservation Science. *Conservation Biology* 26, 29–38. doi:10.1111/j.1523-1739.2011.01806.x
- Mayr, E., 1963. Animal species and evolution. *Animal species and their evolution*.
- Mayr, E., 1942. *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*. Harvard University Press.
- McBride, M.F., Fidler, F., Burgman, M.A., 2012. Evaluating the accuracy and calibration of expert predictions under uncertainty: predicting the outcomes of ecological research: Evaluating expert predictions under uncertainty. *Diversity and Distributions* 18, 782–794. doi:10.1111/j.1472-4642.2012.00884.x
- McKinney, M.L., 1999. High Rates of Extinction and Threat in Poorly Studied Taxa. *Conservation Biology* 13, 1273–1281. doi:10.1046/j.1523-1739.1999.97393.x
- Meddour, R., 2011. La méthode phytosociologique sigmatiste ou Braun-blanketotüxenienne.
- Mérigot, B., Durbec, J.-P., Gaertner, J.-C., 2010. On goodness-of-fit measure for dendrogram-based analyses. *Ecology* 91, 1850–1859. doi:10.1890/09-1387.1
- Metzger, M.J., Bunce, R.G.H., Jongman, R.H.G., Múcher, C.A., Watkins, J.W., 2005. A climatic stratification of the environment of Europe: A climatic stratification of the European environment. *Global Ecology and Biogeography* 14, 549–563. doi:10.1111/j.1466-822X.2005.00190.x
- Michez, N., Aish, A., Dirberg, G., 2012. *Typologie des habitats marins, Correspondances*. Muséum national d'Histoire naturelle, Service du patrimoine naturel, Paris.
- Mitchell, S.C., 2005. How useful is the concept of habitat? - a critique. *Oikos* 110, 634–638. doi:10.1111/j.0030-1299.2005.13810.x
- Monnet, A.-C., Hardouin, L., Robert, A., Hingrat, Y., Jiguet, F., 2014. Evidence of a link between demographic rates and species habitat suitability from post release movements in a reinforced bird population. *Oikos*. doi:10.1111/oik.01834

- Morris, D.W., 1996. Coexistence of specialist and generalist rodents via habitat selection. *Ecology* 77, 2352–2364.
- Morrison, M.L., Marcot, B.G., Mannan, R.W., 2006. *Wildlife-habitat relationships: concepts and applications*, 3rd ed. ed. Island Press, Washington.
- Moss, D., 2008. EUNIS habitat classification – a guide for users. European Topic Center on Biological Diversity.
- Moss, D., 2005. How was EUNIS habitats constructed? How were the original divisions made and levels decided? Dorian Ecological Information Ltd.
- Müller, J., Stadler, J., Jarzabek-Müller, A., Hacker, H., Braak, C. ter, Brandl, R., 2011. The Predictability of Phytophagous Insect Communities: Host Specialists as Habitat Specialists. *PLoS ONE* 6, e25986. doi:10.1371/journal.pone.0025986
- Murphy, D.D., Noon, B.D., 1991. Coping with uncertainty in wildlife biology. *The Journal of wildlife management* 773–782.
- Murphy, D.D., Weiland, P.S., 2014. The use of surrogates in implementation of the federal Endangered Species Act—proposed fixes to a proposed rule. *Journal of Environmental Studies and Sciences*. doi:10.1007/s13412-014-0167-y
- Murphy, D.D., Weiland, P.S., Cummins, K.W., 2011. A Critical Assessment of the Use of Surrogate Species in Conservation Planning in the Sacramento-San Joaquin Delta, California (U.S.A.). *Conservation Biology* 25, 873–878. doi:10.1111/j.1523-1739.2011.01711.x
- Murray, J.V., Goldizen, A.W., O’Leary, R.A., McAlpine, C.A., Possingham, H.P., Choy, S.L., 2009. How useful is expert opinion for predicting the distribution of a species within and beyond the region of expertise? A case study using brush-tailed rock-wallabies *Petrogale penicillata*. *Journal of Applied Ecology* 46, 842–851. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01671.x
- Mykrä, H., Heino, J., Muotka, T., 2007. Scale-related patterns in the spatial and environmental components of stream macroinvertebrate assemblage variation. *Global Ecology and Biogeography* 16, 149–159. doi:10.1111/j.1466-8238.2006.00272.x
- Myšák, J., Horsák, M., 2014. Biodiversity surrogate effectiveness in two habitat types of contrasting gradient complexity. *Biodiversity and Conservation*. doi:10.1007/s10531-014-0654-1
- Nicolson, M., 1996. Humboldtian plant geography after Humboldt: the link to ecology. *The British Journal for the History of Science* 29, 289. doi:10.1017/S0007087400034476
- Noon, B.R., McKelvey, K.S., Dickson, B.G., 2008. Multispecies conservation planning on U. S. federal lands, in: Millsaugh, J.J., Thompson, F.R. (Eds.), *Models for Planning Wildlife Conservation in Large Landscapes*. Elsevier Science, San Diego, California, pp. 51–83.
- Norvell, R.E., Edwards, T.C., Howe, F.P., 2014. Habitat management for surrogate species has mixed effects on non-target species in the sagebrush steppe. *Jour. Wild. Mgmt.* 78, 456–462. doi:10.1002/jwmg.680
- Odum, E.P., 1963. *Ecology*. Holt, Rinehart and Winston.
- O’Neill, R.V., Johnson, A., King, A., 1989. A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape Ecology* 3, 193–205.
- Ozinga, W.A., Römermann, C., Bekker, R.M., Prinzing, A., Tamis, W.L., Schaminée, J.H., Hennekens, S.M., Thompson, K., Poschlod, P., Kleyer, M., 2009. Dispersal failure contributes to plant losses in NW Europe. *Ecology Letters* 12, 66–74.
- Pearson, R.G., Dawson, T.P., Liu, C., 2004. Modelling species distributions in Britain: a hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography* 27, 285–298. doi:10.1111/j.0906-7590.2004.03740.x

