

TABLE DES MATIERES

<u>I. INTRODUCTION GENERALE.....</u>	<u>21</u>
A. CONTEXTE GENERAL.....	22
A.1. HUMANITE, CHANGEMENTS GLOBAUX ET DECLIN DE BIODIVERSITE	22
A.2. LES ACTIVITES AGRICOLES, UN ENJEU MAJEUR	22
A.3. L'INTENSITE D'USAGE DES SOLS	25
B. PRODUCTION ET ENERGIE	30
B.1. LA PRODUCTIVITE : DEUX VOIES D'ENERGIE POSSIBLES	30
B.2. LA PRODUCTIVITE PRIMAIRE NETTE.....	32
B.3. LE CADRE CONCEPTUEL ET METHODOLOGIQUE D'HANPP : LIEN ENTRE ENERGIE PRODUCTIVE ET INTENSITE D'USAGE DES SOLS.....	34
C. UNE BIODIVERSITE EN ETROITE RELATION AVEC L'ENERGIE	38
C.1. LA BIODIVERSITE DANS LE CONTEXTE DE LA RELATION ESPECE-ENERGIE.....	38
C.2. UNE APPROCHE MULTI-DIMENSIONNELLE DE LA BIODIVERSITE	41
C.3. QUATRE MESURES DE LA DIVERSITE FONCTIONNELLE.....	43
D. SOUTENIR LA BIODIVERSITE MALGRE L'INTENSITE D'USAGE DES SOLS : L'EXEMPLE DE L'AGRICULTURE ?	48
D.1. IMPACT DE L'INTENSIFICATION AGRICOLE SUR LA BIODIVERSITE.....	48
D.2. L'UTILISATION DE GROUPES TAXONOMIQUES INDICATEURS DE BIODIVERSITE ISSUS DES SCIENCES PARTICIPATIVES.....	49
D.3. ENJEUX DE CONSERVATION DE LA BIODIVERSITE.....	57
E. STRUCTURE ET OBJECTIFS DE LA THESE.....	59
 <u>II. PRESENTATION DES JEUX DE DONNEES ET DES INDICATEURS SOLLICITES</u>	 <u>63</u>
A. ZONE D'ETUDE.....	64
B. INDICATEURS D'INTENSITE D'USAGE DES SOLS	65
B.1. LE CADRE CONCEPTUEL ET METHODOLOGIQUE DE HANPP	65
B.2. L'INDICE DU COUT D'INTRANTS PAR HECTARE	71
B.3. L'INDICE DE HAUTE VALEUR NATURELLE AGRICOLE	72
C. MODELES BIOLOGIQUES.....	74
C.1. LES SCIENCES PARTICIPATIVES ET VIGIE-NATURE	74
C.2. LE PROGRAMME VIGIE-CHIRO	75
C.3. LE PROGRAMME VIGIE-PLUME.....	76
D. APPROCHES TAXONOMIQUE ET FONCTIONNELLE DE LA BIODIVERSITE	77

D.1. INDICE AU NIVEAU DES ESPECES	77
D.2. INDICES AU NIVEAU DE LA COMMUNAUTE	77

III. VERS UNE MEILLEURE APPREHENSION DU CADRE CONCEPTUEL D'HANPP ET DES DIMENSIONS DE L'INTENSITE

A. CONTEXTE	86
B. OBJECTIFS	87
B.1. DONNEES.....	88
B.2. METHODES D'ANALYSE	88
C. PRINCIPAUX RESULTATS	89
D. PERSPECTIVES.....	90
E. ARTICLE: « DISENTANGLING THE DEPENDENCY OF HUMAN APPROPRIATION OF NET PRIMARY PRODUCTIVITY TO LANDSCAPE COMPOSITION, AGRICULTURAL INPUTS AND CLIMATE ACROSS FRENCH AGRICULTURAL LANDSCAPES »	91

IV. DIVERSITE EN CHIROPTERES ET QUANTITE D'ENERGIE DISPONIBLE SELON LE TYPE DE MILIEU

A. CONTEXTE	122
B. OBJECTIFS	123
B.1. DONNEES.....	123
B.2. METHODES D'ANALYSES	125
C. PRINCIPAUX RESULTATS	125
D. CONCLUSION	126
E. ARTICLE « BATS DIVERSITY DECLINES WITH HUMAN APPROPRIATION OF ENERGY ACROSS LAND USE TYPES ».....	127

V. IMPACT DE L'INTENSITE D'USAGE DES SOLS SUR LA STRUCTURE FONCTIONNELLE ET TAXONOMIQUE DES COMMUNAUTES AVIAIRES.....

A. CONTEXTE	164
B. OBJECTIFS	165
C. PRINCIPAUX RESULTATS	168
D. CONCLUSION	169
E. ARTICLE: « LAND USE INTENSITY SHAPES THE DEGREE OF SPECIALIZATION AND THE FUNCTIONAL STRUCTURE OF FRENCH AVIAN COMMUNITIES ».....	170

<u>VI. SYNTHÈSE GÉNÉRALE.....</u>	<u>203</u>
A. PLACE DU CADRE MÉTHODOLOGIQUE D'HANPP PARMI LES INDICATEURS D'INTENSITÉ	
204	
A.1. RAPPELS DE LA PROBLÉMATIQUE ET DES RÉSULTATS	204
A.2. CONSÉQUENCES ET PERSPECTIVES.....	205
B. RELATIONS ENTRE COMMUNAUTÉS ET AUTRES INDICATEURS DE LUI : APPORTS DU CADRE CONCEPTUEL D'HANPP.....	206
B.1. RAPPELS DE LA PROBLÉMATIQUE ET DES RÉSULTATS.....	206
B.2. CONSÉQUENCES ET PERSPECTIVES	207
C. QUELLES SONT LES FACETTES DE BIODIVERSITÉ IMPACTÉES PAR L'INTENSIFICATION ?	
213	
C.1. RICHESSE ET ABONDANCE.....	214
C.2. MASSE MOYENNE ET PRODUCTIVITÉ.....	217
C.3. DIVERSITÉ FONCTIONNELLE.....	218
D. L'HYPOTHÈSE DE PERTURBATION INTERMÉDIAIRE	222
E. VERS UNE AUTRE FORME D'HOMOGÉNÉISATION BIOTIQUE	223
F. PRÉCONISATIONS : QUELS INDICES D'INTENSITÉ POUR ÉTUDIER QUELLES FACETTES BIOLOGIQUES ?.....	225
F.1. CHOIX DES INDICES D'INTENSIFICATION	225
F.2. CHOIX DES INDICES DE BIODIVERSITÉ	226
F.3. OPTIMISATION DES BESOINS HUMAINS ET PRÉSERVATION DE LA BIODIVERSITÉ	227
G. LIMITES MÉTHODOLOGIQUES	229
G.1. APPROCHE CORRELATIVE	229
G.2. ÉCHELLES D'ÉTUDES SPATIO-TEMPORELLES	229
H. PERSPECTIVES	231
H.1. SCÉNARIOS DE CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX.....	231
H.2. SCÉNARIOS MULTI-TROPHIQUES.....	232
<u>VII. BIBLIOGRAPHIE.....</u>	<u>235</u>

LISTE DES ABREVIATIONS

CMI : *Community Mass Index* – Indice de masse moyenne de la communauté

CSI : *Community Specialization Index* – Indice de spécialisation des communautés

CTrI : *Community Trophic Index* – Indice du niveau trophique des communautés

CWM : *Community Weighted Mean* – Indice de dominance des communautés pondéré par les abondances des espèces

FBBS : *French Breeding Bird Survey* - Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC), programme de science participative

FDis : *Functional Dispersion* – Dispersion fonctionnelle

FDiv : *Functional Divergence* – Divergence fonctionnelle

FEve : *Functional Evenness* – Régularité fonctionnelle

FRic : *Functional Richness* – Richesse fonctionnelle

HANPP : *Human Appropriation of Net Primary Productivity* – Appropriation humaine de la production primaire nette

HANPPharv : *Harvested Net Primary Productivity* – quantité de production primaire nette récoltée ou détruite durant les récoltes.

HANPPluc : *Land use change impacted Net Primary Productivity* – Impact sur la production primaire nette des conversions de sols induites par l’Homme, tels que les changements de couverture des sols, les changements d’usage et la dégradation des sols.

HNV : *High Nature Value* – Indice de haute valeur naturelle. Indique à quel point les milieux agricoles pourraient être favorables à la biodiversité.

IC/ha : *Inputs Cost per hectare* – Coût d’intrants par hectare. Variable d’intensité agricole.

IDH : *Intermediate Disturbance Hypothesis* – Hypothèse des perturbations intermédiaires

LUI : *Land use intensity/intensification* – Intensité d’usage des sols

MIH : *More Individuals Hypothesis* – Hypothèse du plus d’individus, expliquée par des conditions environnementales favorables

NPP : *Net Primary Productivity* – Production primaire nette, c’est la quantité d’énergie chimique nette utile produite par les organismes autotrophes comme les plantes (production de matière organique à partir de matière minérale)

NPP0 : *Potential Net Primary Productivity* – Couverture végétale qui prévaudrait en l'absence d'intervention humaine

NPPact : *Actual Net Primary Productivity* – Production primaire nette de la végétation actuelle, réelle.

NPPeco : *Remaining Net Primary Productivity* – Production primaire nette restante dans les écosystèmes après les récoltes.

SER : *Species-Energy Relationship* – Relation “Espèce - Énergie”, qui stipule une augmentation de la diversité avec l'énergie fournie par le milieu.

SR : *Species richness* – Richesse spécifique

LISTE DES FIGURES

FIGURE I-1 : « BIG KILLERS », LES PLUS GRANDES MENACES DES ESPECES INSCRITES SUR LA LISTE ROUE DE L'IUCN.	23
FIGURE I-2 : APERÇU SCHEMATIQUE DES METRIQUES D'INTENSITE D'USAGE DES SOLS.	27
FIGURE I-3: FLUX D'ENERGIE A TRAVERS L'ECOSYSTEME.	32
FIGURE I-4 : LE CADRE CONCEPTUEL DE HANPP.....	35
FIGURE I-5 : CARTE DE L'APPROPRIATION HUMAINE DE LA NPP AU NIVEAU MONDIAL ET EUROPEEN (2000).37	
FIGURE I-6 : RELATIONS ENTRE ENERGIE, ABONDANCE ET RICHESSE.	39
FIGURE I-7 : ILLUSTRATION DES FACETTES DE LA DIVERSITE FONCTIONNELLE..	47
FIGURE I-8 : EVOLUTION DE L'ABONDANCE DES POPULATIONS DE CHAUVES-SOURIS METROPOLITAINES.	51
FIGURE I-9 : EVOLUTION DES INDICATEURS D'ABONDANCES DES OISEAUX COMMUNS EN FRANCE SELON LES PRINCIPAUX TYPES D'HABITATS.....	54
FIGURE I-10 : HYPOTHESES QUANT AUX RELATIONS ENTRE FACETTES DE DIVERSITE ET INTENSITE D'USAGE DES SOLS.....	57
FIGURE I-11 : MANIERES DONT LA FORME DES COMPROMIS ENTRE INTENSITE D'USAGE ET ETAT DE LA BIODIVERSITE PEUT AIDER A LA DECISION PARMI DES SOLUTIONS OPTIMALES.	60
FIGURE II-1 : CONSEQUENCES DE L'INTENSIFICATION FRANÇAISE.	65
FIGURE II-2 : LE CADRE CONCEPTUEL DE HANPP.	66
FIGURE II-3 : DIFFERENCES, OU DELTA, EN QUANTITE DE NPP ENTRE LES TROIS PAS DE TEMPS POUR CHAQUE INDICATEUR DU CADRE CONCEPTUEL D'HANPP.	68
FIGURE II-4 : CARTES DU CADRE CONCEPTUEL D'HANPP.....	70
FIGURE II-5 : INDICE D'INTENSITE D'USAGE DES SOLS EN TERMES D'INTRANTS.	72
FIGURE II-6 : INDICE D'INTENSITE D'USAGE DES SOLS SELON LES PARAMETRES DU SYSTEME.....	73
FIGURE III-1 : REPARTITION SPATIALE DES TYPES DE SYSTEMES AGRICOLES FRANÇAIS POUR L'ANNEE 2000.	89
FIGURE IV-1 : DISTRIBUTION SPATIALE DES 1372 POINTS FIXES VIGIE-CHIRO SUIVIS ENTRE 2015 A 2017.	124
FIGURE V-1 : DISTRIBUTION SPATIALE DES 1192 CARRES STOC-EPS, CORRESPONDANT A 2287 COMMUNAUTES, SUIVIS ENTRE 2004 ET 2006.	167
FIGURE VI-1 : RELATION ENTRE LES DIMENSIONS DE L'INTENSIFICATION, LA TAILLE (A, D) ET LA COMPOSITION (B, C, E, F) DES COMMUNAUTES AVIAIRES.....	210
FIGURE VI-2 : VARIATION DE QUATRE INDICES DE COMMUNAUTES (ABONDANCE, RICHESSE, NIVEAU TROPHIQUE (CTI) ET SPECIALISATION D'HABITAT (CSI)) LOG-TRANSFORMES AVEC L'ENERGIE DISPONIBLE (NPP _{REMAINING})	211
FIGURE VI-3 : RELATION ENTRE L'INTENSITE DE PRODUCTION (OU EXTRANTS) CULTURALE (A-D) OU ANIMALE (E-G) ET LA COMPOSITION DES COMMUNAUTES AVIAIRES.....	212
FIGURE VI-4 : REPRESENTATION SYNTHETIQUE DES CONCLUSIONS DE MA THESE.	221

LISTE DES TABLES

TABLEAU I-1 : SYNTHÈSE DES TYPES DES INDICES D'INTENSITÉ D'USAGE DES SOLS PAR DIMENSION ET CATEGORIE	28
TABLEAU I-2 : RÉSUMÉ SYNTHÉTIQUE DES DIFFÉRENTS ESTIMATEURS DE L'ÉNERGIE PRODUCTIVE EN TERMES DE NPP	33
TABLEAU II-1 : PRÉSENTATION DES INDICES MULTIVARIÉS DE DIVERSITÉ FONCTIONNELLE UTILISÉS.....	82
TABLEAU V-1 : TRAITS FONCTIONNELS UTILISÉS.....	168

LISTE DES ENCADRES

ENCADRE 1 : LES QUATRE THÉMATIQUES DE L'INTENSITÉ D'USAGE DES SOLS.....	29
ENCADRE 2 : SCHEMA RÉCAPITULATIF DES DONNÉES UTILISÉES ET DES FLUX POUR DÉVELOPPER LE CADRE CONCEPTUEL D'HANPP.....	36
ENCADRE 3 : LES PARAMÈTRES DE LA MESURE DE LA DIVERSITÉ FONCTIONNELLE.....	44

I. INTRODUCTION GENERALE

INTRODUCTION

A. CONTEXTE GENERAL

A.1. HUMANITE, CHANGEMENTS GLOBAUX ET DECLIN DE BIODIVERSITE

La Terre est exceptionnelle par bien des aspects, elle regorge d'une multitude de formes de vie, estimée à plus de 11 millions d'espèces (Bar-On et al., 2018). Parmi cette diversité, vivent aujourd'hui 7.6 milliards d'humains (www.worldometers.info), représentant seulement 0.01% de la biomasse terrestre globale (Bar-On et al., 2018). Et pourtant, malgré la jeunesse de l'espèce humaine à l'échelle des temps géologiques (-120 000 ans), son impact à l'échelle globale est considérable. A l'ère de l'Anthropocène, l'augmentation croissante de la population engendre des besoins croissants en ressources, énergies et technologies, modifiant la biosphère à travers les changements climatiques et l'augmentation des émissions de CO₂ (Solomon et al., 2009), l'acidification des océans (Orr et al., 2005), ou encore les changements d'utilisation des sols, que ce soit à des fins d'urbanisation, industrielles ou agricoles (Foley et al., 2005; Meyer and Turner, 1992; Newbold et al., 2015). Ces changements rapides, et bien d'autres (Figure I-1), agissent en synergie et causent ce que l'on appelle maintenant la 6^{ème} grande extinction de masse (Barnosky et al., 2011; Ceballos et al., 2015), avec des taux d'extinctions 100 à 1000 fois plus importants que la normale (Ceballos et al., 2015; Pimm et al., 2014). Ainsi, cette érosion sans précédent de la biodiversité affecte en retour les écosystèmes avec des conséquences sur le bien-être humain à travers la fourniture de fonctions et services écosystémiques (Cardinale et al., 2012; MEA, 2005; Pereira et al., 2012; Régnier et al., 2015). Toute la difficulté consiste donc à trouver un équilibre entre des besoins humains croissants et le maintien de la biodiversité (Foley, 2011; Newbold et al., 2016).

A.2. LES ACTIVITES AGRICOLES, UN ENJEU MAJEUR

Parmi ces changements, figure en premier lieu par son ancienneté et la superficie occupée, le développement de l'agriculture. L'agriculture est apparue en -8000, lors de la révolution néolithique, et depuis cette période, elle a façonné le paysage et joué un rôle crucial dans le développement et le progrès des sociétés humaines (Mazoyer and Roudart, 2007). La plupart des régions d'Europe et d'Asie étaient déjà couvertes par des surfaces agricoles entre -3000 et +1500 ans (Ellis et al., 2013). Historiquement, les moyens d'augmenter la production agricole dans le but de satisfaire aux demandes passaient par l'*expansion*, la transformation de milieux naturels (forêts, prairies, marais, etc.) en

INTRODUCTION

surfaces cultivables et productives (Ramankutty and Foley, 1999). Ces trois derniers siècles (de 1700 à 1980) ont vu une augmentation de 466% des surfaces agricoles à travers le monde (Meyer and Turner, 1992). De nos jours, plus de 38% de la surface terrestre est occupée par des cultures et prairies (Ramankutty et al., 2008). En Europe, près de la moitié de la surface est allouée aux cultures et à l'élevage, faisant ainsi des milieux agricoles l'écosystème majoritaire (Stoate et al., 2009, 2001). Chaplin-Kramer et al. (2015) estiment même que dans les 40 prochaines années, entre 200 et 300 millions d'hectares de « nature » seront convertis par l'expansion agricole, principalement sous les tropiques et dans les savanes, des régions biologiquement riches.

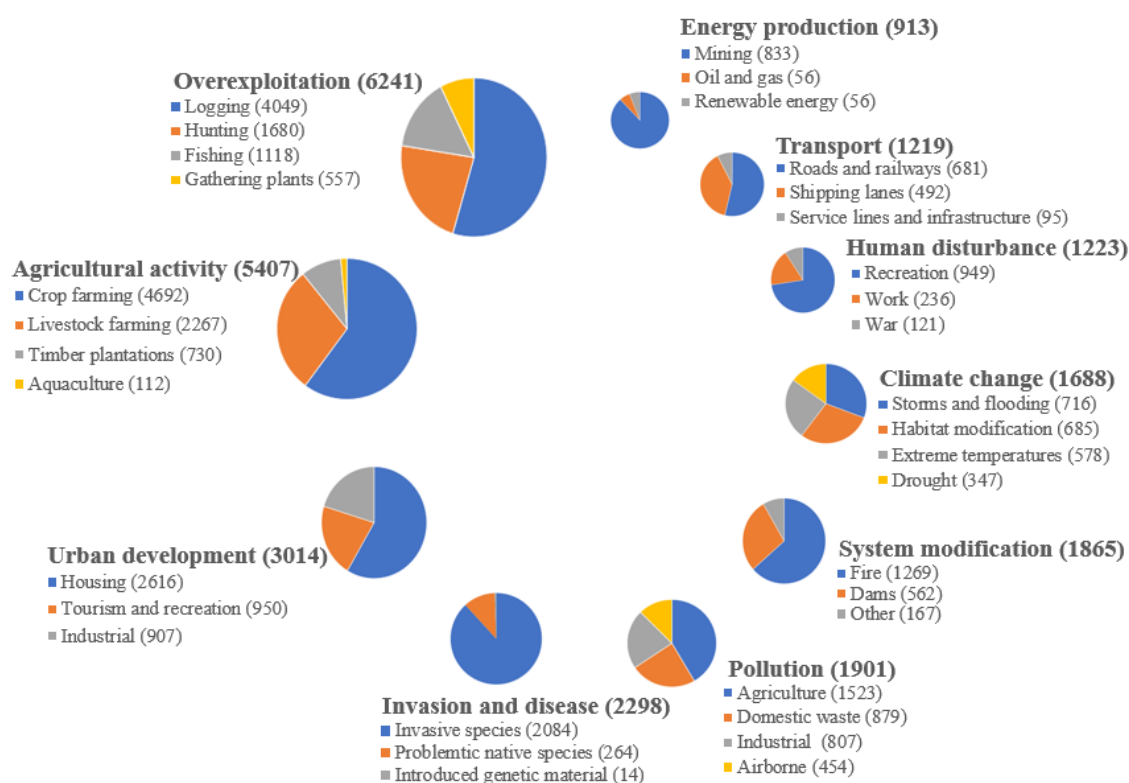


Figure I-1 : « Big killers », les plus grandes menaces des espèces inscrites sur la liste rouge de l'IUCN. Le nombre d'espèces menacées est précisé entre parenthèse. L'agriculture représente la 2^{ème} plus grande menace (62% des 8688 espèces étudiées), en termes d'activités mais également de pollution. Adapté de Maxwell et al. (2016)

Actuellement, les activités agricoles figurent parmi les plus grandes menaces sur la biodiversité (et pas seulement les espèces déjà menacées) (Figure I-1). Elles englobent à la fois la perte et la modification d'habitats, les émissions de gaz à effet de serre, les pollutions chimiques, les ressources disponibles.

INTRODUCTION

L'augmentation de la population se traduit par une augmentation des changements d'usages des sols. Cela se traduit par une transformation en surfaces agricoles pour subvenir à une demande sociétale alimentaire toujours plus forte. Mais également par une nécessité de logements, d'infrastructures à travers l'urbanisation et l'imperméabilisation des sols. Cependant, la population a le besoin et l'envie de milieux récréatifs et présente une volonté citoyenne de préserver la biodiversité pour les bienfaits qu'elle lui apporte, sur le plan culturel, affectif, et de la santé (Watson et al., 2005). Tout l'enjeu est donc de trouver des solutions qui concilient au mieux ces objectifs. Tous ces différents usages entrent en conflit pour un même milieu (Haberl, 2015). La principale solution mise en place pour réduire cette compétition pour l'espace a été d'intensifier l'usage des sols en agriculture et foresterie (Tilman et al., 2011), mais également pour répondre à la compétitivité nationale et internationale au sortir de seconde guerre mondiale. Face à l'accroissement de la population et des besoins, augmenter les ressources agricoles est une solution. Cette assertion est tout de même à contrebalancer avec les possibilités offertes par une meilleure rationalisation des productions et de leur commercialisation pour éviter le gaspillage alimentaire (Parfitt et al., 2010).