- PELCOM website, 2000. Results of the PELCOM project. Access: <http://www.geo-informatie.nl/projects/pelcom/download/pelcom.gif>.
- Penone, C., Kerbiriou, C., Julien, J.-F., Julliard, R., Machon, N., Le Viol, I., 2012. Urbanisation effect on Orthoptera: which scale matters? *Insect Conservation and Diversity*. doi:doi: 10.1111/j.1752-4598.2012.00217.x
- 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. doi:10.1126/science.1229931
- Peters, R.H., 1991. *A critique for ecology*. Cambridge University Press.
- Pettorelli, N., Laurance, W.F., O'Brien, T.G., Wegmann, M., Nagendra, H., Turner, W., 2014a. Satellite remote sensing for applied ecologists: opportunities and challenges. *Journal of Applied Ecology* n/a–n/a. doi:10.1111/1365-2664.12261
- Pettorelli, N., Ryan, S., Mueller, T., Bunnefeld, N., Jdrzejewska, B., Lima, M., Kausrud, K., 2011. The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): unforeseen successes in animal ecology. *Clim Res* 46, 15–27. doi:10.3354/cr00936
- Pettorelli, N., Safi, K., Turner, W., 2014b. Satellite remote sensing, biodiversity research and conservation of the future. *Phil. Trans. R. Soc. B* 369, 20130190. doi:10.1098/rstb.2013.0190
- Pfennig, D.W., Wund, M.A., Snell-Rood, E.C., Cruickshank, T., Schlichting, C.D., Moczek, A.P., 2010. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 459–467.
- Podani, J., Csányi, B., 2010. Detecting indicator species: Some extensions of the IndVal measure. *Ecological Indicators* 10, 1119–1124. doi:10.1016/j.ecolind.2010.03.010
- Poniatowski, D., Fartmann, T., 2008. The classification of insect communities: Lessons from orthopteran assemblages of semi-dry calcareous grasslands in central Germany. *European Journal of Entomology* 105.
- Puissant, S., 2002. *Les Orthoptères comme Indicateurs de l'état de santé des milieux*. OPIE-LR.
- Queiroz, K. de, 2005. Ernst Mayr and the modern concept of species. *PNAS* 102, 6600–6607. doi:10.1073/pnas.0502030102
- Queiroz, K., 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation.
- Queiroz, K.D., 2007. Species Concepts and Species Delimitation. *Syst Biol* 56, 879–886. doi:10.1080/10635150701701083
- Rahbek, C., Graves, G.R., 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *PNAS* 98, 4534–4539. doi:10.1073/pnas.071034898
- Rameau, J.-C., 2001. *De la typologie CORINE Biotopes aux habitats visés par la directive européenne 92/43. Le réseau Natura 2000 en France et dans les pays de l'Union européenne et ses objectifs*. Metz.
- Recio, M.R., Mathieu, R., Hall, G.B., Moore, A.B., Seddon, P.J., 2013. Landscape resource mapping for wildlife research using very high resolution satellite imagery. *Methods in Ecology and Evolution* n/a–n/a. doi:10.1111/2041-210X.12094
- Reif, J., Jiguet, F., Šťastný, K., 2010. Habitat specialization of birds in the Czech Republic: comparison of objective measures with expert opinion. *Bird Study* 57, 197–212. doi:10.1080/00063650903477046