L'*intensification* se décrit comme étant l'augmentation des récoltes par unité de surface en améliorant, via les innovations technologiques, le labour, ou en augmentant l'utilisation d'intrants additionnels tels l'énergie, l'eau, les fertilisants et les pesticides (Kuemmerle et al., 2013). Au cours du siècle dernier, l'agronomie, la chimie et l'écophysiologie ont permis des avancées technologiques comme la sélection et le développement de variétés plus résistantes d'espèces de plantes et d'animaux, d'engrais, de produits phyto- et zoo-sanitaires, et la mécanisation (Mazoyer and Roudart, 2007). Depuis le milieu du XX^{ème} siècle et la révolution verte, la production agricole par unité de surface a plus que doublé (Borlaug, 2007; Green et al., 2005; van Zanden, 1991). La mise en place d'une Politique Agricole Commune (PAC) de l'Union Européenne dès 1962 a favorisé cette intensification, grâce à de nombreuses subventions pour permettre l'autonomie et la sécurité alimentaire (Stoate et al., 2009). La France a ainsi vu son rendement en blé par unité de surface augmenter de 88% entre 1970 et 2010, tandis que le rendement céréalier total a augmenté de 99% (FAOSTAT, 2014). L'agriculture est ainsi devenue industrielle, associée à de profonds changements des paysages et pratiques culturelles (Robinson and Sutherland, 2002; Stoate et al., 2001) : fragmentation, simplification du paysage, homogénéisation des cultures, rotations culturales simples,

INTRODUCTION

perte d'habitats naturels semi-permanents (bois, mares, haies, etc.). Ces processus ont conduit à l'intensification des terres, mais également à une déprise agricole et au reboisement, du fait du niveau de vie agricole difficile et de l'appel du travail en ville (Henle et al., 2008; MacDonald et al., 2000), intensifiant également le tissu urbain. Il passe ainsi d'un tissu diffus, avec de faibles densités de population à une expansion massive des villes par artificialisation des sols, à très forte densité humaine, suivie d'une intensification urbaine en métropoles, pour renouveler et densifier l'existant (bâtiment en hauteur), et maîtriser l'étalement péri-urbain permettant l'accueil d'une population toujours plus dense. Des chercheurs ont estimé qu'en 2030, l'espace urbain mondial devrait avoir triplé de surface et gagné 1,2 millions de kilomètres carrés (Seto et al., 2012). La déprise agricole concerne un nombre important de territoires : des zones où l'agriculture n'était plus rentable (zones peu productives de montagnes et basses montagnes, territoires péri-urbain enclavés, territoires pollués) (Cavailhes and Normandin, 1993). Ces milieux, laissés un temps en friche, ont fait place à des boisements, qui par la suite pourront être exploités et intensifiés pour permettre une fourniture en bois de construction, de chauffage ou en papier.

A.3. L'INTENSITE D'USAGE DES SOLS

L'intensité¹ d'usage des sols est liée au processus d'industrialisation agricole, qui par effet domino a conduit à l'intensification urbaine et forestière. L'intensification est également souvent employée mais ce terme implique une temporalité, une action durable, une intensité d'usage des sols sur le long terme. En effet, l'intensification indique un processus temporel tandis que l'intensité désigne l'état à un temps donné. Puisque je n'utilise pas de séries temporelles, j'utiliserai le terme « intensité » plutôt que « intensification » dans le reste du manuscrit. Cependant, la définition et la manière d'aborder l'intensité d'usage des sols varie selon l'expérience ou le champ disciplinaire (géographie, anthropologie, politique, écologie) de chacun (Encadré 1), ce qui entrave la conceptualisation et la normalisation de l'intensité d'usage des sols. De plus, les approches traditionnelles n'examinent qu'une fraction simplifiée des différents aspects de cette intensité au lieu de regarder la multi-dimensionalité du processus dans un système complexe. Elles se concentrent sur le milieu agricole à défaut des autres milieux (urbains, forestiers) qui sont souvent ignorés, de même que des pratiques managériales non-

¹ Nous faisons référence ici à intensité et non intensification car nous intéressons au caractère spatial et non temporel qu'implique la notion d'intensification.

INTRODUCTION

conventionnelles (comme la fertilisation des forêts) par exemple (Erb et al., 2013). Ces raisons, en partie, expliquent le manque de données globales liées à l'intensité d'usage des sols.

Un cadre est nécessaire pour considérer sa nature multi-dimensionnelle : la détermination de l'intensité d'usage des sols doit intégrer le système de production comme un système socio-écologique ayant des propriétés biophysiques (sol, climat, topographie) mais également socio-économiques (institutions, population, politiques). La production regroupe toutes les combinaisons qui permettent la création de produits à partir d'intrants via les propriétés du système (Figure I-2), résumée selon le concept développé par Erb et al.(2013) et Kuemmerle et al.(2013) en trois dimensions :

- **L'intensité des intrants**, par exemple la quantité de fertilisants, la fréquence des cultures, le temps de rotation
- **L'intensité des extrants**, comme les rendements, la productivité du capital ou les ratios résidus/abattage en foresterie
- **L'intensité liée au système** de production, par exemple les écarts de rendements (réel/potentiel), la configuration spatiale paysagère (éléments semi-naturels), la gestion des feux maîtrisés, etc.

Le tableau I-1, ci-après, résume tous les types d'indices d'intensité d'usage des sols existants dans la littérature, regroupés par dimension. Seule une minorité repose sur une perspective intégrative comme celle proposée ci-dessus. Les écoles traditionnelles de pensées estiment que l'intensité se mesure avec la quantité d'intrants que l'on injecte dans le système. Historiquement cela s'ensuit d'une augmentation et une simplification de la rotation culturale, et d'une attention accrue aux capitaux employés (fertilisant, pesticides) et aux types de labours (Boserup, 1965; Brookfield, 1972). A l'inverse, d'autres écoles de pensées s'intéressent exclusivement à la quantité d'extrants par unité de surface et de temps (Hunt, 2000; Turner and Doolittle, 1978). Mais les méthodologies de tels indicateurs peuvent être très diverses, liées à la masse produite, à l'énergie, à la valeur calorifique ou monétaire. De plus, les rendements produits peuvent être très différents selon le système de rotation, le climat, la composition du sol et l'histoire du site. Les comparaisons ou interprétations à large échelle sont alors problématiques. Un troisième type d'école de pensée place quant à lui les altérations du système au centre du concept d'intensité d'usage (Keys and McConnell, 2005; Tschardt et al., 2005). Bien

INTRODUCTION

qu'essentielle à la dynamique du système, l'intensité ne peut se résumer à la capacité de stockage du carbone ou la bonne rétention de l'eau. D'où l'importance de la prise en compte du système à travers une vision plus intégratrice de l'intensité. Seuls quelques exemples empiriques font preuve d'une telle vision intégrative : au niveau de la production agricole, l'évaluation du cycle de vie (*life cycle assessment*, LCA) a été développée pour évaluer les impacts environnementaux de la chaîne de production (Milà Canals et al., 2007). Non limité au système agricole, le concept de l'empreinte carbone quantifie les émissions de carbone liées à la consommation finale des produits (Hertwich and Peters, 2009), ou encore l'évaluation des pressions environnementales associées à la production de biomasse permise par le concept du HANPP (*Human Appropriation of Net Primary Production*) (Erb et al., 2009).

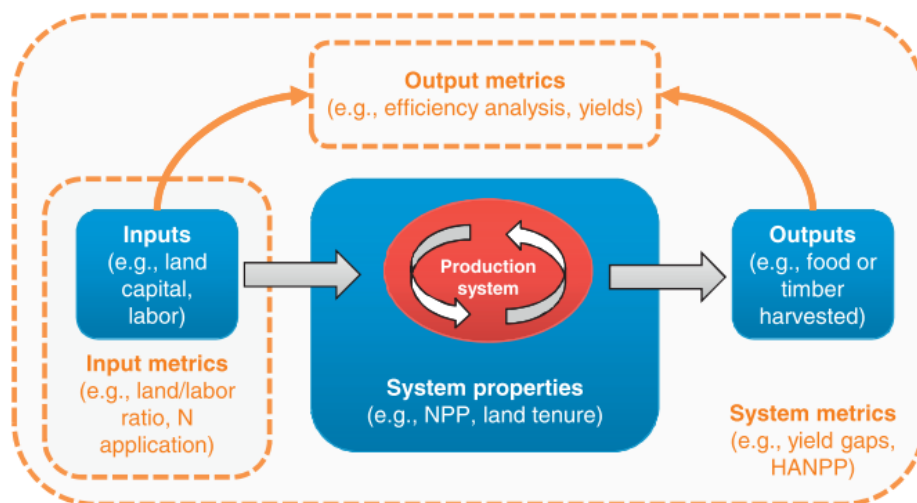


Figure I-2 : Aperçu schématique des métriques d'intensité d'usage des sols. Les métriques (en orange) sont quantitatives, spatialement explicites et obtenues par association des différentes dimensions. Les métriques d'intrants mesurent l'intensité d'usage des sols selon différentes dimensions (par exemple engrais, main d'œuvre). Les métriques d'extrants mettent en relation les sorties du système de production avec les intrants (par exemple les rendements, l'abattage en foresterie). Les métriques du système établissent un lien entre les intrants ou les extrants de la production et les propriétés du système (par exemple les rapports rendements réels/potentiel, les ratios d'abattage). Source : Kuemmerle et al. (2013).

INTRODUCTION

Tableau I-1 : Synthèse des types des indices d'intensité d'usage des sols par dimension et catégorie, d'après Erb et al. (2013) et Ruiz-Martinez et al. (2015)

Dimension concernée et catégories	Exemple
Intrants	
(a) Fréquence des cycles de cultures, différence entre période de jachère et culture, temps de rotation (foresterie),	Nombre de rotation, quantité de jachère
(b) Fréquence des cycles de cultures + technologie	Irrigation, contrôle mécanique des 'mauvaises herbes'
(c) Un seul type d'intrants par type de milieu	Fertilisants minéraux, Pesticides, Fongicide
(d) Combinaison d'intrants : main d'œuvre, capital et compétences	IC/ha (irrigation, intrants phyto et zoo)
Extrants	
(a) Rendement agricole (par unité de surface et de temps)	Masse, énergie, valeur calorifique, valeur monétaire
(b) Densité du bétail	mégaCalorie/ha
(c) Taux d'abattage	Tonne de bois/foret
Combinaison intrants et extrants	
Augmentation des extrants à travers l'augmentation des intrants	Intrant azoté + densité du bétail + nombre de pesticide utilisé + irrigation
Propriétés du système	
(a) Biodiversité	Monoculture, sélection d'espèces
(b) Complexité des écosystèmes	Simplification du paysage
(c) Production primaire nette	NDVI, HANPP _{luc}
(d) Stock de carbone	Changement de la quantité de biomasse stockée
(e) Cycles de l'eau et des nutriments	Pollution
Cadre intégratif	
(a) Evaluation du cycle de vie	LCA
(b) Appropriation humaine de la production primaire nette	HANPP
(c) Concept de l'empreinte carbone	Carbon Footprint, Humain Footprint

Encadré 1 : Les quatre thématiques de l'intensité d'usage des sols (agricoles)

Les différents aspects de l'usage des sols ont été étudiés dans différents domaines scientifiques. Ils peuvent se regrouper selon quatre thématiques de recherche (Erb et al. 2013).

1. **Les perspectives économiques.** Thématique initiée par les économistes Malthus¹ (1798), Ricardo² (1815) et von Thünen³ (1826) qui se base sur les relations entre les intrants (terre, capitaux et main d'œuvre) et les productions en termes monétaires pour promouvoir une rationalisation et une optimisation des coûts.
2. **Les drivers des changements agricoles.** Ce thème est apparu dès les années 60 avec l'influence de Boserup⁴ (1965). Il se base principalement sur l'utilisation des innovations technologiques (génie biologique, mécanisation) pour maximiser la production et faire face à la croissance de la population.
3. **Les conséquences écologiques.** En particulier sur le climat, la biodiversité et les services écosystémiques. Ces recherches s'intéressent notamment à la prévalence des ravageurs, à qualité biotique du sol, aux toxines, aux cycles des nutriments, à la pollution de l'eau, etc. C'est la thématique dominante, les effets négatifs de l'augmentation de l'intensité d'usage des sols sur la biodiversité sont très documentés.
4. **Le débat “*land sparing*” versus “*land sharing*”.** Initié par Balmford⁵ (1995), il concerne l'interrelation systémique entre intensification et expansion. Les terres en cultures produisent un rendement maximal (*land sparing*) ou un rendement très faible mais permettant le maintien d'un haut niveau de biodiversité (*land sharing*), ce que ne permet pas le premier système.

¹ Malthus, T.R., 1798. An essay on the principle of population. Printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard, London.

² Ricardo, D., 1815. An Essay on the Influence of a Low Price of Corn on the Profits of Stock. John Murray, London.

³ Von Thunen, J.H., 1826. Der isolierte Staat in Beziehung auf Landwirtschaft und Nationalökonomie oder Untersuchungen über den Einfluss, den die Getreidepreise, der Reichtum des Bodens und die Abgaben auf den Ackerbau ausüben. Friedrich Berthes, Hamburg.

⁴ Boserup, E., 1965. The conditions of agricultural growth: The economics of agrarian change under population pressure. Earthscan, London.

⁵ Balmford, A., Green, R.E., Scharlemann, J.P.W., 2005. Sparing land for nature: exploring the potential impact of changes in agricultural yield on the area needed for crop production. Glob. Change Biol. 11, 1594–1605

B. PRODUCTION ET ENERGIE

Les besoins humains sont, pour une large part, des besoins énergétiques, tant pour la subsistance que le développement. Cette énergie détermine également les patrons de distribution humaine mondiale : par le passé, les populations s'établissaient dans des lieux productifs et énergétiques. De nos jours, l'utilisation des énergies fossiles et le développement massif des transports permet de globaliser cette distribution. Mais cela concerne aussi la distribution de la biodiversité en général, du fait de processus communs. De nombreuses théories biogéographiques ont été émises, notamment sur la corrélation entre biodiversité et paramètres climatiques ou géographiques (Lawton, 1999). On peut notamment citer le gradient latitudinal de diversité qui lie le nombre d'espèces à la latitude (Hillebrand, 2004; Wallace, 1876) ; la relation aire-espèces établie dès le XIX^e siècle (Watson, 1935 ; de Candolle, 1855) ; ou encore la règle de Bergman (Bergman, 1847) qui définit la relation entre la taille et la latitude. Les effets des flux d'énergie sur la biodiversité, et notamment sur la structuration trophique des écosystèmes, ont initialement été étudiés par George E. Hutchinson dès 1959. En 1983, David H. Wright proposa de modifier la théorie aire-espèces en remplaçant l'aire par une mesure de l'énergie disponible dans l'écosystème : c'est l'hypothèse « *espèce-énergie* », appelée également « *diversité-productivité* » (*species-energy relationship* ; SER, Buckley and Jetz, 2008; Currie et al., 1991; Evans et al., 2005a; Hawkins et al., 2003; Hortal et al., 2008). L'idée sous-jacente étant que plus d'énergie disponible, sous forme de productivité primaire, permet le développement de plus d'individus, donc de plus grandes tailles de population et donc de diminuer la probabilité d'extinction et se traduit donc en un plus grand nombre d'espèces (Brown, 1981; Gaston, 2000), une explication de premier ordre de ces patrons de diversité. Avec le développement d'outils, satellites notamment, l'accumulation et la centralisation des données dans des bases mondiales ont rendu possible l'étude des facteurs de répartition des espèces à large échelle.

B.1. LA PRODUCTIVITE : DEUX VOIES D'ENERGIE POSSIBLES

L'énergie est donc un paramètre clé pour comprendre les patrons de distribution. Cependant, il existe de nombreuses définitions de « l'énergie » dans la littérature (Clarke and Gaston, 2006). Trois formes d'énergie ont été initialement répertoriées en fonction de leur façon d'influencer les patrons de diversité :

INTRODUCTION

- Les **radiations**, ou rayonnement photosynthétique, qui représente une fraction du spectre visible entre 400 et 700nm
- L'**énergie chimique**, ou l'énergie libre de Gibbs, qui est libérée lors des réactions chimiques d'oxydo-réduction du métabolisme
- L'**énergie thermique**, plus communément appelée température, qui détermine le climat avec d'autres facteurs

En parallèle, d'autres auteurs ont proposé de distinguer l'**énergie solaire** (thermique) de l'**énergie productive** (chimique) (Evans et al., 2005b; Rodríguez et al., 2005), ou encore l'**énergie cinétique** (radiation et thermique) et l'**énergie potentielle** (chimique) (Haynie, 2001).

Selon Clarke & Gaston (2006), la température n'est pas une énergie en soit mais simplement une mesure de la tendance d'un corps à gagner ou perdre de la chaleur selon les lois de la thermodynamique. La température servirait à médier les deux principales voies énergétiques, les radiations et l'énergie chimique, à travers les relations indirectes aux patrons de biodiversité.

B.1.1. L'ENERGIE SOLAIRE

Les radiations ne concerneraient directement que les producteurs primaires. Le rayonnement photosynthétique, plus simplement la lumière, est une ressource fondamentale pour ces organismes autotrophes. Grâce aux photons et la photosynthèse, les producteurs primaires absorbent les radiations lumineuses essentielles à leur métabolisme, permettant ainsi la synthèse de tissus organiques, appelée production primaire brute (Figure I-3).

Les producteurs primaires n'ayant pas besoin uniquement de lumière, la relation entre énergie solaire et diversité est indirecte et fortement influencée par les variations des disponibilités hydrique et thermique. Ainsi, différents estimateurs de cette énergie solaire sont envisagés, notamment grâce à des corrélations très fortes avec la température, les radiations, ou encore l'évapotranspiration potentielle.

B.1.2. L'ENERGIE CHIMIQUE OU PRODUCTIVE

Les tissus organiques des producteurs primaires sont à la base de l'énergie chimique. Plus précisément, c'est l'énergie qui est retenue dans les liaisons covalentes des composés réduits carbonés. Le catabolisme du métabolisme intermédiaire produit des molécules énergétiques de type ATP et NADPH qui seront utilisées pour produire de

INTRODUCTION

nouveaux tissus et de la biomasse. C'est cette énergie chimique qui est utilisée par les consommateurs primaires puis par les autres hétérotrophes tout le long du réseau trophique (Figure I-3).

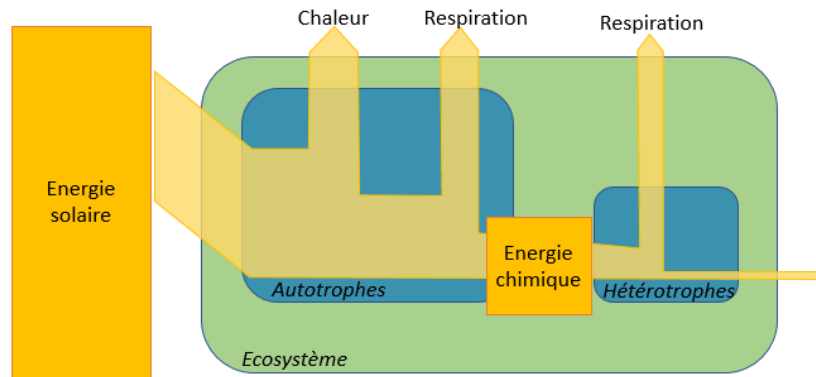


Figure I-3: Flux d'énergie à travers l'écosystème. Une infime fraction de l'énergie solaire est utilisée par les organismes autotrophes (producteurs primaires) via la photosynthèse pour créer la productivité primaire brute puis la productivité primaire nette. L'énergie chimique, issue de la productivité primaire nette, est ensuite utilisée par les organismes hétérotrophes pour la convertir en biomasse. Adapté de Haberl et al. 2004.

L'énergie productive, l'autre appellation de l'énergie chimique, mesure l'énergie disponible pour la biodiversité qui est transformée en biomasse. C'est l'énergie incorporée dans tous les mécanismes causaux qui peut expliquer la relation espèce-énergie.

L'évapotranspiration réelle, en combinant à la fois la disponibilité en eau et la température peut être un estimateur de cette énergie productive. C'est la quantité d'eau qui s'évapore du sol et des producteurs primaires lorsque le sol est à son taux d'humidité naturel sur un site donné. Un inconvénient majeur est que les communautés de producteurs primaires peuvent elles-mêmes réguler cette évaporation réelle et conduire à un raisonnement circulaire.

B.2. LA PRODUCTIVITE PRIMAIRE NETTE

A l'échelle d'un écosystème, toute chaîne trophique est largement dépendante de la productivité primaire, et plus précisément la productivité primaire nette. La production primaire nette (*net primary productivity* ou NPP) serait donc un estimateur approprié pour étudier la relation espèce-énergie. Il peut être difficile d'obtenir cette donnée pour la zone géographique et la résolution voulues. Le tableau I-2 ci-après présente les différents types d'estimateurs existants pour mesurer cette NPP avec leurs avantages et inconvénients.

INTRODUCTION

Tableau I-2 : Résumé synthétique des différents estimateurs de l'énergie productive en termes de NPP

Nom	Acronyme	Définition	Avantage	Inconvénient
<i>Plant biomass</i>		C'est la quantité de matière organique accumulée au cours de la croissance de la plante. Cela peut être la quantité de végétation fraîche (<i>fresh biomass</i>), sèche (<i>dry biomass</i>), ou même la matière sèche (<i>dry matter</i>).		La richesse en plante pouvant influencer la productivité et donc la biomasse, cela peut conduire à un raisonnement circulaire dans le cas de la relation espèce végétale-énergie.
<i>Faction of Absorbed Photosynthetically Active Radiation</i>	FAPAR	Il quantifie la fraction du rayonnement solaire absorbée par les feuilles, donc uniquement aux éléments verts et vivants de la canopée.	Mesurable grâce aux satellites. Résolution : globale, 300m, 1km	Correspond plutôt à l'énergie solaire et non productive
<i>Normalized Difference Vegetation Index</i>	NDVI	L'indice de végétation par différence normalisée est un indicateur de vert, étroitement lié au FAPAR. $NDVI = (REF_{nir} - REF_{red}) / (REF_{nir} + REF_{red})$, avec REF_{nir} et REF_{red} les réflectances mesurées dans le proche infrarouge et dans le rouge	Mesurable grâce aux satellites. Largement utilisé pour la surveillance des écosystèmes. Résolution : globale, 300m, 1km	Lié au FAPAR, donc plutôt à l'énergie solaire Indicateur de vert au moment t, dépend donc de la saisonnalité
<i>Leaf Area Index</i>	LAI	L'indice de surface foliaire correspond à la moitié de la superficie totale des éléments verts de la canopée par unité de surface. En pratique, le LAI quantifie l'épaisseur du couvert végétal.	Mesurable grâce aux satellites. Résolution : globale, 300m, 1km	
<i>Vegetation Condition Index</i>	VCI	L'indice de condition de végétation compare le NDVI à une fourchette de valeurs observées au cours de la même période les années précédentes.	Exprimée en %, des valeurs inférieures ou supérieures indiquent des conditions de végétations respectivement mauvaises ou bonnes. Résolution : globale, 1km	Comparaison de la quantité de vert, non une estimation au moment t, lié au NDVI
<i>Vegetation Productivity Index</i>	VPI	L'indice de productivité de la végétation évalue l'état de la végétation en regardant la valeur de NDVI par rapport à statistiques à long termes sur la même période. C'est un classement en centiles du NDVI par rapport à sa variabilité historique	Les valeurs 0%, 50% et 100% indiquent que le NDVI actuel correspond respectivement au minimum historique (le pire), médian (normal) ou maximum (le meilleur) jamais observé. Résolution : globale, 1km	Comparaison de la quantité de vert au court du temps, lié au NDVI
<i>Human Appropriation of Net Primary Productivity</i>	HANPP	L'appropriation humaine de la NPP correspond à l'emprise humaine sur la productivité. Famille d'indicateurs	Données satellites et statistiques de terrain. Résolution : globale, 1km	

INTRODUCTION

B.3. LE CADRE CONCEPTUEL ET METHODOLOGIQUE D'HANPP : LIEN ENTRE ENERGIE PRODUCTIVE ET INTENSITE D'USAGE DES SOLS

Les humains dépendent à la fois des sols et des ressources pour parvenir à leur subsistance. La NPP est l'une des plus importantes ressources disponibles. Elle soutient l'alimentation humaine ainsi que l'alimentation des élevages, la production d'autres énergies (combustion, biocombustibles), et la production de papiers et autres matériaux de construction. Les services écosystémiques utiles à l'homme comme la rétention d'eau, le maintien des sols et le stockage de carbone dépendent également de la NPP.