- Reif, J., Storch, D., Šimová, I., 2008. The Effect of Scale-Dependent Habitat Gradients on the Structure of Bird Assemblages in the Czech Republic. *Acta Ornithologica* 43, 197–206. doi:10.3161/000164508X395315
- Rekdal, Y., Bryn, A., 2010. Mapping of vegetation in Norway. eds. anders Bryn, Wenche dramstad & Wendy fjellstad 1, 93.
- Ricklefs, R.E., 1987. Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science* 235, 167–171. doi:10.1126/science.235.4785.167
- Rocchini, D., 2013. Seeing the unseen by remote sensing: satellite imagery applied to species distribution modelling. *J Veg Sci* 24, 209–210. doi:10.1111/jvs.12029
- Rodrigues, A.S.L., Brooks, T.M., 2007. Shortcuts for Biodiversity Conservation Planning: The Effectiveness of Surrogates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38, 713–737. doi:10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095737
- Rodrigues, A.S.L., Pilgrim, J.D., Lamoreux, J.F., Hoffmann, M., Brooks, T.M., 2006. The value of the IUCN Red List for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 71–76. doi:10.1016/j.tree.2005.10.010
- Ruse, M., 1969. Definitions of Species in Biology. *The British Journal for the Philosophy of Science* 20, 97–119. doi:10.1093/bjps/20.2.97
- Schlossberg, S., King, D.I., 2009. Modeling Animal Habitats Based on Cover Types: A Critical Review. *Environmental Management* 43, 609–618. doi:10.1007/s00267-008-9159-6
- Scott, J.M. (Ed.), 2002. Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale. Island Press, Washington, DC.
- Sergio, F., Newton, I., Marchesi, L., 2008. Top predators and biodiversity: much debate, few data. *Journal of Applied Ecology* 45, 992–999. doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01484.x
- Sheeren, D., Bonthoux, S., Balent, G., 2014. Modeling bird communities using unclassified remote sensing imagery: Effects of the spatial resolution and data period. *Ecological Indicators* 43, 69–82. doi:10.1016/j.ecolind.2014.02.023
- Shirley, S.M., Yang, Z., Hutchinson, R.A., Alexander, J.D., McGarigal, K., Betts, M.G., 2013. Species distribution modelling for the people: unclassified landsat TM imagery predicts bird occurrence at fine resolutions. *Diversity Distrib.* 19, 855–866. doi:10.1111/ddi.12093
- Simonson, W.D., Allen, H.D., Coomes, D.A., 2014. Applications of airborne LiDAR for the assessment of animal species diversity. *Methods Ecol Evol* n/a–n/a. doi:10.1111/2041-210X.12219
- Simpson, G.G., 1951. The Species Concept. *Evolution* 5, 285–298. doi:10.2307/2405675
- Southwood, T.R.E., 1977. Habitat, the Templet for Ecological Strategies? *Journal of Animal Ecology* 46, 337–365. doi:10.2307/3817
- Stephens, P.A., Pettorelli, N., Barlow, J., Whittingham, M.J., Cadotte, M.W., 2014. Management by proxy? The use of indices in applied ecology. *J Appl Ecol* n/a–n/a. doi:10.1111/1365-2664.12383
- St-Louis, V., Pidgeon, A.M., Kuemmerle, T., Sonnenschein, R., Radeloff, V.C., Clayton, M.K., Locke, B.A., Bash, D., Hostert, P., 2014. Modelling avian biodiversity using raw, unclassified satellite imagery. *Phil. Trans. R. Soc. B* 369, 20130197. doi:10.1098/rstb.2013.0197
- Storch, D., Konvicka, M., Benes, J., Martinková, J., Gaston, K.J., 2003. Distribution patterns in butterflies and birds of the Czech Republic: separating effects of habitat and geographical position. *Journal of Biogeography* 30, 1195–1205. doi:10.1046/j.1365-2699.2003.00917.x
- Stuart, S.N., Wilson, E.O., McNeely, J.A., Mittermeier, R.A., Rodríguez, J.P., 2010. The Barometer of Life. *Science* 328, 177–177. doi:10.1126/science.1188606

- Tansley, A.G., 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology* 16, 284–307. doi:10.2307/1930070
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K., Merriam, G., 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 571–573.
- Teysse re, A., Robert, A., 2014. Contrasting effects of habitat reduction, conversion and alteration on neutral and non neutral biological communities. *Oikos* no–no. doi:10.1111/j.1600-0706.2013.00928.x
- Thuiller, W., Ara ujo, M.B., Lavorel, S., 2004. Do we need land-cover data to model species distributions in Europe?: Do land-cover data improve bioclimatic models? *Journal of Biogeography* 31, 353–361. doi:10.1046/j.0305-0270.2003.00991.x
- Thurmann, J., 1849. *Essai de phytostatique appliqu e   la cha ne du Jura et aux contr ees voisines, ou  tude de la dispersion des plantes vasculaires envisag ee principalement quant   l’influence des roches sous-jacentes*; Berne : Jent et Gassmann.
- Tuanmu, M.-N., Jetz, W., 2014. A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modelling. *Global Ecology and Biogeography* n/a–n/a. doi:10.1111/geb.12182
- Turner, M.G., Dale, V.H., Gardner, R.H., 1989a. Predicting across scales: theory development and testing. *Landscape Ecology* 3, 245–252.
- Turner, M.G., O’Neill, R.V., Gardner, R.H., Milne, B.T., 1989b. Effects of changing spatial scale on the analysis of landscape pattern. *Landscape ecology* 3, 153–162.
- Udvardy, M.F.D., 1959. Notes on the Ecological Concepts of Habitat, Biotope and Niche. *Ecology* 40, 725–728. doi:10.2307/1929830
- Vanden Borre, J., Paelinckx, D., M ucher, C.A., Kooistra, L., Haest, B., De Blust, G., Schmidt, A.M., 2011. Integrating remote sensing in Natura 2000 habitat monitoring: Prospects on the way forward. *Journal for Nature Conservation* 19, 116–125. doi:10.1016/j.jnc.2010.07.003
- van Swaay, C., Maes, D., Collins, S., Munguira, M.L.,  sa ic, M., Settele, J., Verovnik, R., Warren, M., Wiemers, M., Wynhoff, I., Cuttelod, A., 2011. Applying IUCN criteria to invertebrates: How red is the Red List of European butterflies? *Biological Conservation* 144, 470–478. doi:10.1016/j.biocon.2010.09.034
- Verburg, P.H., Neumann, K., Nol, L., 2011. Challenges in using land use and land cover data for global change studies. *Global Change Biology* 17, 974–989. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02307.x
- von Humboldt, A., Bonpland, A., 1807. *Essai sur la g ographie des plantes*.
- Warming, E., 1895. *Plantesamfund - Grundtr ek af den  kologiske Plantegeografi*.
- Warming, E., Vahl, M., 1909. *Oecology of Plants: An Introduction to the Study of Plant Communities*.
- Warren, S.D., Alt, M., Olson, K.D., Irl, S.D.H., Steinbauer, M.J., Jentsch, A., 2014. The relationship between the spectral diversity of satellite imagery, habitat heterogeneity, and plant species richness. *Ecological Informatics* 24, 160–168. doi:10.1016/j.ecoinf.2014.08.006
- Warton, D.I., Wright, S.T., Wang, Y., 2012. Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects: Mean-variance confounding in multivariate analysis. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 89–101. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00127.x
- Weih er, E., Keddy, P., 2001. *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press.
- Westgate, M.J., Barton, P.S., Lane, P.W., Lindenmayer, D.B., 2014. Global meta-analysis reveals low consistency of biodiversity congruence relationships. *Nat Commun* 5. doi:10.1038/ncomms4899
- Whittaker, R.H., 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42, 207–264.