La représentation de l'impact humain sur la NPP, dans un contexte d'intensification remonte aux années 1980. Vitousek et al. (1986) ont ainsi introduit le terme HANPP, pour *Human Appropriation of Net Primary Production* (appropriation humaine de la production primaire nette), un indicateur intégratif qui reflète à la fois la quantité de surface utilisée par les humains et l'intensité d'usage des sols. HANPP mesure à quel point la conversion des sols et la biomasse récoltée altèrent la disponibilité de l'énergie productive dans les écosystèmes. C'est un indicateur des pressions humaines sur la biodiversité et les écosystèmes (Haberl, 1997).

Helmut Haberl, en 1997, propose de définir HANPP comme la différence entre la quantité de NPP qui serait disponible en l'absence d'activité humaine (énergie potentielle, NPP₀) et la quantité de NPP restante dans les écosystèmes, gérés ou non (NPP_{eco}) (Équation I-1 et Figure I-4). Il s'agit d'une vision plus écologique de HANPP car elle s'intéresse principalement à la part de NPP disponible pour la biodiversité. Cette énergie restante peut être calculée en soustrayant la quantité de NPP réelle (NPP_{act}) à la quantité de NPP récoltée par les humains (HANPP_{harv}). Cette dernière inclut la récolte des cultures mais également les pertes, par exemple les résidus ou la biomasse détruite durant les récoltes, la fauche ou les feux induits (racines, petits bois, etc.).

La différence entre NPP₀ et NPP_{act} représente la réduction de l'énergie potentielle à travers la conversion et l'intensification d'usage des sols originellement « naturels », sous le terme HANPP_{pluc} (Équation I-2 et Figure I-4). Cette fois-ci, il s'agit d'une vision plus sociologique de HANPP puisqu'elle est essentiellement basée sur la récolte et la conversion des terres pour les besoins humains (Haberl et al., 2007).

Le calcul de HANPP et de ses composantes nécessite des informations concernant l'usage des sols, la productivité de la végétation, la quantité de récoltes et les facteurs liés (Figure

INTRODUCTION

I-4, et encadré 2). Cela est fourni grâce aux statistiques agricoles et d'usage des sols, aux données de productivité annuelles. L'inventaire exhaustif des données nécessaires au calcul de HANPP&cie peut être appréhendé dans l'Encadré 2.

Équation I-1 : Vision écologique de HANPP

$$HANPP = NPP_0 - NPP_{eco} \quad , \text{avec } NPP_{eco} = NPP_{act} - HANPP_{pharv}$$

Équation I-2 : Vision sociologique de HANPP

$$HANPP = HANPP_{pharv} + HANPP_{pluc}$$

La NPP potentielle (NPP₀) peut être appréhendée grâce à un modèle de dynamique globale de la végétation (i.e. le modèle LPJmL ; Bondeau et al., 2007). NPP₀ représente l'état hypothétique de végétation en l'absence de toute activité humaine. La NPP réelle (NPP_{act}) représente la production réelle mesurée en terme de NPP, elle est établie à partir de différentes procédures dépendant du type de sols (Plutzer et al., 2015). HANPP_{pluc} fait état de la différence entre la NPP potentielle et réelle du fait des activités humaines au sens large (Encadré 2 et Figure I-4). Les valeurs d'HANPP peuvent diminuer voire être négatives quand la biomasse récoltée augmente. Contre-intuitif au premier abord, cela peut s'expliquer par le fait que la NPP réelle est supérieure à la NPP potentielle (Figure I-4 et Figure I-5), s'exprimant par un HANPP_{pluc} négatif, à cause des diverses techniques d'intensification, comme l'irrigation ou l'ajout de fertilisants ayant rendu un sol naturellement pauvre en sol plus productif qu'il n'aurait dû être (Haberl et al., 2001; Krausmann, 2001).

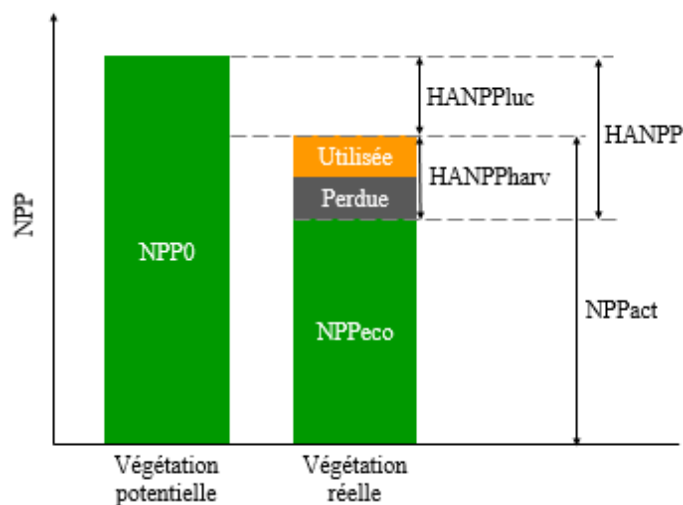
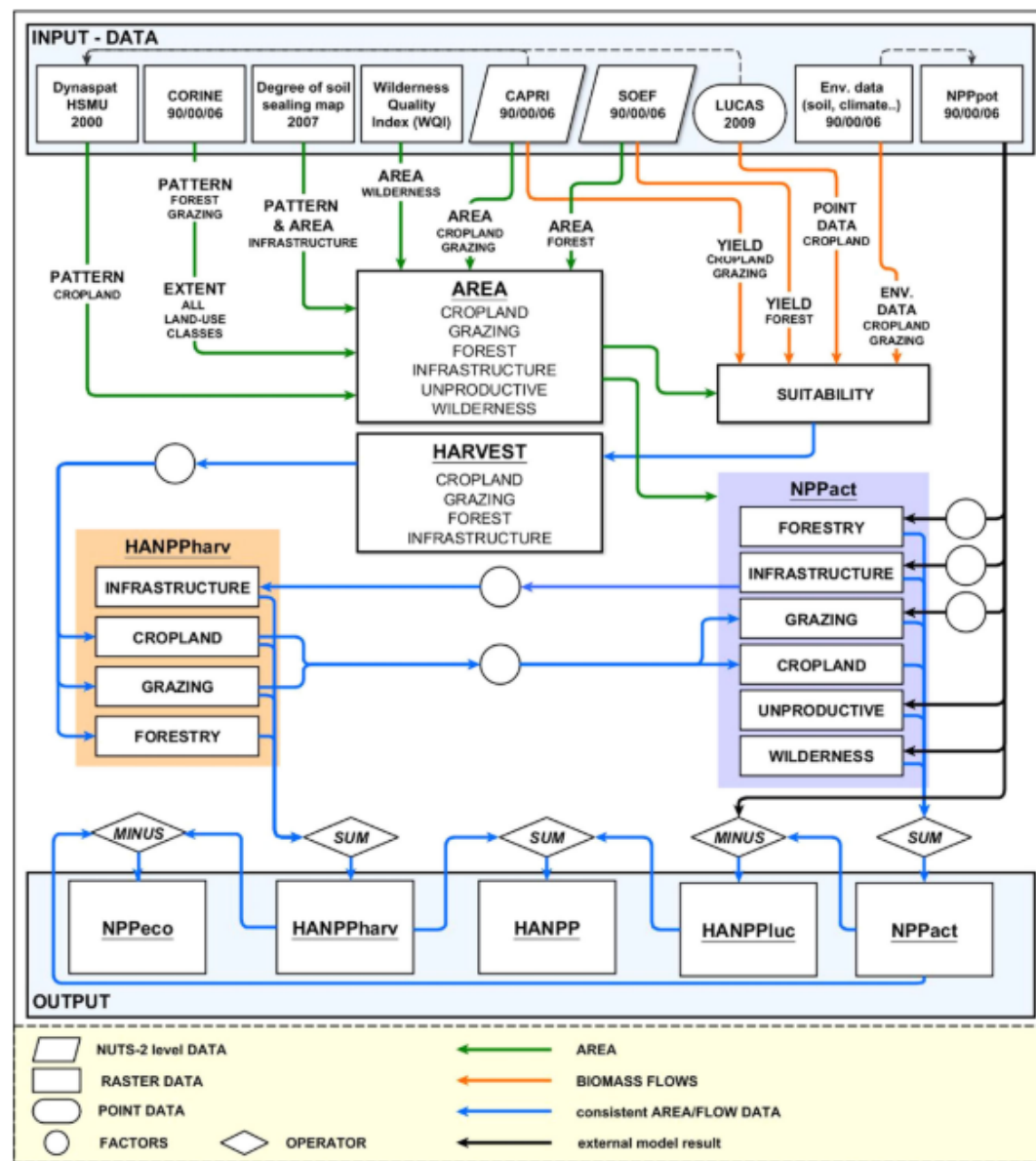


Figure I-4 : Le cadre conceptuel de HANPP. L'appropriation humaine de la NPP (HANPP) peut se concevoir comme la différence entre la NPP potentielle (sans impacts humains, NPP₀) et la NPP restante dans les écosystèmes après les récoltes (NPP_{eco}), correspondant à une vision plus écologique. La deuxième façon de concevoir HANPP, de manière plus sociologique, est de combiner l'effet des changements d'usages des sols induits par l'activité humaine (HANPP_{pluc}) avec la NPP extraites lors des récoltes pour les besoins socio-économiques (HANPP_{pharv}). Source : Figure adaptée de Erb et al. (2009) avec la typologie employée par Plutzer et al. (2015).

INTRODUCTION

Encadré 2 : Schéma récapitulatif des données utilisées et des flux pour développer le cadre conceptuel d'HANPP.



Les flèches indiquent les flux de données, celles en pointillés indiquent les interrelations de données en dehors du cadre conceptuel présenté ici.

Origine des données initiales : CAPRI et SOEF sont des données de recensement, LUCAS sont des données d'enquête, CORINE est basée sur de la télédétection. Toutes les autres données sont dérivées de modèles, par exemple le degré d'imperméabilisation du sol (*soil sealing*), Dynaspat HSMU ou NPPpot. Les données environnementales sont extraites de la base de données européenne sur les sols, WorldClim et SRTM.

Source : Plutzar et al. (2015)

INTRODUCTION

Plusieurs études ont calculé l'appropriation humaine de la NPP. Haberl et al. (2007) concluent que le HANPP global pour l'année 2000 avoisinait 24% de la NPP potentielle (NPP0). HANPP atteindrait 44% de la NPP0 d'ici à 2050 suivant les trajectoires actuelles (Krausmann et al., 2013). Il montre aussi que l'Europe de l'Ouest est un des plus grand fournisseur et récolteur de NPP (Figure I-5), augmentant le HANPP global à 40% de la NPP0, et jusqu'à 73% selon d'autres méthodes de calcul (Imhoff et al., 2004). D'autres études se sont intéressées aux variations temporelles de HANPP et ont montré qu'il avait doublé entre 1910 et 2005 (Krausmann et al., 2013). En 2006, les dernières actualisations font état d'une appropriation autour de 43% à l'échelle de l'Europe (Plutzer et al., 2015).

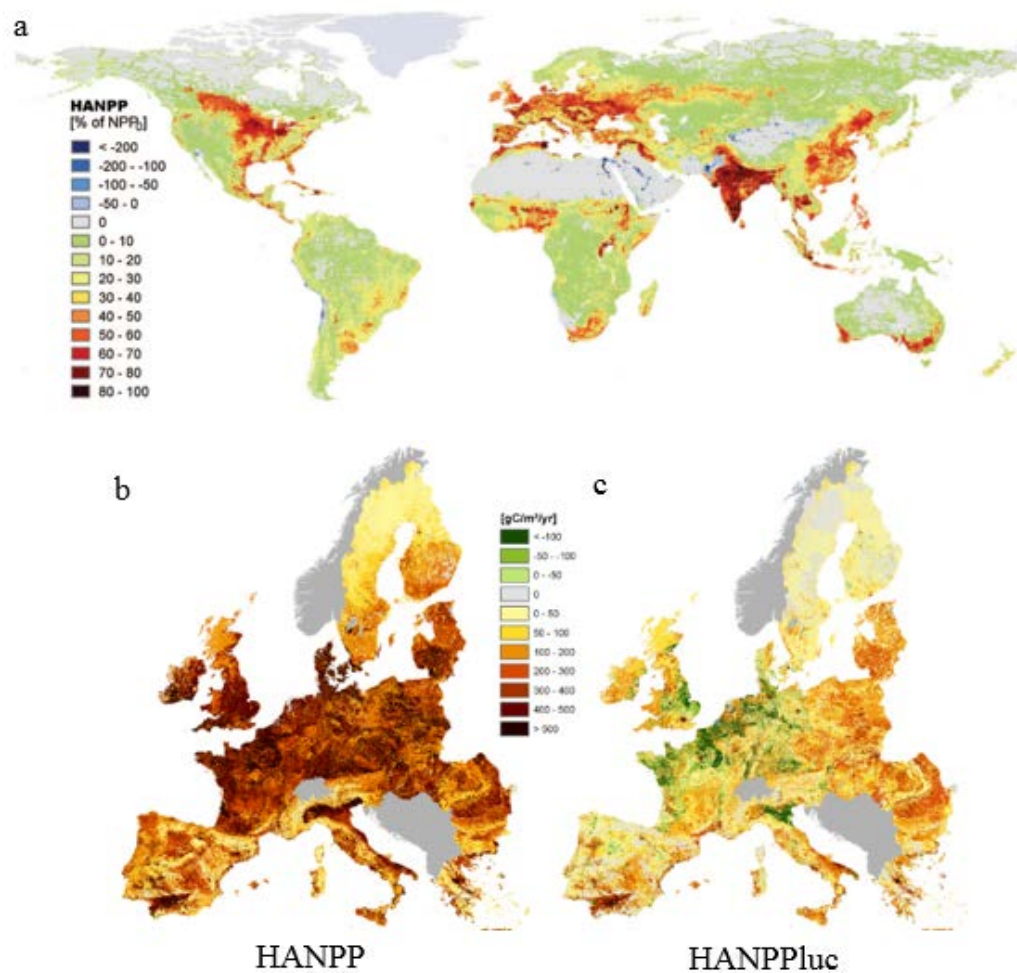


Figure I-5 : Carte de l'appropriation humaine de la NPP au niveau mondial et européen (2000). (a) Au niveau mondial, le HANPP total est exprimé en pourcentage de NPP0. Les valeurs négatives (bleu) indiquent une augmentation de NPPeco, les valeurs positives vertes et jaunes indiquent un faible HANPP et rouge et noir des valeurs moyennes à hautes de HANPP. La valeur maximale (100) indique que toute la NPP potentielle est impactée par les usages humains. (b) Au niveau européen, HANPP est cette fois exprimé en gramme de carbone par mètre carré par an. Il correspond à la différence entre NPP0 et NPPeco. Le gradient coloré de jaune à noir exprime la quantité de NPP appropriée par l'homme. (c) Les réductions de NPP induites par les changements d'usage des sols (HANPPPluc) correspondent à la différence entre NPP0 et NPPact. HANPPPluc peut avoir des valeurs négatives (vert) traduisant une augmentation de la NPP réelle due à l'intensification. Source : mondial ; Haberl et al. 2007, européen ; Plutzer et al. 2015.

INTRODUCTION

HANPP est un indicateur pertinent dans le contexte des flux hydriques globaux (Gerten et al., 2005), des flux carbonés (DeFries et al., 1999) et azotés notamment via les flux de biomasse et des fertilisants azotés pour la productivité agricole. Parce que HANPP altère les flux d'énergie à travers les réseaux trophiques, il peut être un important facteur de la perte de la biodiversité en détournant de l'énergie disponible comme prédit par la théorie « espèce-énergie » (Haberl, 1997; Haberl et al., 2005, 2004a; Wright, 1990).

C. UNE BIODIVERSITE EN ETROITE RELATION AVEC L'ENERGIE

Historiquement, le concept de biodiversité est lié à une vision de protection de la nature. Reconnue comme étant un enjeu majeur (Sommet de la Terre à Rio de Janeiro en 1992 et Convention sur la Diversité biologique). La prise de conscience de son érosion et des enjeux associés à sa conservation a conduit à l'établissement d'une définition commune de la biodiversité incluant ses trois niveaux d'organisation (le gène, l'espèce, l'écosystème) et les interactions entre ces niveaux. Chacune de ces composantes est étroitement liée à l'énergie.

C.1. LA BIODIVERSITE DANS LE CONTEXTE DE LA RELATION ESPECE-ENERGIE

Plusieurs hypothèses existent pour expliquer cette SER (*species energy relationship*), également connue sous le nom de « *diversité-énergie* » et « *productivité-diversité* ». Elle est aussi liée à l'hypothèse du « *more individuals hypothesis* » (MIH, Currie et al., 2004; Srivastava and Lawton, 1998). La majeure partie des études se sont focalisées sur deux descripteurs de la composante « espèce » : la richesse et l'abondance spécifique. Les descripteurs de la composante « énergie » sont beaucoup plus nombreux. Il y a eu une complexité et une diversité des approches utilisées ne garantissant pas forcément une convergence des résultats.

C.1.1. L'HYPOTHESE MIH (« MORE INDIVIDUALS HYPOTHESIS »)

La relation « *diversité-espèce* » repose sur l'hypothèse que l'énergie disponible est similaire à un flux de ressources qui détermine le nombre d'individus (Figure I-6). Une augmentation des ressources va permettre à un plus grand nombre d'individus de persister. L'augmentation des tailles de population, via les dynamiques de population et une diminution de la probabilité d'extinction, va permettre de soutenir un plus grand

INTRODUCTION

nombre d'espèces au sein de la communauté (Gaston, 2000). L'hypothèse du « plus d'individus » (*more individuals hypothesis*, MIH, Srivastava & Lawton, 1998), ou « *énergie-abondance* » sous-tend donc la relation espèce-énergie. Cependant, l'énergie peut impacter la richesse spécifique de plusieurs façons et pas exclusivement à travers le nombre d'individus (Evans et al., 2005b).

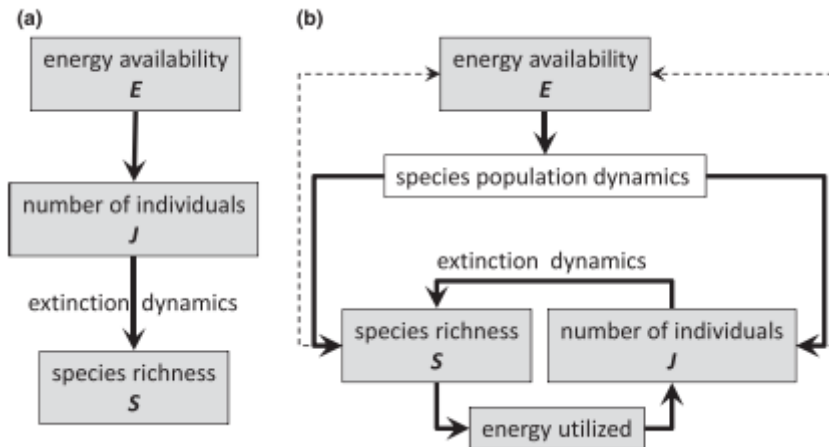


Figure I-6 : Relations entre énergie, abondance et richesse. Les visions classiques de la MIH supposent que (a) l'énergie disponible détermine directement le nombre total d'individus J , et que J détermine le nombre d'espèces via la dynamique d'extinction : un faible nombre d'individus ne permet pas la subsistance de plusieurs espèces avec des populations viables. La vision plus réaliste, cependant, est que (b) l'énergie disponible affecte de manière complexe les dynamiques de population et à la fois le nombre d'individus et le nombre d'espèces. Le nombre maximal d'individus est toujours déterminé par la quantité d'énergie disponible et le nombre d'espèce par le nombre de populations viables. Source : Figure 4 tirée de Storch et al. (2018).

C.1.2. LA DIVERSITE DES APPROCHES DE LA RELATION « ESPECE-ENERGIE »

Aujourd'hui, un consensus existe quant à la relation positive liant la richesse spécifique à l'énergie disponible pour la biodiversité (Currie et al., 1991). A l'échelle macro-écologique, neuf mécanismes, autres que le nombre d'individus seul, permettent d'expliquer ces relations espèce-énergie positive (Evans et al., 2005b). Ces mécanismes peuvent agir en synergie les uns avec les autres. Les auteurs Evans et al. (2005b) et Storch et al. (2018) citent comme mécanismes à considérer : la taille de l'échantillonnage, l'augmentation de la taille de la population, l'équilibre dynamique créé par cette énergie disponible, la dimension et la position de la niche biologique, la complexification du réseau trophique, la diminution de la pression de prédation permettant la coexistence de plus d'espèces, l'augmentation de la gamme de tolérance et enfin le taux de diversification.

INTRODUCTION

Bien que l'effet fasse consensus, la forme de cette relation fait encore débat, car dépendante de la variation du nombre d'individus, de la manière de mesurer cette énergie disponible, de la direction de causalité et des effets échelle-dépendance (Storch et al., 2018).

La visibilité des relations de biodiversité dépend notamment de l'échelle spatiale considérée. Les études expérimentales sont souvent effectuées à une échelle spatiale réduite, contrairement aux études basées sur l'observation. Il a été montré que la forme de la relation n'était ainsi pas la même à l'échelle locale (en cloche), qu'à l'échelle régionale, nationale ou continentale (linéaire), du fait de la prise en compte des processus d'immigration ou d'extinction (Chase and Leibold, 2002). **Nous proposons donc d'étudier cette relation à échelle nationale, en supposant les espèces à l'équilibre.**

La NPP serait la meilleure approximation de l'énergie. Cependant comme nous l'avons vu, la NPP peut être difficile à estimer (section B.2), c'est pourquoi de nombreuses études ont utilisé d'autres estimateurs, comme par exemple le NDVI, l'évapotranspiration, la température, les ressources alimentaires, la biomasse végétale, qui ont pu conduire à des conclusions différentes (Storch et al., 2018). **Nous proposons donc d'utiliser la NPP comme estimateur de l'énergie, à partir des données d'HANPP.**

Concernant les groupes taxonomiques étudiés, les autotrophes fabriquent eux-mêmes leur NPP, la relation « espèce-énergie » pourrait être vue comme une augmentation de leur biomasse. Ainsi ce mécanisme expliquerait les différences de relations énergie-espèces observée entre autotrophes (en cloche) ou hétérotrophes (linéaire) (Waide et al., 1999). Notre objectif étant de mieux comprendre l'effet de l'appropriation humaine de l'énergie sur la biodiversité (et notamment sur sa diversité spécifique et fonctionnelle), nous paraît-il plus évident d'étudier la relation énergie-espèce **en nous focalisant sur les hétérotrophes, et en particulier sur les vertébrés.** L'énergie est utilisée différemment selon le groupe taxonomique ou le niveau trophique considéré. Etudier la relation « énergie-abondance » pour mieux la comprendre suppose que l'énergie disponible est partagée entre les individus : la prise en compte d'un seul niveau trophique permet de mieux étudier cette relation.

La causalité peut être directe, l'énergie augmente le nombre d'individus qui augmente le nombre d'espèces, ou bien plus complexe, faisant intervenir des processus de régulation au niveau populationnel, le nombre d'individus et d'espèces étant interdépendants (Figure I-6).

INTRODUCTION

Comme énoncé précédemment (section B), la théorie SER est une extension de la théorie « espèce-surface » (*species area relationship*, Wright, 1983), elle-même contrôlée par les traits des espèces. Franzén et al. (2012) ont montré que l'utilisation de traits permettait une meilleure prédiction du modèle espèce-surface, les espèces à faible potentiel reproducteur, à faible gamme alimentaire et d'habitat étaient particulièrement sensibles à l'augmentation de la surface disponible. **Il semble donc pertinent d'explorer la relation entre l'énergie disponible dans l'écosystème et d'autres facettes de la biodiversité ; comme la diversité fonctionnelle pour une meilleure compréhension des mécanismes et effets environnementaux sur les communautés.**

C.2. UNE APPROCHE MULTI-DIMENSIONNELLE DE LA BIODIVERSITE

A travers la variabilité existante à l'échelle des gènes, des espèces et des écosystèmes, la biodiversité peut également être définie selon différentes facettes, et en particulier la diversité spécifique et fonctionnelle.