- Whittaker, R.H., Levin, S.A., Root, R.B., 1973. Niche, Habitat, and Ecotope. *The American Naturalist* 107, 321–338.
- Wiens, J.A., 1989. Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology* 3, 385.
doi:10.2307/2389612
- Willner, W., Tichý, L., Chytrý, M., 2009. Effects of different fidelity measures and contexts on the determination of diagnostic species. *Journal of Vegetation Science* 20, 130–137.
- Wisz, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., Dormann, C.F., Forchhammer, M.C., Grytnes, J., Guisan, A., 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88, 15–30.
- Woodcock, C.E., Strahler, A.H., 1987. The factor of scale in remote sensing. *Remote Sensing of Environment* 21, 311–332. doi:10.1016/0034-4257(87)90015-0
- Wu, J., Li, H., 2006. Concepts of scale and scaling, in: Wu, J., Jones, K.B., Li, H., Loucks, O.L. (Eds.), *Scaling and Uncertainty Analysis in Ecology*. Springer Netherlands, pp. 3–15.
- Yapp, R.H., 1922. The Concept of Habitat. *Journal of Ecology* 10, 1–17.
doi:10.2307/2255427
- Young, J.C., Waylen, K.A., Sarkki, S., Albon, S., Bainbridge, I., Balian, E., Davidson, J., Edwards, D., Fairley, R., Margerison, C., McCracken, D., Owen, R., Quine, C.P., Stewart-Roper, C., Thompson, D., Tinch, R., Hove, S.V. den, Watt, A., 2014. Improving the science-policy dialogue to meet the challenges of biodiversity conservation: having conversations rather than talking at one-another. *Biodivers Conserv* 23, 387–404. doi:10.1007/s10531-013-0607-0
- Zonneveld, I.S., 1989. The land unit ? A fundamental concept in landscape ecology, and its applications. *Landscape Ecology* 3, 67–86. doi:10.1007/BF00131171

6. Annexes :

- Equation booléenne de la recherche bibliographique effectuée dans Web of Science ® pour la Figure 3 :

TS=("species-habitat* relationship*" OR "species-habitat* association*" OR "species-habitat* link*" OR "species-environment* relationship*" OR "species-environment* association*" OR "species-environment* link*" OR "wildlife-habitat* relationship*" OR "wildlife-habitat* association*" OR "wildlife-habitat* link*" OR "wildlife-environment* relationship*" OR "wildlife-environment* association*" OR "wildlife-environment* link*") AND SU=(Agriculture OR Behavioral Science OR Biodiversity & Conservation OR Entomology OR Environmental Science & Ecology OR Forestry OR Mycology OR Plant sciences OR Zoology) NOT TS=(fish* OR freshwater* OR marine* OR water* OR ocean* OR wetland* OR stream*)

- Equation booléenne de la recherche bibliographique effectuée dans Web of Science ® pour la Figure 10 :

TS=("species distribution model*") NOT TS=(fish* OR freshwater* OR marine* OR water* OR ocean* OR wetland* OR stream* OR lagoon*)

- Equation booléenne de recherche bibliographique effectuée dans Web of Science pour l'analyse quantitative sur les modèles de distribution d'espèce :

TS=("species distribution model*" AND vegetation)