C.2.1. ENTRE POPULATIONS ET COMMUNAUTES

La population désigne un ensemble d'individus appartenant à une même espèce dans un milieu donné. L'étude des populations regroupe celle des interactions intraspécifiques, des dynamiques (âge, taille, sexe, natalité, survie, extinction, immigration, émigration) et les facteurs régulant la **densité des populations** (le nombre d'individus).

La communauté désigne un niveau supérieur d'organisation. C'est un ensemble d'individus appartenant à des populations d'espèces différentes. L'étude des communautés passent par la compréhension des relations interspécifiques et des facteurs et mécanismes qui contrôlent la **structuration de ces assemblages d'espèces** (en nombre et en caractéristiques).

C.2.2. LA DIVERSITE SPECIFIQUE

On peut appeler diversité le nombre de taxons ou d'espèces présents qui coexistent au sein d'un même site. Il s'agit de la plus ancienne mesure et la plus fréquemment utilisée pour décrire la diversité biologique. Elle peut s'obtenir grâce à des données de présence des taxons, on parle alors de richesse spécifique *stricto-sensu*. Il est souvent difficile d'obtenir une richesse absolue, du fait de l'effort d'échantillonnage, on parle donc de richesse spécifique observée. En revanche, on parle de diversité spécifique

INTRODUCTION

lorsque sont pris en compte la **richesse spécifique et l'abondance relative** des espèces pour un site donné.

C.2.3. LA DIVERSITE FONCTIONNELLE

La diversité fonctionnelle permet d'estimer la diversité des fonctions des organismes d'une communauté ou leur réponse à l'environnement. Elle reflète la diversité des caractères morphologiques, physiologiques et anatomiques au sein des communautés (Díaz and Cabido, 2001; Tilman, 1999; Violle et al., 2007). Les traits fonctionnels traduisent la manière dont les taxons répondent aux facteurs environnementaux (biotiques et abiotiques) ou comment ils les affectent. La diversité fonctionnelle permet ainsi de mieux expliquer le fonctionnement des écosystèmes que d'autres mesures classiques de la diversité (synthèse par Hooper et al., 2005). Par ailleurs, l'utilisation des traits permet d'identifier et comprendre la structure des communautés, en intégrant les facteurs biotiques et abiotiques plutôt que par leur histoire évolutive (diversité phylogénétique).

C.2.3.1. LA DIVERSITE FONCTIONNELLE, UN INDICATEUR PERTINENT DES EFFETS ENVIRONNEMENTAUX

L'arbre phylogénétique représente l'histoire évolutive des espèces et leurs liens de parenté, ainsi la diversité phylogénétique pourrait être une mesure intégrative des différences phénotypiques des espèces (Cadotte and Davies, 2010) et, par extension, de la diversité fonctionnelle. Cependant cette hypothèse forte sous-entend que les traits sont conservés de long de la phylogénie, ce qui n'est pas toujours le cas (Fritz and Purvis, 2010).

La diversité fonctionnelle informe sur la façon dont les espèces interagissent avec et au sein de l'écosystème. La diversité des caractères en plus de la diversité phylogénétique peut distinguer des mécanismes alternatifs comme la complémentarité ou la facilitation de l'utilisation des ressources, ou encore le conservatisme de niche ou le filtrage environnemental par exemple (Mayfield et al., 2010) : à haut niveau de diversité phylogénétique, une grande diversité de traits suggère que la compétition est le principal levier d'action alors qu'une faible diversité discriminerait un filtrage environnemental (traits convergents). La diversité fonctionnelle a l'avantage, par la présence ou non de traits, d'accéder plus directement aux processus écosystémiques et à la multifonctionnalité de l'écosystème et à ses perturbations (Cadotte et al., 2015, 2011; Mouillot et al., 2011). Il pourrait donc également être un outil de prédiction des

INTRODUCTION

conséquences fonctionnelles du changement biotique causé par l'homme (Barragán et al., 2011; Chapin et al., 2000).

C.3. QUATRE MESURES DE LA DIVERSITE FONCTIONNELLE

Il existe deux grandes stratégies pour quantifier la diversité fonctionnelle à partir des traits : les indices fondés sur l'hypothèse du rapport de masse et les indices estimant la variance d'un ou plusieurs traits (Encadré 3) L'hypothèse du rapport de masse (ou « *Mass-ratio hypothesis* » en anglais) postule que les espèces dominantes (en biomasse ou nombre d'individus) contribueront plus fortement au processus écologique étudié. En lien avec cette hypothèse, l'indice le plus utilisé est le *Community Weighted Mean* (CWM), qui constitue la moyenne des valeurs d'un trait au sein d'une communauté pondérée par les abondances relatives des espèces. Au contraire, les indices de diversité basés sur la variabilité d'un ou plusieurs traits renseignent sur la complémentarité/redondance fonctionnelle entre espèces. Ces indices de diversité peuvent être répartis en trois classes principales : **la richesse, la régularité et la divergence** (Magurran, 2013; Mason et al., 2005). Les indices calculés à partir d'un seul trait informent sur la variation de ce trait selon un gradient paysagé. Ils sont souvent considérés comme plus facilement interprétables qu'une réponse englobant plusieurs traits. Cependant un trait ne résume pas une communauté et apporte une vision très partielle de la diversité fonctionnelle. La prise en compte de plusieurs traits permet d'avoir une vision plus globale ; des traits peuvent être complémentaires et varier indépendamment les uns des autres.

Encadré 3 : Les paramètres de mesure de la diversité fonctionnelle.

La diversité fonctionnelle implique la compréhension des communautés et des écosystèmes en fonction du **rôle** des organismes et/ou de leur **réponse** aux facteurs biotiques et abiotiques, plutôt que de leur histoire évolutive. Des recherches plus récentes se sont portées sur les conséquences potentielles pour les processus écosystémiques : dans quelle mesure **la valeur et la gamme de variation des traits** des espèces influence le fonctionnement des écosystèmes ?

De nombreux indices ont été développés mais l'interprétation de tous reste conditionnée par trois questions :

- **Quels traits ?** Les estimations dépendent de la pertinence des traits utilisés (masse, surface foliaire, régime alimentaire, etc.) pour répondre à la question de recherche.
- **Combien de traits ?** L'utilisation de nombreux traits améliore l'unicité fonctionnelle mais peut augmenter la redondance. Des méthodes pour sélectionner le nombre opportun de traits sont en développement (Maire, 2015).
- **Quels types ?** Les valeurs de traits peuvent être continues ou catégorielles.

Un trait fonctionnel est une caractéristique mesurable à l'échelle d'un individu (Violle et al. 2007). Bien que plusieurs méthodes permettent d'intégrer la variabilité intraspécifique des traits au calcul de la diversité fonctionnelle (Taudière, 2016), le calcul des indices est généralement réalisé sur les valeurs de trait moyennées à l'espèce.

Les indices, pondérés ou non par l'abondance relative, se distinguent selon 3 types de métriques :

- Ceux basés directement sur la **valeur des traits** (CWM)
- Ceux basés sur les **mesures de distance** (Entropie quadratique de Rao Q)
- Ceux basés sur un **dendrogramme** (FD de Petchey et Gaston)

C.3.1. LA MESURE DE LA RICHESSE

Dans le contexte fonctionnel, la richesse désigne la mesure liée au volume de la niche fonctionnelle occupé par les espèces dans la communauté (Mason et al., 2005) (FRic, Figure I-7.a). Pour les approches multi-traits, le volume est défini grâce au volume convexe de Hull (Cornwell et al., 2006) : c'est le plus petit volume qui inclut toutes les espèces considérées.

Il est attendu que la richesse fonctionnelle diminue quand l'intensité d'usage des sols croît (grande appropriation de l'énergie par l'homme), du fait d'un fort filtrage environnemental, diminuant également la complémentarité de niche (Mason et al., 2013; Pakeman, 2011).

INTRODUCTION

C.3.2. LA MESURE DE LA REGULARITE

Initialement, la régularité est définie comme étant l'équitabilité dans l'abondance des taxons. La régularité fonctionnelle a été définie comme la régularité de la distribution des valeurs des traits dans l'espace fonctionnel, pondérées par l'abondance relative des espèces (Villéger et al., 2008) (FEve, Figure I-7.b). Une faible régularité fonctionnelle indique que certaines parties de l'espace sont sous-utilisées (avec de faibles abondances des espèces), c'est-à-dire que certaines valeurs de traits sont surreprésentées au sein de la communauté (Mason et al., 2005). Une forte régularité peut traduire l'occupation des différentes niches de l'écosystème étudié et la coexistence d'espèces aux caractéristiques complémentaires.

Ainsi, il est attendu que l'intensité d'usage des sols déstabilise l'écosystème, se traduisant par une diminution de la régularité fonctionnelle.

C.3.3. LA MESURE DE LA DIVERGENCE

La divergence représente l'écart des espèces aux valeurs moyennes des traits, pondérées ou non par les abondances relatives de ces espèces. Dans une approche multi-traits, la divergence est faible lorsque les espèces les plus abondantes ont des traits fonctionnels proches de la moyenne des caractères fonctionnels (FDiv, Figure I-7.c). Inversement, lorsque les espèces les plus abondantes ont des valeurs de traits fonctionnels extrêmes, la divergence est élevée (Villéger et al., 2008). Finalement, complémentaire à la divergence, la dispersion fonctionnelle (FDis, Figure I-7.d), développé par Laliberté & Legendre (2010), mesure l'écart moyen au centroïde de la communauté dans l'espace fonctionnel, pondéré par l'abondance relative des espèces.

Dans un contexte d'intensification, le déclin des abondances des espèces spécialistes (valeur de traits en queue de distribution), plus sensibles, peut diminuer cette divergence (Mason et al., 2013; Mouillot et al., 2013). Cependant, le filtrage environnemental peut s'effectuer de manière opposée et il ne subsisterait que des communautés avec des espèces particulières pour répondre à ce stress augmentant ainsi la divergence et la dispersion.

C.3.4. LA MESURE DU « MASS-RATIO »

Issus de la théorie « *mass-ratio hypothesis* » (Grime, 1998), les indices de moyenne pondérée à la communauté (*Community Weighted Mean*, CWM) sont liés à la valeur d'un trait moyen pondéré, par exemple l'affinité à la température, la spécialisation à l'habitat ou encore le niveau trophique. Alors que les précédents indices cités sont liés à

INTRODUCTION

la structure de la communauté dans l'espace fonctionnel, le CWM reflète plutôt la valeur dominante d'un trait dans la communauté (Figure I-7.e).

Le CWM étant un indice univarié, le choix du trait nécessite des hypothèses fortes quant au lien de ce trait avec l'intensité du milieu. L'intensité étant liée à l'énergie et la NPP (à la base de la chaîne trophique), des traits associés au régime et à la prise alimentaire (masse, taille, régime) constituent de bons candidats pour tester comment l'appropriation de la NPP peut affecter la disponibilité en ressources le long de la chaîne trophique. L'énergie diminuant avec l'intensité, on peut s'attendre à des communautés en moyenne plus légères, c'est-à-dire composées relativement de plus d'individus d'espèces de masse, taille réduite, et avec un faible niveau trophique (Evans et al., 2005b). De plus, l'intensité pouvant altérer profondément la composition et la structuration d'un milieu, l'utilisation de traits associés à l'utilisation de l'habitat permettrait également de mieux comprendre la réponse des espèces à la modification ou perte de l'habitat. L'intensité étant plus importante en milieu agricole, on peut supposer des communautés spécialisées à ce type de milieu.

INTRODUCTION

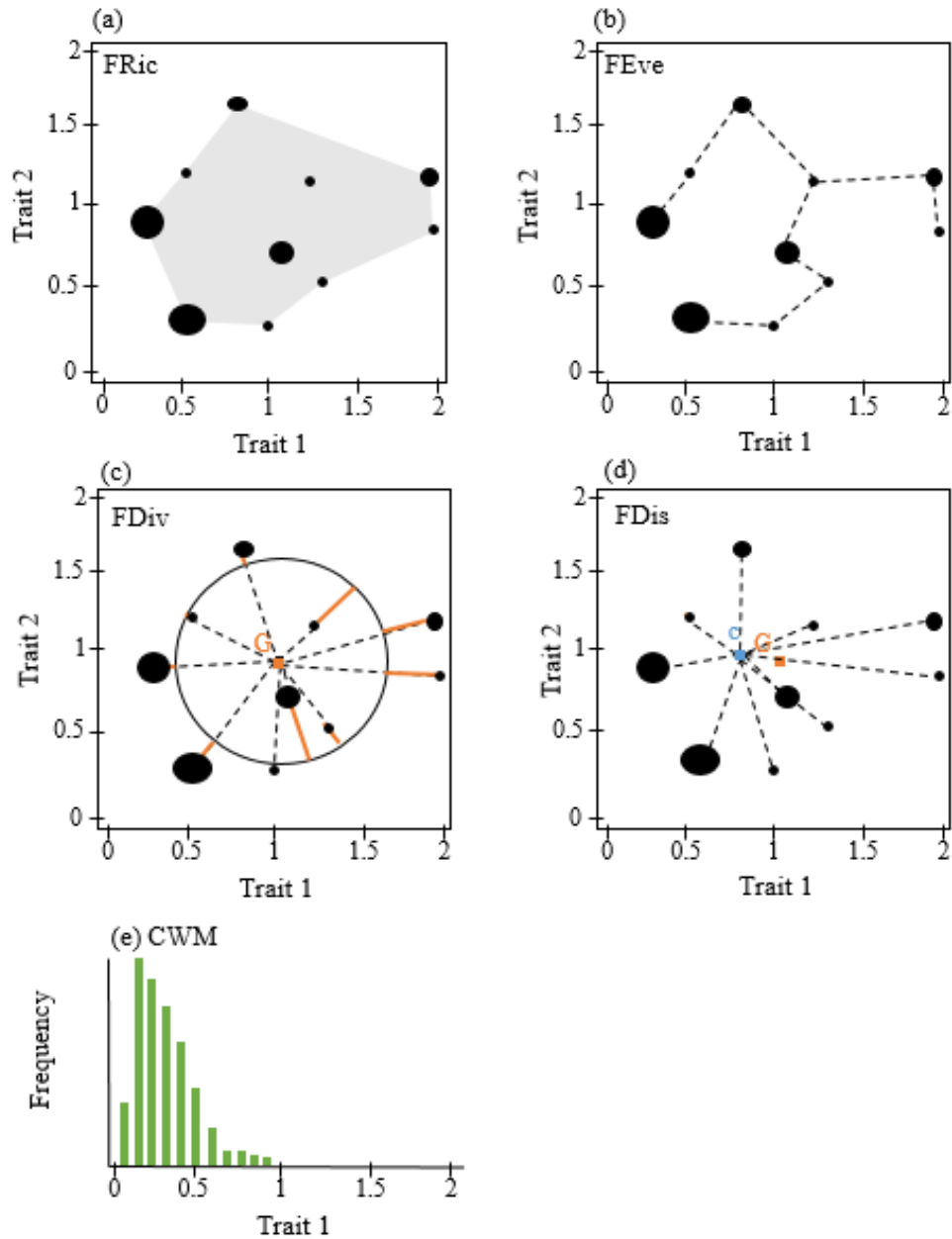


Figure I-7 : Illustration des facettes de la diversité fonctionnelle. Pour les indices relatifs à l'espace fonctionnel (a-d), seulement deux traits fonctionnels (axes des abscisses et des ordonnées) et dix espèces (points) sont représentés. Le diamètre des points est proportionnel à l'abondance des espèces. (a) Richesse fonctionnelle (Fric) : c'est le volume qui englobe l'ensemble des espèces dans l'espace fonctionnel. (b) Régularité fonctionnelle (FEve) : elle mesure la régularité des points et de leurs abondances selon la plus faible distance entre deux espèces (en pointillé). (c) Divergence fonctionnelle (FDiv) : c'est la déviation à la distance moyenne (cercle noir) du centre de gravité (carré orange). Plus les abondances sont grandes par rapport à la moyenne, plus la divergence fonctionnelle est grande. (d) Dispersion fonctionnelle (FDis) : c'est la somme du produit des abondances relatives et de la distance au centroïde (carré bleu), pondérée par l'abondance relative des espèces. (e) Moyenne pondérée de la communauté (CWM) : c'est la moyenne du trait, pondérée par les abondances relatives des espèces. Ici la communauté montre une dominance pour les petites valeurs du trait 1 ; des fréquences régulières indiqueraient une non-dominance. Source : Villéger et al. (2008), Laliberté & Legendre (2010).

D. SOUTENIR LA BIODIVERSITE MALGRE L'INTENSITE D'USAGE DES SOLS : L'EXEMPLE DE L'AGRICULTURE ?

Comme énoncé précédemment (section A.3), l'intensité d'usage des sols concerne majoritairement le milieu agricole. Bien que la vocation première des terres agricoles soit la production (animale ou végétale), elles jouent un énorme rôle pour la biodiversité en raison de la superficie qu'elles occupent à l'échelle globale (37,2%), et notamment en France (52,4% en 2015, <https://data.worldbank.org>). Restreindre la conservation de la biodiversité dans des zones sanctuaires ne suffit pas, parce qu'elles occupent une surface très faible (12,4% en zones Natura2000), ne sont pas exemptes de pressions (urbaines, forestières et agricoles) et que les bienfaits de ces zones refuges ne font pas consensus (Watson et al., 2014). Le défi actuel est donc de maintenir un bon niveau de production agricole tout en améliorant l'état de la biodiversité et d'utiliser les milieux agricoles comme support de biodiversité.

D.1. IMPACT DE L'INTENSIFICATION AGRICOLE SUR LA BIODIVERSITE

Cette prise de conscience scientifique et publique n'est pas récente et les effets négatifs pour la biodiversité liés à l'agriculture, aux pesticides et à la pollution ont été dénoncés dès les années 70 notamment à travers l'ouvrage Le printemps silencieux de Rachel Carson (1962). Plus récemment, un ensemble de scientifiques ont joué les lanceurs d'alertes à travers une tribune intitulée « *Le printemps 2018 s'annonce silencieux dans les campagnes françaises* », en écho au best-seller de Rachel Carson. Cette tribune, relayée par le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) et le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), visait à dénoncer l'effet de l'intensification des pratiques agricoles sur la biodiversité suite aux résultats de deux réseaux d'observation d'envergure nationale (STOC et Zone atelier « Plaine & Val de Sèvre »).

L'intensité d'usage des sols agricoles peut se traduire de différentes manières : par une déstructuration et un épuisement du sol en terme de nutriments et donc en vie microbienne, et invertébrée (Tsiafouli et al., 2014), par une simplification du paysage augmentant la surface et la gestion mécanique agricole, par une pollution aux pesticides, empoisonnant la biodiversité environnante (terrestre, souterraine et aquatique), par un appauvrissement de la diversité génétique, animale comme végétale, due à la sélection d'espèces ciblées pour une certaine caractéristique fonctionnelle (production de lait, de masse musculaire, monoculture avec espèces à croissance rapide), etc. L'intensité d'usage

INTRODUCTION

des sols a conduit la biodiversité apprivoisée et sauvage à un fort déclin en termes de diversité génétique, spécifique et fonctionnelle, et ce, pour de nombreux taxons, souvent auxiliaires de cultures. Ce déclin est retrouvé chez les plantes (Abadie et al., 2011) ; les arthropodes (Birkhofer et al., 2015; Gámez-Virués et al., 2015) ; les lépidoptères (Ekroos et al., 2010) ; les insectes volants plus généralement (Hallmann et al., 2017) ; les amphibiens (Jeliaskov et al., 2014) ; les chiroptères (Wickramasinghe et al., 2003) ; ou encore les oiseaux (Donald et al., 2001). D'une manière générale, l'intensité d'usage des sols provoque une perte de diversité fonctionnelle via une homogénéisation biotique, c'est-à-dire des communautés similaires d'espèces ubiquistes et non spécialistes à un type de milieux (Allan et al., 2015; Flohre et al., 2011; Flynn et al., 2009; Gossner et al., 2016).

D.2. L'UTILISATION DE GROUPES TAXONOMIQUES INDICATEURS DE BIODIVERSITE ISSUS DES SCIENCES PARTICIPATIVES

Le terme « indicateur de biodiversité » revêt de nombreuses définitions (Butchart et al., 2010; Levrel et al., 2010). Il est employé ici dans le cadre de réponses de groupes taxonomiques qui se veulent une estimation intégrative de l'état de la biodiversité, face à des pressions environnementales, notamment d'origine anthropiques. De tels indicateurs doivent donc être à la fois sensibles (c'est-à-dire refléter les changements étudiés), robustes scientifiquement (représentatifs, répétables) et facilement compréhensibles et appréhendables. Les messages de ces indicateurs sont d'autant plus généralisables et informatifs que i) ces indicateurs sont implémentés de manière standardisée à large échelle spatiale et temporelle, autorisant ainsi de multiples comparaisons le long des gradients environnementaux, et donc la hiérarchisation des pressions en termes d'impacts sur la biodiversité et ii) qu'ils concernent les réponses de différentes espèces, en interaction. Parmi les observatoires de biodiversité offrant de telles comparaisons possibles, les observatoires basés sur des programmes de sciences participatives de suivis nationaux standardisés des espèces communes occupent une place particulière du fait de la qualité et de la quantité des données standardisées accumulées. Les réponses de ces types d'indicateurs à ces pressions aident, par exemple à évaluer l'impact de l'intensité d'usage des sols. Ils peuvent constituer des outils d'aide à la décision à destination des décideurs politiques pour, par exemple, hiérarchiser les priorités d'actions de protection de la biodiversité. Ils sont aussi utiles pour sensibiliser le grand public, d'autant plus si ce dernier s'est impliqué.

INTRODUCTION

D.2.1. L'INTERET DES RESEAUX D'OBSERVATION

L'intérêt, dans le cadre de ce manuscrit, est de pouvoir disposer des données autorisant des comparaisons à large échelle, c'est-à-dire le long de gradient de HANPP par exemple, permettant, à travers les comparaisons possibles, d'appréhender les réponses de la biodiversité à cette pression, et de les hiérarchiser, relativement à d'autres. Cela est rendu possible grâce la disposition de larges jeux de données standardisés, à large échelle, collectés grâce aux programmes de sciences participatives. Les sciences participatives sont d'une aide précieuse dans de nombreux domaines (médecine, astronomie, etc.) et notamment en écologie. Les sciences participatives regroupent « *des formes de production de connaissances scientifiques auxquelles des acteurs non-scientifiques-professionnels – qu'il s'agisse d'individus ou de groupes – participent de façon active et délibérée* » (François Houllier, directeur de l'INRA, 2016). C'est une collaboration bénévole du public dans le cadre d'une démarche scientifique protocolée (Bonney et al., 2009). Devant l'engouement citoyen, les sciences participatives sont en plein essor, ayant le double avantage de sensibiliser le public aux problématiques des changements globaux et d'intensité d'usage des sols, mais également de récolter une grande quantité de données tant spatialement que temporellement pour ainsi mettre en lumière l'état et les tendances de la biodiversité à travers des indicateurs (Silvertown, 2009), de faire des analyses corrélatives pour comprendre les impacts du changements globaux (Balmford et al., 2005). La plateforme de sciences participatives Vigie-Nature, portée par le Muséum National d'Histoire Naturelle, focalise sur des programmes étudiant des groupes d'espèces communes, plus à même d'être des indicateurs de l'état de la biodiversité que des espèces rares, ou charismatiques, qui sont plus sensibles aux phénomènes stochastiques.

D.2.2. LES MODELES BIOLOGIQUES

Le choix de modèles biologiques adéquats repose sur l'hypothèse que la réponse de ces espèces sera (au moins partiellement) valable pour d'autres espèces. L'effet de l'intensité d'usage des sols est documenté pour un certain nombre de taxons. Sensibles aux modifications du paysage, à certaines facettes de l'intensification (Mathews et al., 2015), et étant des groupes extrêmement diversifiés parmi les vertébrés et placés à un haut niveau du réseau trophique, les chiroptères et les oiseaux sont ainsi des modèles judicieux pour étudier l'effet de l'appropriation de l'énergie sur la biodiversité (chiroptères : Treitler et al., (2016); Voigt and Kingston (2016); oiseaux : Jetz et al.

INTRODUCTION

(2007); Jiguet et al. (2007)). Fournisseurs de services écosystémiques importants et complémentaires (Kunz et al., 2011; Whelan et al., 2008), ces deux groupes de vertébrés connaissent actuellement un fort déclin du fait des activités humaines (rapport de l'Observatoire National de la Biodiversité, 2018).

D.2.2.1. LES CHIROPTERES

D.2.2.1.1. DE BONNS MODELES BIOLOGIQUES

Par leur position haute dans le réseau trophique, leur nombre d'espèces, et le suivi standardisé de leurs abondances (grâce au développement de technologies basées sur l'acoustique), les chiroptères représentent de bons indicateurs de l'état écologique des milieux naturels. C'est le groupe le plus diversifié en termes d'espèces parmi les mammifères, et le seul volant. En France métropolitaine, 34 espèces sont présentes parmi les 36 représentées en Europe. Toutes insectivores, ces espèces sont néanmoins différentes en termes de masse, dans leur choix de type de proies, de méthodes de chasse, ce qui rend possible la détection de réponses différentes selon ces traits et de proposer des mécanismes à la base des tendances de populations et communautés. Les avancées technologiques ont permis des suivis nocturnes à large échelle, comme par exemple le programme participatif Vigie-Chiro (Kerbiriou et al., 2014), utile à la fois pour la production d'indicateurs de tendance de population (Figure I-8) à l'échelle nationale, mais également la comparaison de situations environnementales différentes. Les espèces communes de chiroptères connaissent également un fort déclin ces dernières années avec une diminution estimée à environ 40% des effectifs de chiroptères en 10 ans sur le territoire métropolitain (Figure I-8) qui peut s'expliquer par de multiples facteurs (disparition de gîtes, dérangement durant l'hibernation et/ou la reproduction, produits chimiques, modifications du paysage). Ces espèces sont très sensibles à l'altération des écosystèmes dans lesquels elles vivent : les chiroptères sont donc de bonnes espèces indicatrices de l'état de la biodiversité.

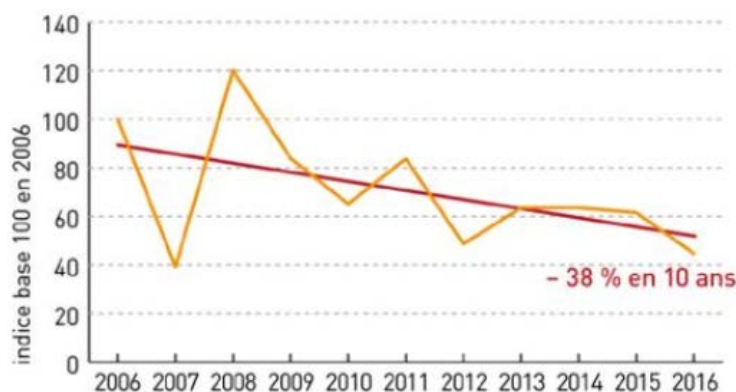


Figure I-8 : Evolution de l'abondance des populations de chauves-souris métropolitaines. Source : Office National de la Biodiversité (2018).

INTRODUCTION

D.2.2.1.1. EFFETS DOCUMENTES DE L'INTENSITE

Une majeure partie des facteurs impactant les populations de chiroptères peuvent être imputables à l'intensité d'usage des sols, urbains comme agricoles (Azam et al., 2016). Etant insectivores, les chiroptères sont sensibles à l'accumulation des pesticides et autres toxines employées, et la diminution de leurs abondances peut refléter des diminutions dans les populations d'arthropodes dont ils se nourrissent (Jones et al., 2009), en milieux agricoles (Wickramasinghe et al., 2004; Williams-Guillén et al., 2016) ou urbains (Jung and Threlfall, 2016; Russo and Ancillotto, 2014). Néanmoins, certaines études ont montré que, plus que l'intensité d'usages des sols, c'est la matrice paysagère environnante, et notamment la présence d'éléments forestiers qui influencerait le plus sur la diversité et la composition en espèces des communautés de chiroptères (Fuentes-Montemayor et al., 2013; Treitler et al., 2016).

Les rares études qui se sont intéressées aux réponses des chiroptères face à l'intensité d'usage des sols ont montré une perte de diversité taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique (Pereira et al., 2018). Une perte de diversité fonctionnelle a également été observée, traduite par une relation négative entre différents types de cultures et les facettes de diversité fonctionnelle (richesse, régularité, divergence) (Wordley et al., 2017). Ces deux études sont focalisées sur des chiroptères néotropicaux (entre 16 et 64 espèces), présentant une plus grande diversité de traits, notamment de régimes alimentaires, que les chiroptères européens et métropolitains, tous insectivores. Enfin, il a été montré que la masse des chauves-souris était également impactée négativement par l'intensification (pratiques culturales : Wordley et al. (2017); fragmentation : Farneda et al. (2015)).

D.2.2.1.2. HYPOTHESES ET MECANISMES SUPPOSES

On peut donc supposer que les pratiques culturales exercent un filtrage des communautés (Wordley et al., 2017) en diminuant à la fois richesse, abondance et diversité fonctionnelle. Lors des suivis, la détectabilité des chiroptères est directement liée à leur activité de chasse. Ainsi, dans le cadre de la relation « *espèce-énergie* » et de l'usage des sols, on peut s'attendre à un filtrage des communautés imposé par la disponibilité des populations de proies, quel que soit le milieu, et, particulièrement exacerbé pour le milieu agricole.

La figure I-10 présente les différentes relations attendues entre biodiversité et d'intensité d'usage des sols (flèche verte : relations concernées par les chiroptères). On suppose ainsi

INTRODUCTION

que, pour les chiroptères, l'effet de l'intensité, exprimé par une diminution de l'énergie disponible (NPP), se traduirait par :

- **Une diminution de l'abondance globale et spécifique,**
- **Un plus faible nombre d'espèces.**

Ce dernier point suppose qu'avec des populations plus petites, la probabilité d'extinction serait plus importante et le milieu ne serait alors plus capable d'accueillir des communautés diversifiées, d'après les théories du MIH (Srivastava and Lawton, 1998) et de la différenciation de niche (*niche partitioning*, (Griffin and Silliman, 2011; Hutchinson, 1959)). On peut aussi supposer que la diminution du nombre d'espèces reflète la disparition d'espèces trop sensibles à une intensification des pratiques du milieu. Dans un milieu intensif, la diminution de la ressource disponible, réduirait l'abondance et le nombre d'espèce, et un filtrage environnemental pourrait se traduire par :

- **Une diminution de la masse moyenne des communautés.**

En effet, dans les milieux avec moins de ressources disponibles pour la biodiversité et le plus souvent prélevées et donc instables, les espèces à cycle de vie court, donc plus petites sont favorisées. Ce mécanisme est valable autant pour les proies que leur prédateurs : on observe effectivement souvent des relations entre taille des proies et tailles des espèces prédatrices (Brose et al., 2006), la taille étant elle-même directement liée à la masse. Les besoins énergétiques des chiroptères sont connus pour être important, du fait de leur vol battu, et consommant jusqu'à 1/3 de leur poids en insectes. L'intensification diminuant la disponibilité énergétique primaire (NPP), des populations plus faibles de consommateurs primaires, leurs proies, pourraient être la cause d'un déficit alimentaire, et ainsi des espèces (échelle populationnelle) avec des besoins énergétiques moins importants, et donc avec une masse inférieure, se maintiendrait mieux que des espèces plus grandes. L'intensité d'usage des sols diminuerait donc la masse moyenne des communautés.

D.2.2.2. LES OISEAUX COMMUNS

D.2.2.2.1. DE BONS MODELES BIOLOGIQUES

Les oiseaux communs se trouvent à différents niveaux le long du réseau trophique et sont sensibles aux évolutions qui existent tout au long de ce réseau. Il existe une grande diversité d'espèces permettant une bonne gamme de variabilité dans la réponse de ces taxons aux changements environnementaux et une grande diversité de fonctions écologiques. Ce sont des espèces pour lesquelles des suivis à large échelle sont

INTRODUCTION

disponibles, comme le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC), permettant la production d'indicateurs de tendance temporelle, à l'instar de Vigie-Chiro, mais également la comparaison de situations spatiales et environnementales différentes. Les individus sont faciles à observer et ou écouter pour des ornithologues ; c'est un groupe taxonomique dont on a une relativement bonne connaissance.

D.2.2.2.2. EFFETS DOCUMENTES DE L'INTENSITE

Les oiseaux communs nicheurs connaissent un fort déclin au niveau mondial quel que soit le type d'habitat et particulièrement les oiseaux des milieux agricoles (cf. Figure I-9 pour la France). La diversité et l'abondance des oiseaux dépend à la fois de la disponibilité alimentaire ; arthropodes et graines de la végétation spontanée (Holland et al., 2012), et d'espaces dans lesquels nicher afin d'assurer leur descendance (dans les arbres, au sol, etc.). En supposant l'intensification d'usage des sols croissante dans le temps, la figure I-9, tirée des données du STOC, montre que les espèces spécialistes sont plus affectées que les espèces généralistes (+23%) supposées plus tolérantes aux changements (Devictor et al., 2008b, 2008a; Donald et al., 2001; Le Viol et al., 2012). Face à l'intensité, notamment agricole, une diminution de ces abondances peut refléter les effets d'une perturbation des habitats suite à des dérangements ou destructions, une diminution des ressources alimentaires ou encore de la disponibilité des sites de nidification (Bas et al., 2009; Vickery et al., 2001).

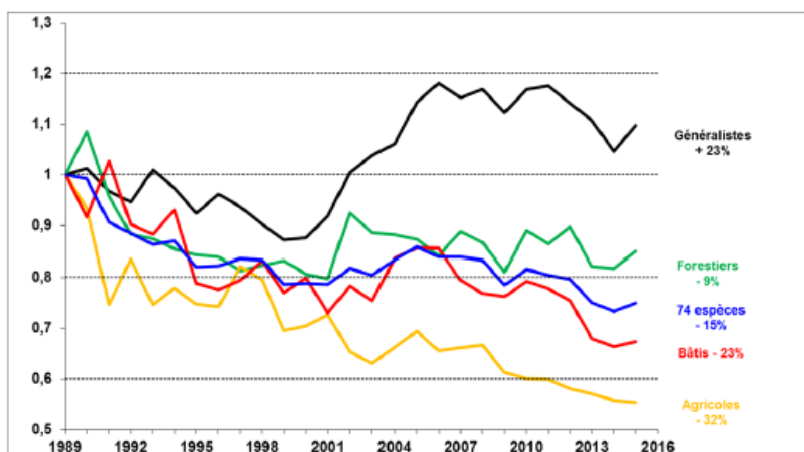


Figure I-9 : Evolution des indicateurs d'abondances des oiseaux communs en France selon les principaux types d'habitats. Source : Vigie-Nature, 2017.

Teillard et al. (2015) ont montré que l'intensité agricole, notamment les **intrants**, affectait non seulement la richesse, mais également la structuration des communautés aviaires. L'intensité d'intrants affecte négativement la diversité spécifique des communautés d'oiseaux et entraîne la baisse du niveau trophique moyen, c'est-à-dire que

INTRODUCTION

les communautés seront proportionnellement plutôt composées de granivores que d'insectivores, du fait de la raréfaction des autres types de ressources. En revanche, l'intensité d'intrants favoriserait les communautés composées d'oiseaux spécialistes des milieux de grandes cultures. Bien que marqués par un fort déclin, ces espèces seraient les plus à-mêmes de survivre dans ces milieux extrêmes en étant majoritairement granivores et nicheurs au sol par exemple.

De manière similaire, mais cette fois en s'intéressant à l'intensité d'**extrants** (production de céréales/ha), Dross et al. (2017) ont démontré que l'intensité affectait négativement la diversité taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique selon une courbe en cloche, suggérant des seuils au-delà desquels l'impact est plus ou moins fort. Sur la base des mêmes indices de diversité fonctionnelle que ceux utilisés par Teillard et al. (2015), Pellissier et al. (2017) ont examiné la relation entre ces indices et la quantité d'énergie restante dans le système après les récoltes, au plus près de la relation « espèce-énergie ». Ils ont montré que l'intensité d'usage des sols diminuait le nombre d'espèces et augmentait la spécialisation à l'habitat. Dans une moindre mesure, elle diminuait aussi le niveau trophique moyen des communautés. Cependant leur analyse est focalisée sur le bassin parisien, un milieu fortement anthropisé et agricole, ayant un faible gradient d'énergie restante après prélèvement. Enfin, concernant la diversité fonctionnelle, il a été montré que l'hétérogénéité paysagère et la quantité de champs n'avaient pas d'impacts sur la régularité des traits concernant l'utilisation des ressources (Lee and Martin, 2017).

D.2.2.2.3. HYPOTHESES ET MECANISMES SUPPOSES

La figure I-10 présente les différentes relations attendues entre biodiversité et intensité d'usage des sols (flèche orange : relations concernées par les oiseaux). On suppose ainsi que, pour les communautés aviaires, l'effet de l'intensité se traduirait par :

- **Une diminution du nombre d'espèces**, suivant la relation énergie-espèce, une richesse spécifique plus faible serait associée à une quantité d'énergie disponible plus faible (car appropriée par l'Homme). Cela peut s'expliquer par un filtre environnemental lié à la fois à la disponibilité en ressources et la perturbation de l'habitat.

L'étude de la diversité fonctionnelle permettra ainsi de mieux comprendre les facteurs à l'origine de cette perte de diversité taxonomique. Ainsi, il est attendu que l'intensité d'usage des sols ait un impact en :

- **Diminuant le niveau trophique des communautés**. Les réseaux trophiques plus complexes s'établissant dans des écosystèmes stables ; les perturbations engendrées par

INTRODUCTION

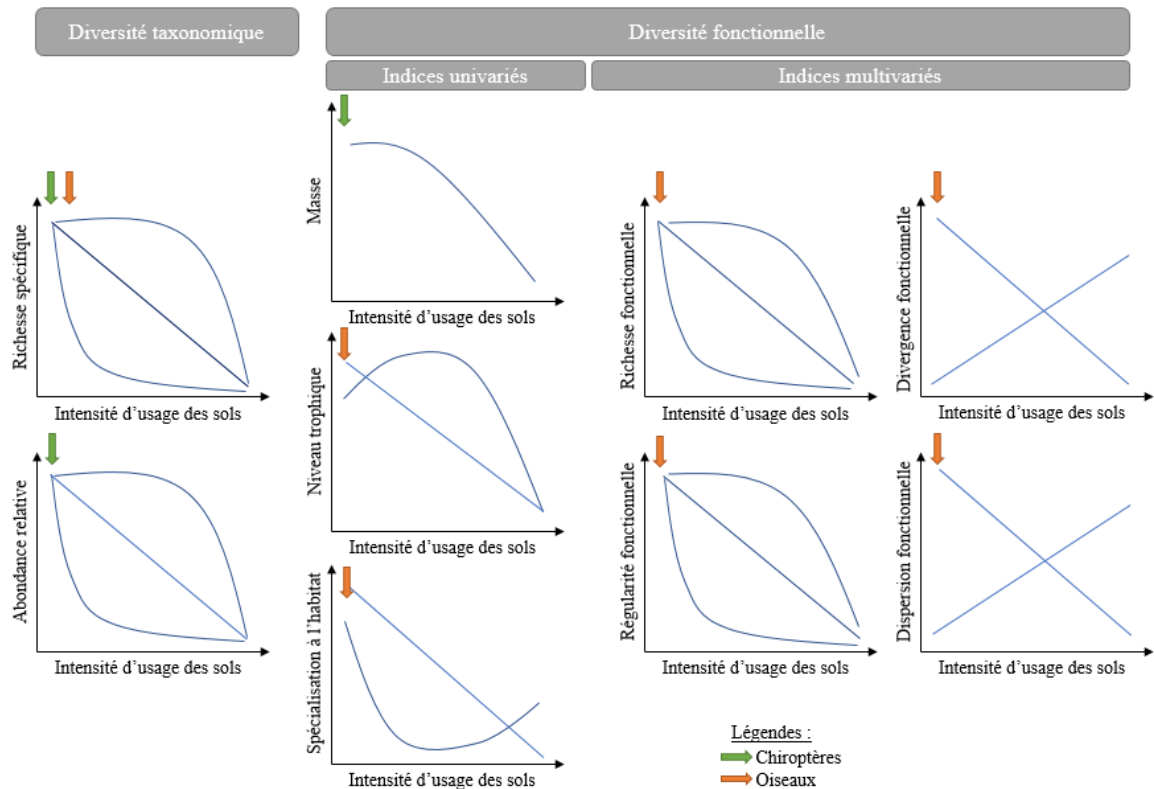
les gestions intensives du milieu impacteraient en premier lieu les hauts niveaux du réseau.

- **Diminuant le niveau de spécialisation des communautés.** D'après le principe de l'homogénéisation biotique, on pourrait s'attendre à ce que les espèces spécialistes, plus sensibles, soient moins représentées que des espèces plus ubiquistes. A l'inverse, on peut supposer que l'intensité ait un impact si fort que seules des espèces avec des valeurs de traits extrêmes ou originales se maintiennent mieux dans les communautés, **augmentant de fait la spécialisation, la divergence et la dispersion fonctionnelle.**

Ce filtrage des communautés par leurs traits fonctionnels, entraînant la modification des communautés et des abondances d'espèces avec certaines caractéristiques, se traduirait également par :

- **Une diminution des richesses et régularité fonctionnelles.** De prime abord, des valeurs de traits plus extrêmes pourraient augmenter la taille de la niche fonctionnelle. Mais on s'attend à une plus faible régularité expliquée par un déséquilibre de la distribution des abondances : des parties de l'espace fonctionnel sont vides tandis que d'autres sont plus densément peuplées, expliquant également cette diminution attendue de la richesse fonctionnelle.

INTRODUCTION



D.3. ENJEUX DE CONSERVATION DE LA BIODIVERSITE

Analyser les réponses de ces deux taxons selon le régime d'intensité d'usage des sols est important. En fort déclin, ces taxons soutiennent de nombreuses fonctions écologiques et services écosystémiques, notamment dans le domaine agricole. En effet, la contribution de certaines espèces d'oiseaux à l'agriculture était un argument de conservation important pour les naturalistes dès le milieu du XIX^{ème} siècle, à travers l'ornithologie économique (Hamonville, 1898). Le terme actuel désigne plutôt les oiseaux comme fournisseurs de services écosystémiques (Sekercioglu et al., 2004; Wenny et al., 2011). Ils contribuent notamment au **contrôle biologique** via la prédation sur les ravageurs des cultures comme

INTRODUCTION

les arthropodes phytophages (Mooney et al., 2010), au contrôle des adventices (Holland et al., 2006), ou encore à la **dispersion des graines** (Levey et al., 2002).

Les chiroptères procurent également de nombreux services, similaires à ceux fournis par les oiseaux (Kunz et al., 2011). Ces services incluent la **régulation des populations d'insectes**, dont les ravageurs, sur une grande diversité culturale (Boyles et al., 2011; Cleveland et al., 2006; Kunz et al., 2011; Treitler et al., 2016). Ce service est complémentaire à celui des oiseaux (Williams-Guillén et al., 2008). En tant qu'insectivores nocturnes, les chauves-souris occupent des rôles écologiques uniques et fournissent de précieux services à la société (Maine and Boyles, 2015). Leurs déjections sont par ailleurs un très bon engrais, qu'il soit opportuniste ou recherché, surtout aux Etats Unis (Ducummon and Austin, 2001). Des études américaines ont ainsi montré que la présence des chiroptères permettait la réduction des insectes ravageurs des cultures et donc l'économie de pesticides et de plusieurs milliards de dollars (Boyles et al., 2011).

Au-delà des services fournis par les oiseaux et chiroptères, les rendements peuvent même être améliorés grâce aux services rendus par d'autres taxons (Carvalho et al., 2011; Phalan et al., 2016, 2011; Pywell et al., 2015) : de nombreuses cultures sont entièrement dépendantes de la biodiversité notamment grâce au service de pollinisation (Deguines et al., 2014).

Il faudrait ainsi intensifier les efforts de conservation dans les espaces productifs, en considérant une biodiversité en interaction avec les agro-écosystèmes. Ces derniers pourraient ainsi compenser les pertes de biodiversité dues aux autres pressions anthropiques, telle que l'urbanisation. Cette optimisation peut passer par l'augmentation des surfaces semi-naturelles adjacentes et donc une augmentation de la NPP disponible pour la biodiversité. Ce sont des mesures encouragées par la PAC depuis 2013, via notamment les surfaces d'intérêts écologiques ou les mesures agro-environnementales, qui ont pour but un verdissement (bandes enherbées, haies, jachère fleurie, etc.). A surface équivalente, il a été montré qu'il était possible d'augmenter la biodiversité par l'installation d'habitats semi-naturels sans diminuer, voire même en augmentant, les rendements et donc le NPP récolté (Pywell et al., 2015). Cela est permis grâce à une biodiversité auxiliaire, par ses services rendus comme la pollinisation ou le **contrôle de ravageurs** fournis par les oiseaux et chiroptères.

E. STRUCTURE ET OBJECTIFS DE LA THESE

L'objectif général de cette thèse est **d'étudier les différentes relations liant la biodiversité et l'intensité d'usage des sols à travers l'énergie disponible pour la biodiversité de manière à mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à l'érosion de la biodiversité**. Explorer l'impact des trois dimensions de l'intensification (intrants, extrants, systèmes) sur plusieurs aspects de la biodiversité (taxonomique, fonctionnelle) devrait permettre de mieux comprendre les liens dans un but de conciliation de la conservation de la biodiversité et intensification. Mais pour réussir dans cette voie, il faut au préalable identifier des indicateurs d'intensification pertinents.

Pour ce faire, quatre questions guideront et structureront cette thèse :

- **Les indicateurs liés à HANPP sont-ils spatialement redondants ou complémentaires avec les indices existants d'intensité d'usage ?**

Il s'agit ici de mieux appréhender cette famille d'indicateurs que constitue le cadre méthodologique de HANPP et leur redondance éventuelle par rapport à d'autres indicateurs d'intensification. Nous chercherons à savoir quels sont les paramètres qui déterminent leur variabilité spatiale. Puisque le cadre méthodologique HANPP propose des indicateurs intégrateurs des différentes dimensions de l'intensité, il est attendu qu'un degré de redondance non négligeable existe entre ces indices et des indicateurs existant d'intensité d'intrants (e.g. IC/ha, (Teillard et al., 2012)), d'extrants (HANPP_{harv}) et dans une moindre mesure par la configuration et composition paysagère (e.g. HNV, (Pointereau et al., 2007)) en se focalisant sur le milieu agricole.

- **Quel compromis entre production (agricole) et conservation de la biodiversité ?**

Le concept de compromis est une pierre angulaire en conservation en raison des nombreux conflits entre maintien/conservation de la biodiversité et objectifs sociétaux (Charpentier, 2015). Identifier la ressource limitante, ses quantités selon différentes intensités d'usage des sols, ainsi que le choix d'une métrique appropriée (tant pour la ressource que la biodiversité) permettrait d'aider à la recherche de solutions optimales pour concilier biodiversité et intensité d'usages. La forme de la relation (Figure I-11) permet justement d'aider à identifier ces solutions optimales et d'ainsi proposer des

INTRODUCTION

décisions de conservation appuyées. Les deux axes de recherches suivants essaieront d'apporter des éléments de réponses.