- Figure 19 complémentaire sur les résultats quantitatifs sur les modèles de distribution d'espèce, partie 2.2

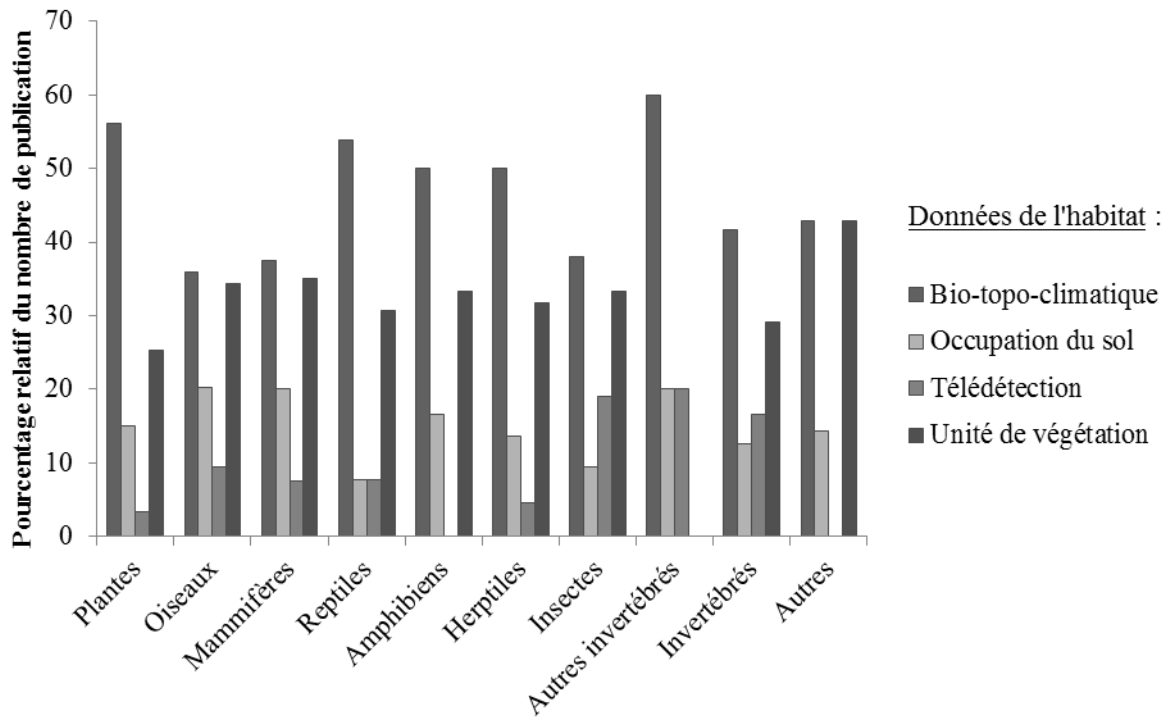


Figure 19 : Pourcentage relatif du nombre de publications aux sommes du nombre de publication par groupe taxonomique utilisant des modèles de distribution d'espèce selon différents groupes taxonomiques et données de l'habitat.

- Equation booléenne de recherche bibliographique effectuée dans Web of Science pour l'analyse quantitative sur la méthode IndVal :

TS=(indval AND habitat*)

7. Glossaire :

Biotope : Un biotope est un type de lieu de vie (*stricto sensu*) défini par des caractéristiques physiques et chimiques déterminées et relativement uniformes. Le biotope accueille une biocénose composée un ensemble de formes de vie. Biotope et biocénose forment à eux deux un écosystème.

Écotone : L'écotone correspond à la zone de transition écologique entre deux écosystèmes. Par exemple, entre une rivière et le milieu terrestre, les berges sont un exemple simple et caricatural d'écotone. On retrouve dans ces écotones des végétations particulières qui permettent de les caractériser.

Fond blanc : Le fond blanc est défini comme un pré-découpage des milieux semi-naturels du territoire selon une approche environnementale et physionomique. Il se présente sous la forme d'une ou plusieurs couches d'information géographique. L'objectif du fond blanc est d'offrir un support cartographique pour le recueil de l'information phytosociologique sur le terrain (Ichter et al., 2012).