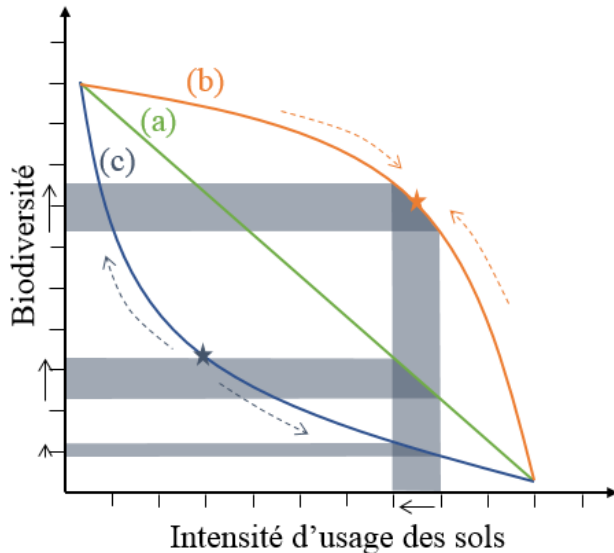


Figure I-11 : Manières dont la forme des compromis entre intensité d'usage et état de la biodiversité peut aider à la décision parmi des solutions optimales. (a) Dans le cas d'une relation linéaire négative, en diminuant l'intensité, on augmente proportionnellement la biodiversité (et *vice-versa*). (b) Dans le cas d'une relation convexe, les gains de biodiversité augmentent plus vite pour une même diminution d'intensité que précédemment. Enfin, (c) dans le cas d'une relation concave, les gains de biodiversité sont moindres par rapport aux deux précédents cas de figure. Les flèches en pointillés représentent les directions d'évolutions attendues par rapport aux points d'inflexion (étoiles) des courbes : attractif pour la relation convexe, répulsif pour la relation concave. Source : d'après Charpentier, (2015).

- Quelle est la forme de la relation entre énergie disponible et biodiversité selon différents types d'habitat ?

Il s'agit ici d'utiliser l'énergie disponible restant après les prélèvements humains, un indicateur dérivant de l'HANPP, et d'analyser l'effet de cette énergie restante sur l'état de la biodiversité. Les chiroptères seront dans cette partie un modèle d'étude intéressant dans ce cadre car leur abondance est directement liée à l'activité de chasse et donc à la quantité de ressources. Ils sont, de plus, situés à des niveaux trophiques supérieurs : l'hypothèse étant que leur diversité serait le reflet de celle des taxons sous-jacents, basée sur les théories de la SER (Wright, 1983) et du MIH (Srivastava and Lawton, 1998) selon différents habitats, avec différents niveaux d'intensité d'usage des sols. Ce chapitre permettra de déterminer les patrons de la diversité des chiroptères en relation avec cette énergie restante.

L'abondance étant basée sur l'activité de chasse des chiroptères, mesurée ici grâce au programme de sciences participatives Vigie-Chiro, il est attendu que d'autant plus d'individus seront détectés dans des zones favorables à l'alimentation, traduites par des fortes valeurs de NPP disponible. Par conséquent, il est attendu plus d'espèces et d'autant plus d'espèces de grandes tailles avec l'augmentation de l'énergie disponible pour la

INTRODUCTION

biodiversité. L'intensité d'usage des sols diminuant la NPP disponible, on s'attend donc à ce que les espèces soient moins abondantes, les communautés composées de moins d'espèces, et ce, avec un effet d'autant plus fort que le milieu est intensifié, et particulièrement au sein des milieux agricoles et urbains.

- Comment l'aspect fonctionnel des communautés d'oiseaux est-il modifié le long de gradient d'intensité d'usage des sols ?

Selon le même cadre conceptuel et méthodologique que le travail réalisé sur les chiroptères, je m'intéresserai ici aux changements au niveau de la communauté liés non pas à l'énergie disponible, mais récoltée. Contrairement à la richesse spécifique des chiroptères en France métropolitaine ($n=10$), les oiseaux sont caractérisés par un plus grand nombre d'espèces ($n=263$) et de traits. Ils font l'objet d'un suivi temporel par le programme de sciences participatives STOC. La couverture géographique et la qualité de ce jeu de données permet d'évaluer les effets de l'énergie appropriée, prélevée et restante sur les caractéristiques de ces communautés. Cette étude devrait permettre de déterminer quelles facettes de la diversité taxonomique et fonctionnelle sont impactées par la famille HANPP. Les oiseaux étant ici caractérisés par une multitude de traits fonctionnels, l'usage de l'espace multifonctionnel s'applique particulièrement dans ce cas pour étudier les effets de l'intensification, sur les différentes facettes complémentaires composant la diversité fonctionnelle : la richesse, la régularité, la divergence et la dominance.

Il est attendu que les communautés aviaires répondent plus à la quantité de NPP disponible qu'à celle prélevée ou encore qu'à la configuration paysagère, d'après la théorie SER. On s'attend également à observer des communautés plus spécialistes dans les sites les plus intensifs, se traduisant également par une simplification fonctionnelle et trophique.

Ces trois questions principales seront abordées au cours de trois chapitres successifs (chapitres III, IV, et V). Précédant ces chapitres, un chapitre méthodologique présentera les différents indicateurs, tant d'intensité d'usages des sols que de biodiversité, utilisés dans ce manuscrit (chapitre II). Les résultats obtenus seront ensuite compilés et discutés dans le chapitre VI afin de proposer un éclairage sur les facettes de biodiversité à suivre en priorité, et sur l'utilisation d'indices de diversité selon la dimension d'usage des sols visée. Une dernière partie de ce chapitre présentera les perspectives possibles apportées par ce travail.

INTRODUCTION

II. PRESENTATION DES JEUX DE DONNEES ET DES INDICATEURS SOLLICITES

A. ZONE D'ETUDE

L'agriculture occupe environ 38% de la surface de la France métropolitaine (Ramankutty et al., 2008), ce qui en fait un milieu stratégique pour concilier la biodiversité et la forte demande en produits agricoles. L'agriculture est une activité si répandue sur le territoire que de nombreux parcs régionaux et nationaux incluent des activités agricoles considérées comme un patrimoine culturel à préserver, comme par exemple le Parc Naturel Régional du Vexin français (<http://www.pnr-vexin-francais.fr/fr/developpement-local/agriculture/>).

L'intensification agricole a vraiment commencé après la seconde guerre mondiale grâce à une industrialisation des modes de production, à la mécanisation et l'utilisation massive d'intrants (Flamant, 2010), augmentant de façon exceptionnelle les rendements, tant sur la production végétale (Figure II-1.a) que sur les cheptels. Depuis 2005, la production en blé tendre stagne autour de 70 quintaux à l'hectare malgré une diminution du nombre des exploitants agricoles (-69.1% entre 1970 et 2010) et de la surface utilisée (-16.3% entre 1960 et 2010). De plus, cette intensification du milieu agricole est concomitante avec le phénomène social d'exode rural au cours du XX^{ème} siècle, où les enfants d'agriculteurs et d'ouvriers se sont engagés dans des formations leur permettant d'obtenir des emplois moins pénibles et mieux rémunérés. Cet exode, suivi par l'augmentation de la population a conduit à l'étalement urbain, jusqu'à 10% du territoire (<http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/indicateurs-indices/f/2087/0/artificialisation-sols-1.html>) et la présence de grandes métropoles, au dépend des surfaces agricoles, forestières et semi-naturelles (Figure II-1.b).

Toute cette géographie fait de la France métropolitaine une zone d'étude intéressante pour la conciliation entre préservation de biodiversité et intensification des usages des sols.

Dans chaque chapitre, le territoire français a été échantillonné en fonction des objectifs et des données biologiques :

- Le chapitre III s'intéresse aux communes dont la surface administrative est majoritairement composée de milieux agricoles.
- Le chapitre IV s'intéresse aux milieux agricoles, urbains, forestiers et à tous les milieux présents aux alentours des sites d'échantillonnages des relevés Vigie-Chiro.
- Le chapitre V ne s'attarde pas sur une analyse par milieu, mais prend en compte la composition du paysage aux alentours des sites des relevés STOC-EPS.

CHAPITRE II

Chaque sous-échantillonnage du territoire respecte la représentativité des milieux à l'échelle nationale.

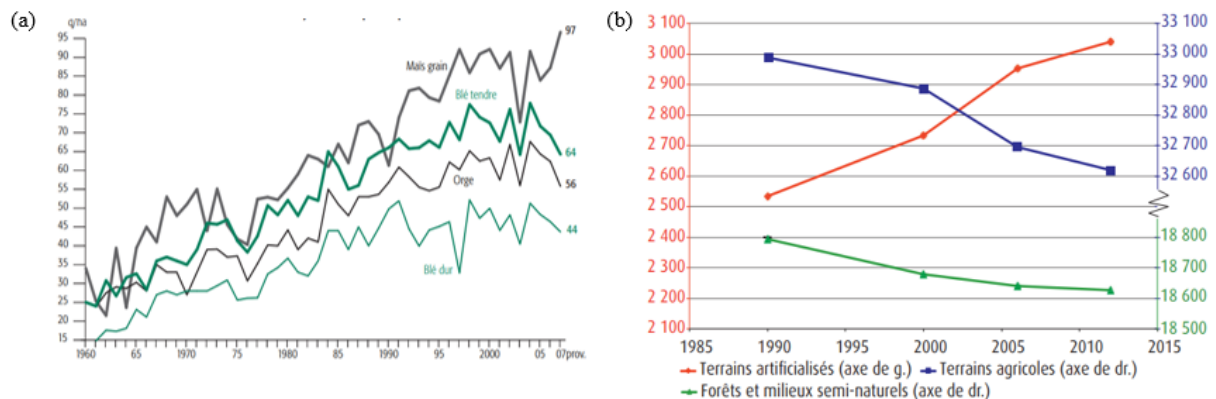


Figure II-1 : Conséquences de l'intensification française. (a) Rendements annuels moyens des principales céréales entre 1960 et 2007 (Source : Agreste – Statistique Agricole annuelle). (b) Evolution des superficies totales des différents types d'occupation entre 1990 et 2012. Les superficies sont exprimées en milliers d'hectares (Source : UE – SOEs CORINE Land Cover).

B. INDICATEURS D'INTENSITE D'USAGE DES SOLS

B.1. LE CADRE CONCEPTUEL ET METHODOLOGIQUE DE HANPP

L'indicateur HANPP (« *Human Appropriation of Net Primary Productivity* ») a été conçu pour estimer l'appropriation humaine de la production primaire, c'est-à-dire la quantité de production primaire détournée par et pour les activités humaines (Haberl et al., 2007; Vitousek et al., 1986). Cet indicateur peut se calculer de deux façons, reflétant des visions complémentaires de l'appropriation de la NPP (i.e. Productivité Primaire Nette). La première stratégie de calcul de HANPP est plus orientée vers les conséquences écologiques de l'appropriation : il s'agit ici de calculer la différence entre la quantité de NPP qui serait potentiellement disponible en l'absence d'activité humaine (NPP₀) et la quantité de NPP restante dans les écosystèmes (NPP_{eco}). La deuxième stratégie de calcul de HANPP se focalise plus sur la vision sociologique de l'appropriation puisqu'il s'agit d'additionner la quantité de NPP récoltée (HANPP_{harv}) et la quantité de NPP modifiée par les usages humains (HANPP_{pluc}) (Figure II-2).

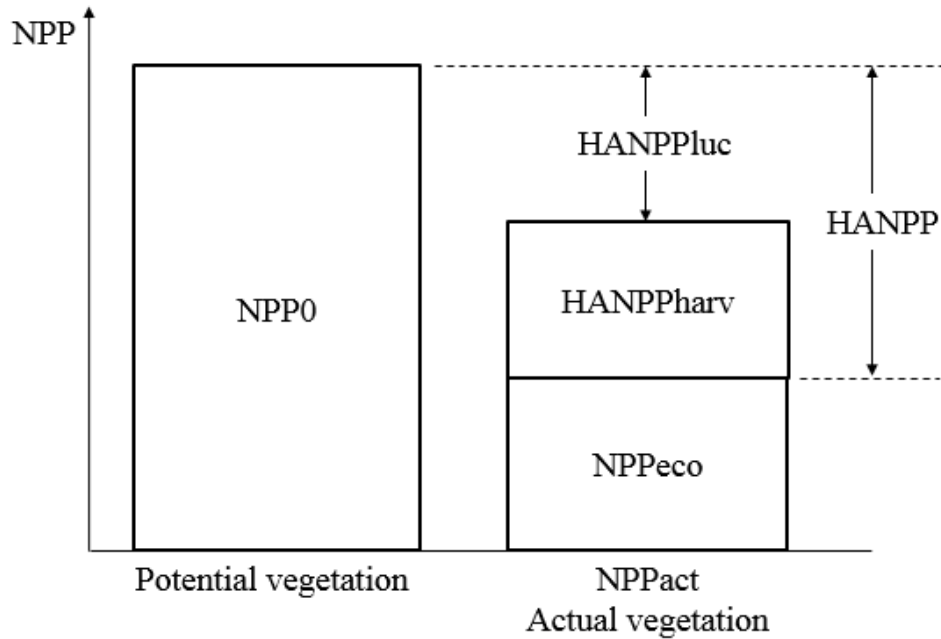


Figure II-2 : Le cadre conceptuel de HANPP. Il peut se concevoir grâce à un diagramme. NPP_0 représente la quantité de végétation (NPP) potentielle avant l'impact humain. Les changements d'usages des sols induits par l'homme ($HANPP_{luc}$) ont modifié la quantité de végétation possible (NPP_{act}). Cette quantité réelle se décompose en une partie qui sera prélevée pour répondre aux besoins humains ($HANPP_{pharv}$) et une partie résiduelle (NPP_{eco}) disponible pour la biodiversité. L'appropriation humaine de la production ($HANPP$) résulte : (1) de la somme entre la production prélevée et la production modifiée par les changements d'usage des sols, ou bien (2) de la différence entre la quantité de production potentielle et la production disponible pour la biodiversité. Source : Figure adaptée de Erb et al. (2009) avec la typologie employée par Plutzer et al. (2015).

En premier lieu, la NPP potentielle (NPP_0 , Figure II-4.f) représente la quantité de production primaire qui serait produite en l'absence de l'Homme sur Terre. Cette quantité étant hypothétique, elle est appréhendée grâce à un modèle biodynamique global de végétation qui prend en compte le climat (température, précipitation, vent, altitude) et le type de sol et sous-sol pour proposer un état potentiel de la NPP en l'absence d'emprise humaine (le modèle LPJmL, « *Lund-Postdam-Jena managed Land* », Bondeau et al., 2007). Dans le cadre méthodologique de Haberl et al. (2007), l'état potentiel NPP_0 équivaut à la somme de la variation de la quantité de NPP associée au changement d'usage des sols $HANPP_{luc}$, de la quantité de NPP récoltée ($HANPP_{pharv}$) et de NPP non récoltée (NPP_{eco}). Cette $HANPP_{luc}$ diminue lorsque l'intensité d'usage augmente ; ainsi elle est négative dans les régions où la productivité réelle des écosystèmes (NPP_{act}) surpasse la productivité potentielle (NPP_0). Cela est dû à une conversion d'usage : le milieu, initialement un terre aride caillouteuse par exemple, est devenu une surface agricole productive, du fait des techniques humaines de fertilisation ou d'une forte irrigation, ou encore une zone forestière convertie en zone agricole ou urbaine. A l'inverse, $HANPP_{luc}$ est positive lorsque la NPP_0 est supérieure à la NPP_{act} , comme par exemple dans les zones où des milieux primitifs ont été transformés en zones

CHAPITRE II

urbaines. HANPPharv est la quantité de NPP récoltée, consommée ou détruite durant la récolte et non récupérée (par exemple les racines d'arbres ou de plantes annuelles), comprenant les cultures, le bois, les résidus de récoltes (racines de plantes annuelles), les coupes forestières (et leurs racines), le fourrage consommé par le bétail, ou encore la NPP perdue lors d'incendie induits par l'homme.

Le jeu de données HANPP est actuellement disponible pour 1990, 2000 et 2006, et réactualisé à l'échelle européenne à une résolution de 1 kilomètre carré (Plutzer et al., 2015). Dans cette base de données, les différentes composantes de production sont exprimées en tonnes de carbone par kilomètre carré et par an (voir encadré 2 de l'introduction pour la méthodologie de calcul). Les analyses présentées dans cette thèse ont été réalisées sur les données de 2006, pour concorder avec les données d'intensité de sols (*cf.* sections B.2 et B.3 de ce chapitre) et de biodiversité (*cf.* sections C.2 et C.3 de ce chapitre). Afin de conforter la validité de ce choix, une étude préliminaire a été réalisée sur la variation temporelle des valeurs de chaque indicateur sur ces trois pas de temps à l'échelle française. Cette analyse a montré que les variations entre ces trois dates étaient très faibles (Figure II-3). Des gains de NPP appropriée (HANPP comme HANPPharv) sont visibles dans la majeure partie agricole nord du pays, accompagnée d'une perte de NPPeco. A titre indicatif, les effets de la tempête de 2003 sont visibles pour le pas de temps 2000-2006 : la majeure partie de la forêt des landes a été récoltée (gain de HANPP(harv) et perte de NPPeco).

La cartographie des valeurs de ces différents indicateurs en France métropolitaine (Figure II-4.a-e) révèle notamment que la NPPact est faible au niveau des métropoles (par exemple la couronne parisienne) et du bassin méditerranéen (région sous contraintes climatiques plus fortes) (Figure II-4.d). NPPact est globalement plus élevée dans la région Nord (régions de productions agricoles), de façon naturelle (si sous-sols calcaires, marneux ou argileux) ou amendées (roches acides armoricaines par exemple) (Figure II-3.d). Cette cartographie montre également que HANPPharv est élevée dans les zones où NPPact est également élevée : dans les zones avec des pratiques agricoles intensives dans toute la région Nord (Figure II-4.c). A l'inverse, les régions montagneuses présentent de plus faibles valeurs de HANPPharv, en raison de pratiques culturales plus extensives, comme le pâturage.

CHAPITRE II

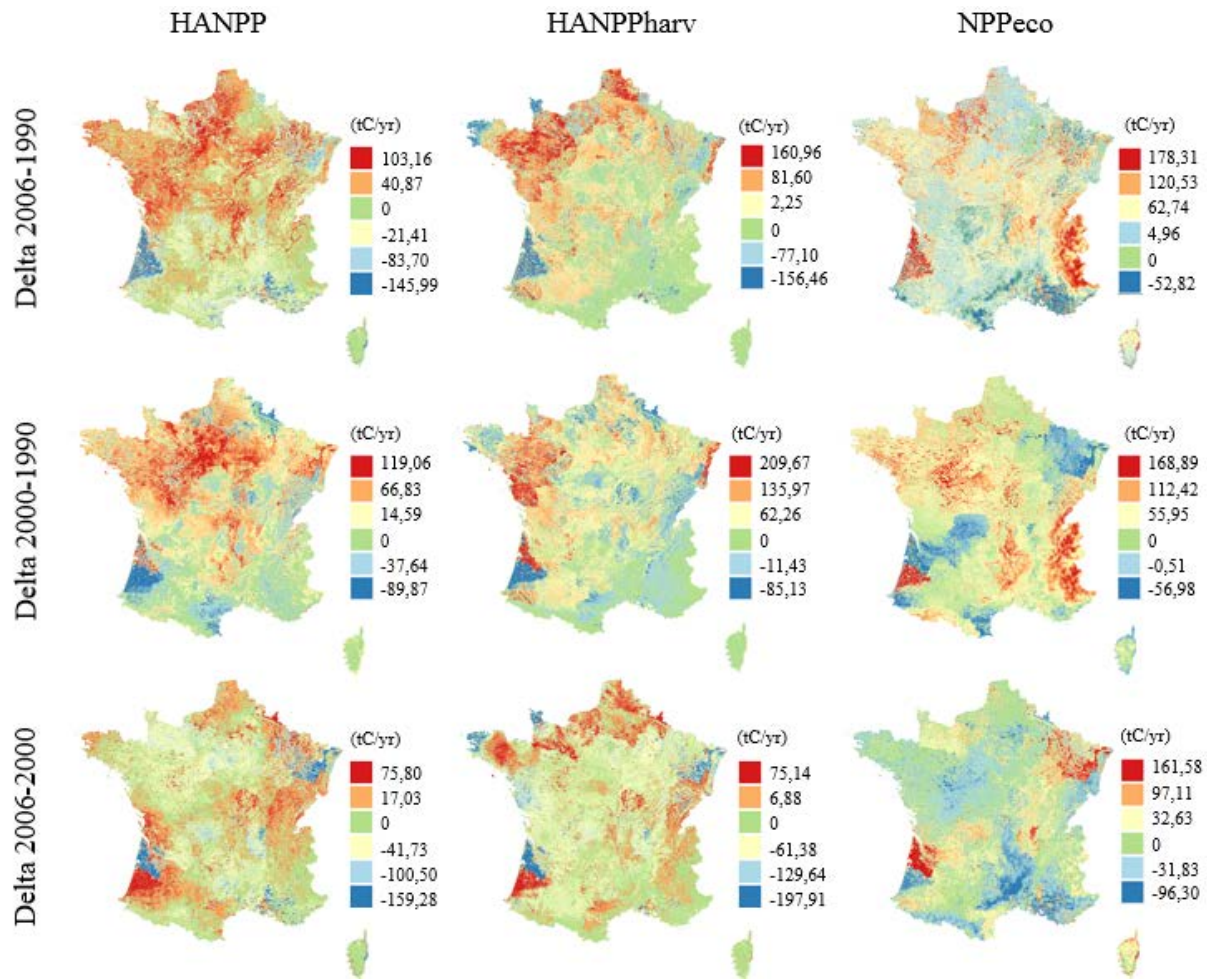


Figure II-3 : Différences, ou delta, en quantité de NPP entre les trois pas de temps pour chaque indicateur du cadre conceptuel d'HANPP. HANPP : *Human Appropriation of Net Primary Productivity* ou appropriation de la NPP par et pour les activités humaines. HANPPharv : *harvested HANPP* ou quantité de NPP récoltée. NPPeco : *remaining NPP* ou quantité de NPP restante dans les écosystèmes après récolte. Delta désigne la différence entre les valeurs d'un même indicateur à deux pas de temps, « Delta 2006-1990 » correspond à la différence entre les années 2006-1990. Les valeurs sont exprimées par un gradient du bleu (valeurs négatives) au rouge (valeurs positives élevées). La couleur verte signifie qu'aucune différence n'est observée entre deux pas de temps. Les valeurs négatives (bleues) signifient une perte de NPP en fonction du temps tandis que les valeurs positives signifient un gain de NPP durant le pas de temps. Les valeurs de NPP sont exprimées en tonnes de carbone par an.

HANPP_{pluc} est négative dans les régions agricoles les plus intensives, par exemple dans les grandes cultures céréalières et protéagineuses de la plaine du bassin parisien qui usent de grandes quantités d'intrants (eau et produits phytosanitaires). Elle est également faible au niveau des zones naturellement peu productives de l'Ouest (granit en sous-sol) et de l'Est (grès). Enfin, HANPP_{pluc} est plus élevée dans des régions peu productives du bassin méditerranéen, témoignant d'un usage du sol plus extensif. Une appropriation humaine de la NPP (≥ 0) est possible même si HANPP_{pluc} est fortement négative, la condition étant que HANPP_{harv} soit positive et compense HANPP_{pluc}. De la même manière, une augmentation de

CHAPITRE II

HANPPharv n'implique pas forcément une augmentation de HANPP si l'augmentation des récoltes (HANPPharv) est compensée par une baisse de HANPPluc.

De manière générale HANPP est élevée au niveau des métropoles, traduisant la forte appropriation (voire même destruction) de la NPP dans les zones artificialisées (Figure II-4.a). Elle est également élevée dans les zones alluviales (Loire, Rhône, Seine, Rhin, Garonne) du fait de l'installation ancienne des activités humaines le long des cours d'eau. HANPP est également plus élevée dans les régions agricoles les plus fertiles : sur les roches calcaires du Nord, et les bassins d'alluvions ayant bénéficiés d'apports riches en éléments nutritifs comme le bassin parisien. En revanche, elle est plus faible dans les zones plus acides et siliceuses tel le bassin armoricain et les massifs alpins et pyrénéens ; des zones dont la topographie et le type de sols ne sont pas forcément favorables à l'installation humaine et les cultures.

Le cadre conceptuel comporte également un indicateur de la fraction non appropriée par l'homme, NPPeco. Elle est obtenue par la soustraction du NPPact et de HANPPharv (Figure II-2). La globalité de la biodiversité (excepté l'Homme) dépendrait donc de cette fraction restante pour vivre et se reproduire. Bien évidemment, certaines espèces profitent également des cultures ou des forêts gérées avant leurs récoltes. Néanmoins, cette part de la NPP restante est censée être disponible pour l'ensemble de la biodiversité, en tant qu'habitat mais surtout en tant que ressources. En France, la variabilité spatiale de NPPeco est opposée à celles de HANPP ou encore HANPPharv : les valeurs de NPPeco sont faibles lorsque les valeurs de HANPP et HANPPharv sont élevés et inversement (Figure II-4.a,c,e).

CHAPITRE II

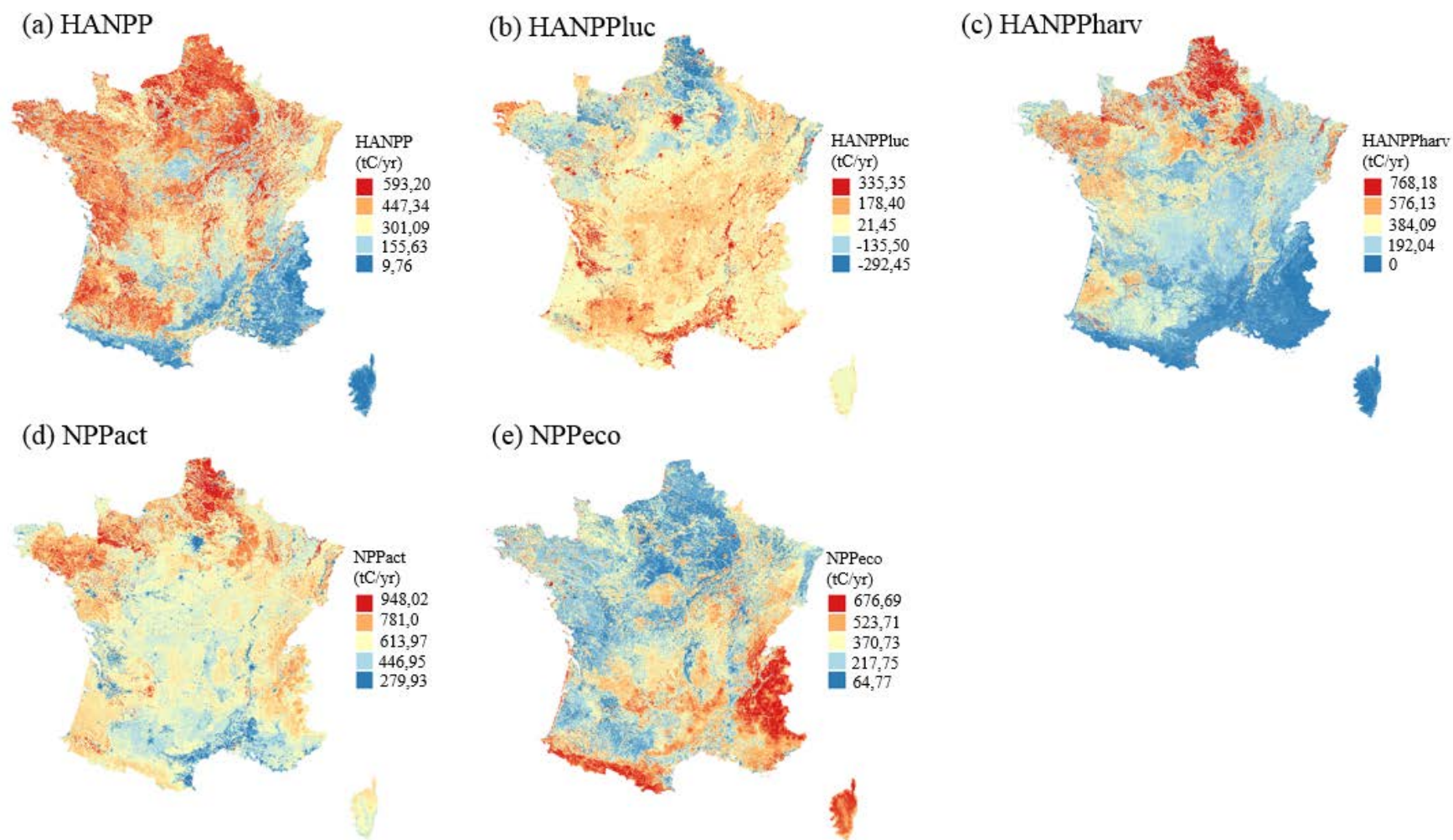


Figure II-4 : Cartes du cadre conceptuel d'HANPP. Variabilité spatiale de chaque composante de HANPP, pour l'année 2006 : (a) L'appropriation humaine de la production primaire nette (HANPP) ; (b) la variation de NPP due à l'usage des sols par l'homme (HANPPluc) ; (c) la quantité de NPP récoltée (HANPPharv) ; (d) la quantité de NPP réelle (NPPact) ; (e) la quantité de NPP restante après récolte (NPPeco). Le cadre conceptuel de HANPP (f) peut se concevoir grâce à ce diagramme. Le gradient de couleur va du bleu foncé pour les valeurs les plus faibles, au rouge pour les valeurs les plus élevées de NPP pour chaque composante. Les quantités sont exprimées en tonnes de carbone par an (tC/yr). Source : données issues de Plutzer et al. (2015).

CHAPITRE II

B.2. L'INDICE DU COUT D'INTRANTS PAR HECTARE

Le premier objectif étant de comprendre le lien entre les indicateurs d'HANPP et les dimensions de l'intensification au travers de la comparaison avec d'autres indicateurs d'intensification (*cf.* chapitre III), j'ai utilisé plusieurs indices d'intensité d'usage des sols dont l'indicateur d'intensité agricole développé par Félix Teillard et ses collaborateurs (2012). Cet indicateur, ou, Coût d'Intrant par hectare (« *Input Cost/ha* », IC/ha), correspond au coût annuel total d'intrants à l'échelle de l'exploitation agricole, exprimé en euros. Il est calculé comme étant le ratio entre la somme de toutes les catégories d'intrants, divisé par la surface agricole utile (SAU) de l'exploitation (Équation II-1).

Équation II-1 : Calcul de l'indice d'intrants par hectare

$$IC/ha = (fertilisants + pesticides + carburant + semences + alimentation animale + produits vétérinaires + irrigation)/SAU$$

Le choix d'une valeur en euros plutôt qu'en quantité d'intrants facilite l'agrégation de plusieurs catégories d'intrants. L'indicateur intègre à la fois les frais liés à la culture et à l'élevage. Il intègre les coûts de cinq types de production (cultures industrielles, cultures céréalières, polycultures, exploitations laitières et viandes bovines), qui couvrent presque 80% du territoire agricole français. En sont exclues les productions ayant une surface de faible importance (maraichage) et celles dont l'indice s'est révélé trop haut par rapport aux cinq types de productions précédentes : les vignobles, les vergers, les élevages de volailles et porcins. Plus l'indice est élevé, plus la quantité d'intrants injectée dans le système est importante (Figure II-5).

L'indice est calculé au niveau de la petite région agricole (PRA). Initialement définies en 1946 pour accélérer le développement de l'agriculture à travers des actions d'aménagement, les PRA mettent en évidence des zones homogènes en termes de systèmes agricoles, de sol et de climat. Elles ont une taille intermédiaire entre la commune (médiane= 10.7km²) et le département (médiane= 5800km²), avec une taille moyenne estimée à 770km².

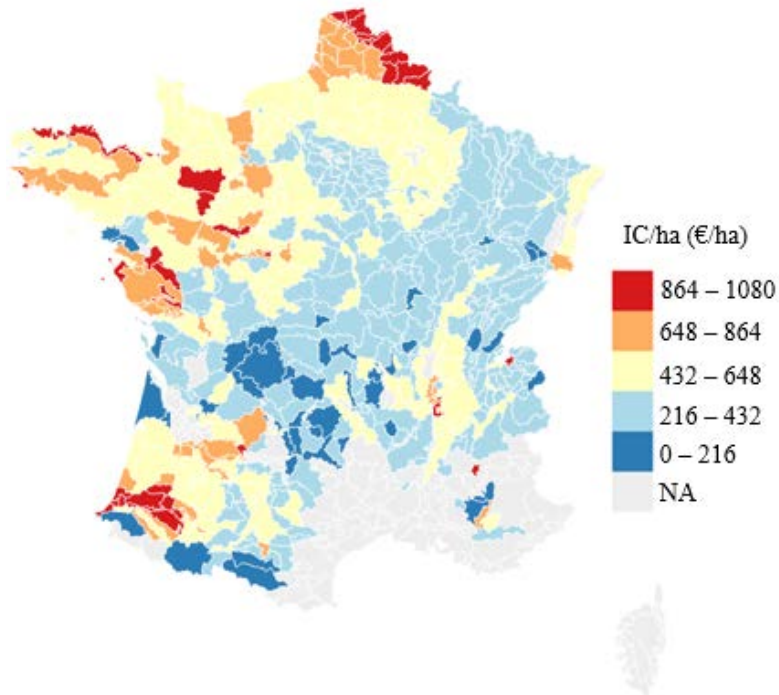


Figure II-5 : Indice d'intensité d'usage des sols en termes d'intrants. L'indice, le coût d'intrant par hectare (« *Input Cost/ha* », IC/ha), représente les montants alloués à la production végétale et animale, à l'échelle de la Petite Région Agricole. L'indice n'est calculé que pour des régions dominées par les cultures, l'élevage, ou polyculture-élevage recouvrant au moins les deux tiers de la PRA. Les régions dominées par d'autres types de production (par ex. vignobles) sont exclues de l'indice (zones grises). Source : Teillard et al. (2012).

B.3. L'INDICE DE HAUTE VALEUR NATURELLE AGRICOLE

Le deuxième indice d'intensité utilisé dans le chapitre III est l'indice de Haute Valeur Naturelle (« *High Nature Value index* », HNV), développé pour les milieux agricoles par l'équipe de Philippe Pointereau et pour l'année 2000 (Pointereau et al., 2007). L'idée centrale du concept de HNV est que le modèle agricole procure d'autres bénéfices que la simple fourniture alimentaire et que les milieux agricoles ont une qualité environnementale et/ou un héritage culturel. La préservation de la biodiversité et des valeurs de la vie sauvage figurent parmi ces bénéfices. L'indice est défini pour les milieux dont l'agriculture est l'usage majoritaire. Il intègre la diversité d'espèces et d'habitats, ou la présence d'espèces ayant un statut de conservation, ou les deux (Andersen et al., 2003). L'indice HNV est la somme de 3 sous-indices : (1) la diversité culturelle, (2) les pratiques extensives, et (3) les éléments paysagers.

- (1) prend en compte la soutenabilité de l'agriculture à travers le nombre de cultures et le maintien de prairies ; les longues rotations préviennent l'utilisation de pesticides.
- (2) intègre les pratiques culturales et leur intensité à travers le degré de fertilisation azotée des prairies et le rendement en céréales.

CHAPITRE II

- Enfin (3) prend en compte les éléments paysagers comme les arbres fruitiers, la longueur de haies, la longueur des bordures arborées et le nombre de plans d'eau.

L'indice final HNV est calculé au niveau de la commune comme étant la somme des 3 et varie de 1 à 30. En France, le seuil de HNV discriminant les communes à haute valeur naturelle des autres communes a été proposé à 14.78 (Doxa et al., 2010; Pointereau et al., 2010). Plus l'indice est proche de 30, plus la commune a des systèmes agricoles à haute valeur naturelle. Ainsi, HNV serait un indice intégrateur des différentes dimensions de l'intensification : les intrants avec la fertilisation azotée, la production avec le rendement cultural et l'intensité du système avec l'aménagement paysager. Plus HNV décroît et s'approche de 1, plus l'intensité d'usage des sols est importante.

Les régions à fort HNV sont le Limousin, la Corse, l'Auvergne et les régions montagneuses (Figure II-6). Les systèmes agricoles des communes à haute valeur naturelle sont à 63% des systèmes prairiaux et à 30% des systèmes mixtes. A l'inverse, les régions agricoles du Nord de la France, plus intensives, ont des faibles valeurs de HNV.

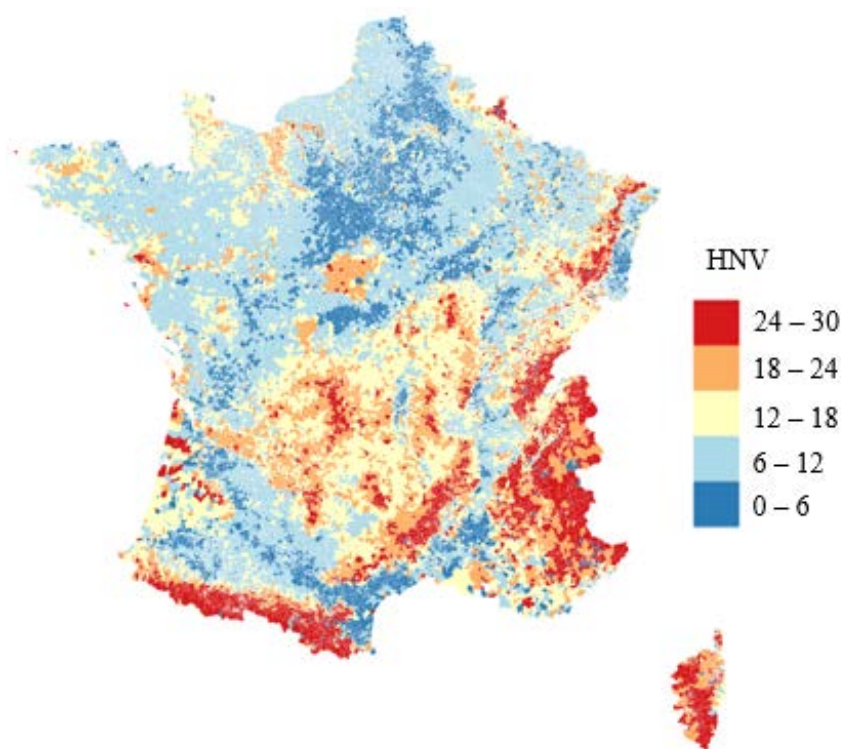


Figure II-6 : Indice d'intensité d'usage des sols selon les paramètres du système. La haute valeur naturelle (« *High Nature Value* », HNV) synthétise l'information agricole et paysagère au sein de la municipalité, favorable à la biodiversité. Au-delà de 14.7, les municipalités ne sont plus considérées comme étant « naturelles ». Source : Pointereau et al. (2007).

C. MODELES BIOLOGIQUES

C.1. LES SCIENCES PARTICIPATIVES ET VIGIE-NATURE

Les sciences participatives, ou sciences citoyennes, désignent des « *formes de production de connaissances scientifiques auxquelles des acteurs non-scientifiques-professionnels – qu’il s’agisse d’individus ou de groupes – participent de façons active et délibérée* » (François Houllier, directeur de l’INRA, 2016). La collaboration bénévole du public dans le cadre d’une démarche protocolée est aujourd’hui très utile (Bonney et al., 2009). Leur intérêt est multiple : l’obtention de données sur de vastes échelles spatio-temporelles à « faibles coûts », permettant d’améliorer l’état des connaissances, que ce soit en médecine, en astronomie ou en écologie du fait de cette importante force de travail et de compétences (Bonney et al., 2014). Processus de médiation scientifique privilégié, les sciences participatives rapprochent les citoyens, les éclairant sur les enjeux des sujets sur lesquels ils collaborent (Devictor et al., 2010c; Hochachka et al., 2012). L’étude de la biodiversité se prête particulièrement bien à ce système ; de nombreux programmes ont vu le jour depuis 1900 et le premier comptage des oiseaux à Noël aux Etats-Unis (*Christmas bird count*, Bock and Root (1981)). Ils permettent l’acquisition de nouvelles connaissances pour mieux comprendre les impacts des changements globaux (Balmford et al., 2005), mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes et mettre en lumière l’état et les tendances de la biodiversité à travers des indicateurs (Silvertown, 2009) pour servir d’appuis à des décisions politiques et mettre en place des mesures de gestions environnementales pertinentes et durables.

En France, la plateforme Vigie-Nature (<http://vigienature.mnhn.fr/>), fondée et portée par le Museum National d’Histoire Naturelle (MNHN), coordonne un grand nombre de programmes de sciences participatives. Initié il y a près de 30 ans avec le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC) développé en 1989, Vigie-Nature s’est ensuite déployé avec le suivi de nombreux taxons : les papillons (STERF, Opération Papillons), les insectes pollinisateurs (SPIPOLL), les orthoptères nocturnes (SON), les bourdons (Observatoire des Bourdons), les libellules (STELI), les chauves-souris (Vigie-Chiro), les escargots (Opération Escargots), ou encore les plantes terrestres ou aquatiques (Vigie-Flore, Sauvage de ma rue, BioLit) à l’échelle nationale. L’objectif scientifique premier est ainsi de produire, à partir de données standardisées collectées, des estimations des tendances temporelles des espèces communes à l’échelle nationale. L’emploi de programmes et technologies souvent innovantes est pensé selon un double objectif

d'attractivité et d'adhésion des participants, à travers des protocoles simples et rigoureux. Ces participants étant, quel que soit leur âge, simplement des curieux de nature novices, des naturalistes confirmés ou des professionnels (gestionnaires d'espaces verts ou agriculteurs) (Domroese and Johnson, 2017; Rotman et al., 2012).

Cette thèse s'appuie donc sur les avantages procurés par cet essentiel travail bénévole concernant des programmes de sciences participatives (Vigie-Nature) sur deux taxons utilisés comme indicateurs d'état de la biodiversité au niveau national (Observatoire National de la Biodiversité, 2018), du fait de la couverture spatiale, temporelle et taxonomique des suivis : les oiseaux communs nicheurs via le STOC-EPS et les chiroptères via Vigie-Chiro. Ces deux groupes de vertébrés volants chez lesquels de nombreuses espèces sont en déclin fournissent des services écosystémiques importants (Kunz et al., 2011; Whelan et al., 2008).

C.2. LE PROGRAMME VIGIE-CHIRO

Vigie-Chiro est un programme dont le but est de suivre les populations de chauve-souris en France. En effet, les connaissances des tendances temporelles des (34) espèces en France étaient lacunaires en particulier pour les espèces communes, alors même qu'elles reflètent l'état d'autres taxons du fait de leur position au niveau supérieur des réseaux trophiques, et qu'elles contribuent largement au fonctionnement des écosystèmes. Vigie-Chiro propose ainsi un suivi acoustique des chiroptères lors de leurs déplacements et activités de chasse selon des enregistrements standardisés (même lieux, périodes et détectabilité). Les cris ultrasonores des chauves-souris leur servent à s'orienter et à détecter les proies.

Trois protocoles complémentaires ont été mis en place pour suivre les tendances temporelles des chiroptères communs au niveau national : pédestre, routier et point fixe. Les protocoles routiers et pédestres ont été lancés dès 2006 à l'échelle nationale à un moment où le stockage des données de type sonore était relativement limité, contraignant ainsi la durée des enregistrements par site à quelques minutes. Le protocole Point Fixe, quant à lui, a été développé plus récemment (2014) pour prendre en compte et optimiser de nouveaux types d'enregistrements (nuits entières) rendus possibles grâce au développement récent de la technologie (détecteurs-enregistreurs autonomes comme le SM2BAT) et les attentes des volontaires. Vigie-Chiro a en parallèle développé des outils d'aide à l'identification assistée par ordinateur via le logiciel *Tadarida* qui associe un

CHAPITRE II

indice de confiance à l'identification de chaque espèce à partir des signaux ultrasonores (Bas et al., 2017). Ce dernier protocole augmente nettement la probabilité de détection des espèces puisqu'il permet de suivre des espèces à plus faible rayon de détection et dont l'activité se prolonge tout au long de la nuit.

Simple d'utilisation, le protocole Point Fixe nécessite d'être reconduit à l'identique d'une année sur l'autre, comme les autres protocoles Vigie-Chiro, pour établir la dynamique temporelle de l'activité nocturne. Dans un carré de 2x2km attribué aléatoirement par le MNHN, les observateurs choisissent ensuite jusqu'à 10 points d'enregistrement dont 3 sont proposés par le MNHN (respect à 25m près maximum) suivant une grille systématique. Deux nuits d'enregistrements, de 30min avant le coucher du soleil jusqu'à 30min après le lever, sont à réaliser chaque année, la première entre le 15 juin et le 31 juillet, la seconde entre le 15 août et le 31 septembre. Ces périodes correspondent au pic des populations d'insectes et donc d'activités de chasse ; en effet, les chauves-souris métropolitaines sont toutes insectivores. Les dates de passages doivent être respectées d'une année sur l'autre (à ± 10 jours). Les habitats doivent être décrits pour chaque site échantillonné et enfin, la date, l'heure et les conditions météorologiques doivent être renseignées suivant la typologie Vigie-Chiro. Dans un souci d'efficacité et d'homogénéité, la pose des détecteurs ne se fait qu'en l'absence de pluie, si le vent ne dépasse pas 30km/h et si la température en début de nuit est relativement douce. Le protocole ne permet pas d'identifier individuellement chaque chauve-souris à partir des cris, mais fournit une estimation de l'activité (de chasse) à travers le nombre de passages spécifiques. Un passage est ici défini comme l'occurrence d'un ou plusieurs cris dans un intervalle de 5 secondes. L'activité donne ainsi une estimation de l'abondance relative des espèces, reflétant la qualité de l'habitat sur le plan des ressources alimentaires.

C.3. LE PROGRAMME VIGIE-PLUME

Vigie-Plume regroupe plusieurs programmes standardisés de suivis des populations d'oiseaux, via le marquage (STOC-Capture) ou l'écoute active (STOC-EPS, SHOC...). Parmi ces programmes, j'ai choisi de me focaliser sur les données du Suivi Temporel des Oiseaux Communs par Echantillonnages Ponctuels Simples (STOC-EPS), en raison de sa couverture spatiale, du nombre de points ($n > 1500$) et d'espèces échantillonnées ($n > 200$). Développé pour évaluer les tendances temporelles des effectifs des espèces communes nicheuses à l'échelle nationale, le programme est basé un plan d'échantillonnage aléatoire

CHAPITRE II

de manière à ce que les données collectées soient représentatives de l'ensemble du territoire (et donc des principaux milieux), tout comme les protocoles Vigie-Chiro.