Habitat : L'habitat en écologie est un terme polysémique (voir page 11). Il désigne généralement l'endroit et/ou ses caractéristiques où vivent des espèces ou une espèce. L'habitat est intrinsèquement favorable à l'espèce pour laquelle il a été défini.

Habitat catégoriel : L'habitat catégoriel va désigner dans ce rapport les habitats décrits selon une typologie discrète. On parle alors de types d'habitats (par exemple : forêt, prairie, tourbières, etc.).

Habitat écologique : L'habitat écologique s'appuie sur la définition de la niche écologique et représente l'ensemble des variables nécessaires à la survie et à la reproduction d'une espèce dans un espace donné.

Niche (écologique) : La niche écologique représente l'ensemble des conditions nécessaires à une population viable d'une espèce donnée. Une niche écologiques se définit à partir de variables environnementales (physico-chimiques) mais aussi à partir de variables biologiques (comme les interactions entre les espèces).

Patron : Le terme patron (« pattern ») sert à décrire des structures (écologiques, spatiales ou temporelles) récurrentes ou qui évoluent sous l'influence de processus écologique (interactions entre espèces, perturbations, etc.).

Phytosociologie : La phytosociologie est une discipline issue de la botanique, qui s'attache à étudier les communautés d'espèces végétales en se basant sur des relevés exhaustifs des espèces présentes et de leurs abondances.

Réponse spectrale : La réponse spectrale correspond au résultat de l'interaction entre un objet (en fonction de ses propriétés physiques) avec le rayonnement (en fonction de sa longueur d'onde) qui le cible.

Spécialisation (des espèces) : voir encadré 6, page 27.

Sténoécie : La sténoécie ou les espèces sténoèces désignent les êtres vivants qui présentent une niche écologique étroite avec une faible capacité d'adaptation lors de variations de facteurs écologique propre à leurs habitats. On parle donc ici d'une espèce spécialiste quand une espèce euryèce est plutôt généraliste.

Stochastique : Des effets stochastiques sont des effets aléatoires. Par exemple, lorsque que l'on regarde la distribution d'une espèce dans l'espace, le fait qu'elle apparaisse plus dans un habitat est-il le fait du hasard (stochastique) ou cela est-il déterminé par une préférence écologique ? Il convient donc d'analyser ces effets stochastiques.

Surrogacy (surrogate) : Les termes anglais « surrogacy » et « surrogate » désignent des approches en conservation où une entité écologique (une espèce, un habitat, un groupe d'espèce) protégée/conservée va permettre la conservation de tout un cortège d'espèce en lien plus ou moins direct avec elle. Par exemple, les espèces dites « clés de voute » ont une importance capitale dans l'équilibre des réseaux trophiques et leur raréfaction ou leur disparition entrainerait celle de nombreuses autres espèces au sein du même écosystème.

Symphytosociologie : La phytosociologie dynamique ou sériale, ou symphytosociologie s'intéresse aux relations dynamiques qui lient les associations au sein d'unités spatiales homogènes. Elle étudie la succession d'associations matures, de substitution, pionnières ou anthropiques retrouvées au sein d'une unité spatiale appelée tessela. Ces différents stades dynamiques caractérisent la série de végétation (ou sigmétum ou synassociation), unité fondamentale de la symphytosociologie (Biondi, 2011; Géhu, 2006).

Téledétection : La téledétection désigne au sens large la mesure ou l'acquisition d'informations sur un objet par l'intermédiaire d'un instrument de mesure n'ayant pas de contact avec l'objet étudié. Par exemple : l'obtention de photographie aérienne d'un paysage relève de la téledétection. L'utilisation de satellite est très importante en téledétection pour acquérir des informations sur l'environnement via des instruments divers (lasers, radars, etc.).

Traits (d'espèces) : Les traits des espèces représentent des descripteurs biologiques, écologiques et comportementaux quantitatifs (type d'alimentation, place dans la chaîne alimentaire, reproduction, préférences écologiques (température, pH, etc.), croissance, etc.).