L'observateur bénévole se voit ici attribuer aléatoirement un carré de 2x2km proche d'un lieu de son choix, ainsi qu'un carré de remplacement. Dans ce carré, 10 points de comptage sont répartis de manière homogène proportionnellement aux habitats présents. Chaque point fait l'objet de 2 relevés de 5 minutes exactement, chaque printemps en période de nidification, à 4 semaines d'intervalle autour de la date du 8 mai (pour faire face au réchauffement climatique, des relevés précoces, entre le 1^{er} et le 31 mars peuvent être effectués, mais en respectant 4 semaines avant le second passage d'avril). Durant ces sessions de 5min, tous les oiseaux entendus et vus, posés ou en vol, sont comptabilisés et notés dans un rayon de 200m, et un relevé d'habitat est réalisé. Les relevés doivent être effectués entre 1 et 4h après le lever du soleil, selon la contrainte de conditions météorologiques favorables. De manière similaire au protocole Vigie-Chiro, les relevés doivent être effectués tous les ans, au même endroit, par le même observateur et, dans la mesure du possible, aux mêmes dates, heures et ordre des points. Ensuite, le nombre maximal d'espèce entre les 2 comptages par point d'écoute est sélectionné, et la somme des comptages par espèce de ces 10 points d'écoute est effectuée pour obtenir l'abondance relative des espèces au sein du carré.

D. APPROCHES TAXONOMIQUE ET FONCTIONNELLE DE LA BIODIVERSITE

La zone d'étude englobe la France métropolitaine, Corse exceptée, pour ces deux taxons.

D.1. INDICE AU NIVEAU DES ESPECES

L'analyse populationnelle s'est faite uniquement au sein du chapitre IV, concernant les chiroptères. Du fait du nombre restreint de taxons à étudier et de la méconnaissance des tendances de ces espèces face à l'énergie disponible, une analyse de **l'abondance relative** a été effectuée.

D.2. INDICES AU NIVEAU DE LA COMMUNAUTE

D.2.1. RICHESSE ET ABONDANCE

L'abondance relative totale a été analysée aussi dans le chapitre IV, en sommant les abondances par espèce (*cf.* chapitre IV).

CHAPITRE II

La **richesse totale** a également été utilisée comme indice de diversité taxonomique dans les chapitres IV et V. Concernant les chiroptères, c'est le nombre de taxons identifiables au sein de la communauté suite à une identification semi-automatique des cris (cf. C.2) au sein d'un site Point-Fixe. Concernant les oiseaux, c'est le nombre d'espèces vues et ou entendues au sein d'un carré STOC.

D.2.2. INDICES UNIVARIÉS BASES SUR LA MOYENNE

L'indice CWM (« *Community Weighted Mean* ») est la valeur moyenne d'un trait, pondérée par les abondances des espèces présentes au sein de la communauté. Il reflète la dominance d'une valeur de trait dans la communauté. Les trois traits moyens des communautés utilisés sont l'indice de masse moyenne (CMI), de spécialisation d'habitat (CSI) et l'indice trophique (CTrI).

D.2.2.1. LA MASSE

La masse moyenne disponible par espèce a permis de calculer l'indice de masse moyenne de la communauté (« *Community Mass Index* », CMI). Cet indice décrit la composition des communautés en sommant la masse des espèces par leurs abondances relatives (Équation II-2). Le CMI a des valeurs élevées quand la communauté est proportionnellement dominée par des espèces de grande masse. L'hypothèse étant que la masse des espèces est proportionnelle à la taille et à l'abondance de leurs proies. Une communauté avec proportionnellement plus d'espèces grandes serait donc une indication de la qualité du milieu en termes de ressources énergétiques.

Équation II-2 : Calcul de l'indice de masse moyenne de la communauté

$$CMI = \sum_{i=1}^S [\log(Ab_i + 1) * masse_i]$$

, avec Ab l'abondance de l'espèce i ; $masse$, la masse en gramme

D.2.2.2. INDICE DE SPECIALISATION D'HABITAT

L'indice de spécialisation d'une espèce (« *Species Specialisation Index* », SSI) quantifie la fréquence avec laquelle une espèce aviaire est associée à un ou plusieurs milieux. Ces milieux sont répartis en sept classes : milieux forestiers, broussailleux, marécageux, agricoles, urbains, humide/aquatique et rocheux. La fréquence de ces classes d'habitat sont déterminées grâce aux abondances des espèces dans les sites STOC. Le SSI est équivalent au coefficient de variation de la densité en espèces (Julliard et al., 2006).

CHAPITRE II

Une faible valeur de SSI correspond à une espèce plutôt généraliste, vivant dans de multiples habitats, tandis qu'une valeur de SSI plus élevée correspond à une espèce plus spécialiste, ne vivant que dans un habitat particulier.

L'indice de spécialisation de la communauté (« *Community Specialisation Index* », CSI) décrit les exigences écologiques concernant l'habitat comme étant la somme des SSI, pondérées par les abondances relatives (Équation II-3). A l'échelle de la communauté, le CSI a des valeurs élevées quand la communauté est proportionnellement dominée par des spécialistes, des milieux agricoles par exemple.

Équation II-3 : Calcul de l'indice de spécialisation à la communauté

$$CSI = \sum_{i=1}^n \frac{N_i}{N_{tot}} * SSI_i$$

avec N l'abondance, et i l'espèce

D.2.2.3. INDICE TROPHIQUE

L'indice trophique de chaque espèce (« *Species Trophic Index* », STrI) indique sa place le long d'une chaîne trophique en fonction de la part relative de trois ressources dans la composition du régime alimentaire de l'espèce : (1) la proportion de plantes/graines, (2) la proportion d'invertébrés (ex : insectes) et (3) la proportion de vertébrés (ex : petits mammifères). Chacune de ces ressources est ensuite pondérée par 1, 2 ou 3, respectivement, pour accorder plus de poids aux espèces ayant un régime essentiellement carnivore et donc en haut de la chaîne alimentaire (Jiguet et al., 2012). L'indice trophique, en tant que tel, correspond à l'exponentielle de la somme des proportions pondérées. Une faible valeur de STrI correspond ainsi à une espèce plutôt granivore tandis qu'une espèce plus carnivore aura une valeur de STrI plus élevée.

A l'échelle de la communauté, l'indice trophique (« *Community Trophic Index* », CTrI) correspond à la somme des indices STrI par espèce, pondérée par leurs abondances relatives (Équation II-4). Le CTrI a des valeurs élevées quand la proportion de carnivores/insectivores est plus importante que la proportion d'herbivores/granivores : la communauté est dominée par des espèces ayant un haut niveau trophique.

CHAPITRE II

Équation II-4 : Calcul de l'indice trophique à la communauté

$$CTrI = \sum_{i=1}^n \frac{N_i}{N_{tot}} * STri_i$$

avec N l'abondance, et i l'espèce

D.2.3. INDICES MULTIVARIÉS BASES SUR LA VARIANCE

Les indices de diversité fonctionnelle utilisés sont ceux développés par les équipes de Villéger et al. (2008) et Laliberté and Legendre (2010). Ils déterminent les différentes facettes de la diversité fonctionnelle : la richesse, la régularité et la divergence.

La richesse fonctionnelle (FRic) est le volume délimité par le plus petit convexe de Hull entourant les espèces positionnées sur les axes de trait en fonction de leurs valeurs de trait. La régularité fonctionnelle (FEve) est le degré de distribution de l'abondance d'une communauté dans l'espace de niche. La divergence fonctionnelle (FDiv) est la distance fonctionnelle entre les espèces les plus abondantes. La dispersion fonctionnelle est similaire à l'entropie quadratique de Rao (*cf.* Introduction, section C.3).

Les indices de diversité fonctionnelle sont calculés pour chaque communauté en fonction de l'abondance des espèces et de leur position (i.e. leurs coordonnées) dans un espace multidimensionnel. Le tableau II-1 ci-dessous présente les différents indices utilisés ainsi que leur méthodologie de calcul.

Le calcul de ces indicateurs repose sur deux étapes communes à tous. La première étape de calcul de ces indices consiste à calculer la distance fonctionnelle entre chaque paire d'espèces grâce à une généralisation de la distance de Gower (Pavoine et al., 2009). La distance de Gower est une métrique plus adaptée que la distance Euclidienne dans le cas de traits non continus, catégoriels ou codés en présence/absence. Le calcul de cette matrice de distance permet de créer un espace fonctionnel multidimensionnel grâce à une analyse en coordonnées principales (PCoA). L'utilisation d'une analyse factorielle présente le double avantage de réduire les biais liés à une forte corrélation entre traits et de permettre le calcul de certains indices (FRic notamment) sur des communautés dont le nombre d'espèces est inférieur au nombre de traits. Un espace fonctionnel de bonne qualité est un espace qui respecte l'emplacement relatif des espèces les unes par rapports aux autres, c'est-à-dire que la distance entre chaque paire d'espèces est conforme à la distance fonctionnelle initiale (i.e. la distance de Gower). Les distances entre les espèces

CHAPITRE II

dans l'espace fonctionnel sont calculées en utilisant la distance euclidienne. La conformité entre la distance avant et après l'analyse factorielle est évaluée grâce au calcul de l'écart quadratique moyen (« *mean squared deviation* », mSD, Maire et al. (2015)). Plus le mSD tend vers 0, plus l'espace fonctionnel est représentatif des distances initiales. A l'inverse, le mSD augmente lorsque la distance entre les espèces est mal représentée (i.e. espèces avec des valeurs de traits similaires éloignées dans l'espace fonctionnel, ou au contraire quand des espèces ayant des valeurs de traits différentes sont proches) (Maire et al., 2015).

Les mesures de diversité fonctionnelle sont généralement corrélées positivement avec la richesse spécifique (Mouchet et al., 2010). L'utilisation d'un modèle nul permet de contrôler les différences de richesse entre les communautés. Il permet d'évaluer la divergence entre les diversités fonctionnelles observées et les diversités fonctionnelles attendues. L'hypothèse initiale H0 suppose des valeurs de traits aléatoirement distribuées dans les communautés. En rendant aléatoire le lien entre l'espèce et le trait par une approche « *independent swap* » (Gotelli and Entsminger, 2003), en maintenant constante la structure populationnelle et spécifique (richesse spécifique par site, abondance relative et fréquence de distribution des espèces), le modèle nul permet donc de révéler les règles d'assemblage de ces communautés. Les indices fonctionnels sont ainsi recalculés 999 fois suivant une distribution nulle. Pour évaluer la direction et l'ampleur des écarts par rapport aux attentes du modèle nul, les tailles d'effet standardisées ont été calculées (« *Standardized Effect Size* », SES, Gotelli and McCabe, 2002) (Équation II-5). Les SES positifs représentent un FD_{obs} plus élevé que FD_{exp} pouvant signifier une sur-dispersion fonctionnelle, tandis que les SES négatifs représentent un FD_{obs} inférieur à FD_{exp} indiquant une sous-dispersion fonctionnelle liée à un filtrage environnemental.

Équation II-5 : Calcul de la taille d'effet standardisée (SES)

$$SES = (FD_{obs} - \mu FD_{exp}) / \sigma FD_{exp}$$

, avec FD l'indice de diversité fonctionnelle observé (obs) ou attendu (exp), μ la moyenne et σ l'écart type

CHAPITRE II

Tableau II-1 : Présentation des indices multivariés de diversité fonctionnelle utilisés. L'espace fonctionnel est un espace multidimensionnel dont les axes sont définis par les traits. L'entité correspond à l'unité observée sur laquelle l'expérimentateur a relevé les traits. Il peut s'agir d'un individu ou alors du profil fonctionnel moyen des individus échantillonnés. Dans le contexte de cette thèse, l'entité correspond à l'espèce.

Indice	Description	Formule
Richesse fonctionnelle (FRic) ²	Plus petite enveloppe convexe englobant les entités dans l'espace fonctionnel	Volume donné par l'algorithme Quickhull
Régularité fonctionnelle (FEve) ²	Régularité de la distribution des entités et de leurs abondances dans l'espace fonctionnel. Elle est contrainte entre 0 (régularité nulle) et 1 (régularité maximale)	$FEve = \frac{\sum_{l=1}^{S-1} \min\left(PEW_l, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$ <p>, avec $EW_l = \frac{dist(i,j)}{w_i + w_j}$, la régularité pondérée grâce à la distance euclidienne $dist(i,j)$ entre les entités i et j, par w l'abondance relative, et $PEW_l = \frac{EW_l}{\sum_{l=1}^{S-1} EW_l}$ la régularité pondérée partielle et S le nombre d'entités</p> <p>Un minimum de 3 espèces est requis pour calculer la FEve</p>
Divergence fonctionnelle (FDiv) ²	Déviance de l'entité par rapport à la distance moyenne des entités au centre de gravité pondérée par son abondance relative	$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta d + \overline{dG}}$ <p>, avec Δd la somme des déviations au centre de gravité pondérées par l'abondance ; Δd la déviance absolue au centre de gravité pondérée par l'abondance, et \overline{dG} la distance moyenne des S entités au centre de gravité</p>
Dispersion fonctionnelle (FDis) ³	Répartition pondérée de l'abondance moyenne des entités au centroïde de la communauté dans l'espace fonctionnel	$FDis = \frac{\sum a_j z_j}{\sum a_j} \text{ et } c = \frac{\sum a_j x_j}{\sum a_j}$ <p>, avec x_j la position de l'entité j dans l'espace, z_j la distance de l'entité au centroïde c, et a_j l'abondance relative</p>

² (Villéger et al., 2008)

³ (Laliberté and Legendre, 2010)

CHAPITRE II

III. VERS UNE MEILLEURE APPREHENSION DU CADRE CONCEPTUEL D'HANPP ET DES DIMENSIONS DE L'INTENSITE

VERS UNE MEILLEURE APPREHENSION DU CADRE CONCEPTUEL D'HANPP ET DES DIMENSIONS DE L'INTENSITE

A. CONTEXTE

L'intensification des usages des sols résulte de l'augmentation croissante des besoins humains, que ce soit en termes d'alimentation, de logement et d'économie, mais aussi des avancées en termes de machines et produits phytosanitaires. L'intensité des usages des sols concerne tous les types de milieux, mais elle est majoritairement employée pour désigner les systèmes agricoles. L'intensité d'usage des sols est **multidimensionnelle**, et composée de :

- L'intensité d'intrants,
- L'intensité d'extrants,
- L'intensité des paramètres du système.

Chaque dimension est caractérisée par un grand nombre de paramètres. Les intrants comprennent ce qui est injecté dans le système afin d'augmenter la productivité du milieu, par exemple les pesticides, les engrais, l'irrigation... Les extrants, quant à eux, sont les produits finaux, par exemple le rendement de telle culture à l'hectare, la quantité calorifique en viande... Bien souvent, le lien est jugé direct entre la quantité d'intrants injectée dans le système et la quantité de production en sortie, ne prenant pas en compte ces deux dimensions séparément (Erb et al., 2013). Cependant, les paramètres intrinsèques au système agricole contribuent également à la productivité du système et peuvent être intensifiés : par exemple grâce à la configuration paysagère avec la présence de grandes surfaces culturales homogènes. La plupart des études s'intéressant à l'intensité d'usage des sols ne focalisent que sur une des différentes dimensions existantes (Billeter et al., 2008; Dormann et al., 2007; Geiger et al., 2010; Kleijn et al., 2009), leur permettant des conclusions précises mais incomplètes au regard de la multi-dimensionalité de l'intensité d'usage des sols. D'autres recherches ont étudié des systèmes agricoles de manière dichotomique (par exemple agriculture conventionnelle ou raisonnée, ou biologique, (Armengot et al., 2011; Benton et al., 2002; Wickramasinghe et al., 2003)) ou graduelle (milieu semi-naturel, agriculture biologique, monoculture intensive, (Flynn et al., 2009)), souvent restreints à des faibles étendues spatiales ne permettant pas une généralisation des résultats. Ces dichotomies de l'intensification agricoles sont insuffisantes car les relations, par exemple à la biodiversité, se font selon un large gradient et continu.

CHAPITRE III

Pour intégrer ces différentes dimensions de l'intensité, Helmut Haberl et ses collaborateurs ont conçu un cadre méthodologique reposant sur plusieurs indicateurs, intégrateurs de ces trois dimensions, et quantifiables à large échelle et à fine résolution. Ce cadre méthodologique vise la quantification de l'appropriation humaine de la productivité primaire nette (« *Human Appropriation of Net Primary Productivity* », HANPP, Haberl et al., 2007). Ils ont réalisé cette quantification en quantité de production carbonée au niveau mondial, ensuite réactualisée au niveau européen (Plutzer et al., 2015), et proposent des indices mesurant l'intensité de l'impact humain sur l'ensemble des écosystèmes, dont les systèmes agricoles (<https://www.aau.at/blog/global-hanpp-2000/>).

B. OBJECTIFS

Ce chapitre vise à mieux comprendre et expliquer la variabilité spatiale d'HANPP et de ses composantes selon des indicateurs existants d'intensité d'usage des sols agricoles. Pour cela, j'ai testé l'hypothèse qu'en tant d'indicateur d'intensité, sa **variabilité est mieux expliquée par les indicateurs d'intensité** existants que par le milieu ou le climat. J'ai également testé l'hypothèse qu'en tant d'indicateur intégrateur de l'intensité, **HANPP est complémentaire** plutôt que redondant avec des indicateurs d'intensité existants. Ces indicateurs d'intensité sont le Coût d'Intrants par hectare (IC/ha, Teillard et al., 2012), naturellement assimilé à la dimension « intrants » et l'indicateur de haute valeur naturelle (HNV, Pointereau et al., 2007), assimilé à la dimension « système », tous deux présentés dans le chapitre II (*cf.* sections B.2 et B.3).

Parce qu'HANPP dépend en partie d'HANPP_{luc} qui lui-même est issu d'un modèle de dynamique de végétation (LPJmL, Bondeau et al., 2007), nous nous sommes également intéressés à la variabilité de deux autres indicateurs de ce cadre conceptuel : la quantité de production primaire récoltée (HANPP_{harv}), qui pourrait être assimilée à la dimension « extrants », et la quantité de production restante dans les écosystèmes après les récoltes et disponible pour la biodiversité (NPP_{eco}), assimilée à la dimension « système » (*cf.* chapitre II section B.1).

Il est attendu un lien fort entre les dimensions « intrants » et « extrants », puisque les intrants ont pour vocations d'augmenter la production, ainsi IC/ha serait plus lié à HANPP_{harv} qu'aux autres indicateurs d'intensité. La dimension « système » prend plus en compte l'hétérogénéité paysagère, ainsi HNV, qui recense les éléments favorables à la biodiversité, serait plus lié à NPP_{eco}.

CHAPITRE III

B.1. DONNEES

Les données utilisées dans ce chapitre sont :

- Le jeu de données d'**HANPP et ses composantes** à la résolution d'1km² pour l'année 2006, obtenu dans le cadre de la collaboration avec l'équipe d'Helmut Haberl (Plutzer et al., 2015).
- Les valeurs du **Coût d'Intrants par hectare** (Teillard et al., 2012) disponible à l'échelle de la Petite Région Agricole (PRA), obtenu gracieusement grâce à l'équipe de Félix Teillard. Les valeurs de IC/ha sont moyennées entre les années 2004 à 2006 pour éviter les éventuelles variations interannuelles.
- Les valeurs du degré de **haute valeur naturelle** (Pointereau et al., 2007) disponible à la commune, pour l'année 2000 seulement. On fait ainsi l'hypothèse forte que le paysage et les pratiques n'ont pas drastiquement changés spatialement entre 2000 et 2006.
- Les valeurs d'occupation de sols de Corine Land Cover (Copernicus Land Monitoring Service, 2018), à la résolution de 25m pour l'année 2006, et plus précisément la couverture urbaine et agricole, ainsi que l'élaboration d'un indice de diversité du paysage basé sur l'indice de Shannon.
- Les valeurs de température, de précipitation et d'altitude obtenues auprès de la base de données WorldClim (Fick and Hijmans, 2017), à la résolution d'1km².

Ces jeux de données étant disponibles à trois échelles distinctes d'analyses (PRA, commune, 1km), j'ai choisi de travailler à l'échelle intermédiaire de la commune. Pour cela, les données d'HANPP et ses composantes ont été moyennées à l'échelle de la commune. Les données d'IC/ha ont été rééchantillonnées selon une interpolation bilinéaire, déterminant la nouvelle valeur associée à chaque commune sur la base d'une distance moyenne pondérée des centres des PRA. La proportion en milieux agricoles, urbains, et l'hétérogénéité paysagère associés à chaque commune, de même que les paramètres climatiques, ont été moyennés. Parce les analyses sont focalisées sur des indicateurs agricoles, seules les communes majoritairement composées par ce milieu ont été sélectionnées. Au total, cela permet l'obtention d'un jeu de données comprenant 25758 communes.

B.2. METHODES D'ANALYSE

Une première analyse a évalué le degré de corrélation entre les différents paramètres d'intensification, de milieu et de climat grâce au **coefficient de corrélation de Pearson**. Dans un second temps, la variabilité spatiale des composantes associées à HANPP a été analysée

vis-à-vis des indicateurs d'intensité existants (IC/ha, HNV), ajustés grâce à la prise en compte de la composition paysagère et climatique, à l'aide de **modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM)**. Des effets quadratiques ont également été ajoutés pour prendre en compte les effets non-linéaires. Enfin les modèles ont été contrôlés en prenant en compte la taille des communes et l'identité des PRA en effets aléatoires afin de contourner les biais éventuels dus à des effets de tailles et de prendre en compte les pseudo-répliques des valeurs d'IC/ha dues au rééchantillonnage.

C. PRINCIPAUX RESULTATS

Les résultats montrent, de manière attendue, que les composantes d'HANPP sont bien plus corrélées entre elles qu'avec les autres indicateurs d'intensité, de milieu ou de climat, montrant la non redondance des composantes d'HANPP avec les indicateurs existants. En revanche, une relation positive forte attendue entre la quantité d'intrants (IC/ha) et la quantité de production récoltée (HANPPharv) n'est pas confirmée par ces résultats. De la même façon, la relation positive forte attendue entre la valeur naturelle du milieu (HNV) avec la quantité d'énergie restante dans le système (NPPEco) n'est pas non plus confirmée. Le haut niveau explicatif des modèles ainsi que leur significativité indiquent que ces résultats sont fiables. La covariation d'IC/ha et HNV permet d'expliquer les variations spatiales des composantes d'HANPP et d'identifier différents systèmes agricoles français (plaines céréalières intensive au nord, polyculture-élevage moins intensif dans l'ouest, *cf.* Figure III-1). Cependant, le déterminant majeur de ces variations spatiales reste la proportion de milieu agricole dans la commune.

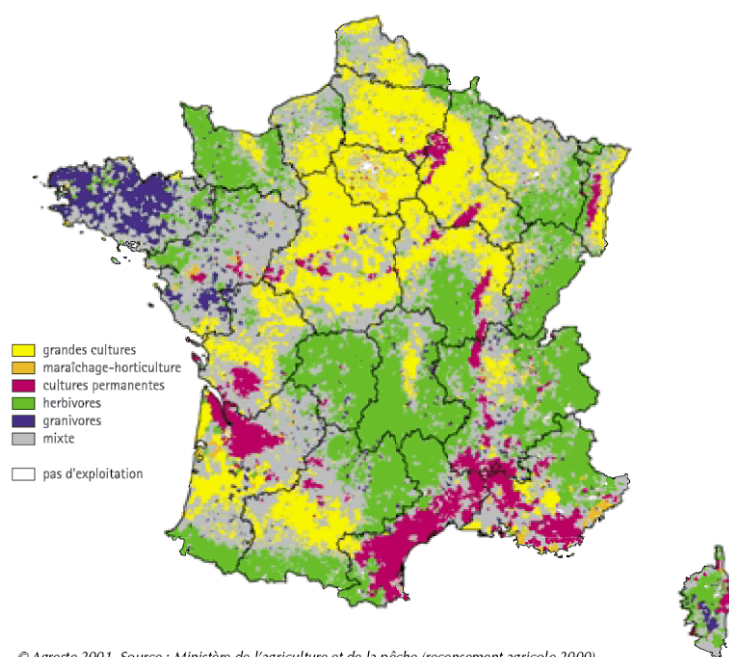


Figure III-1 : Répartition spatiale des types de systèmes agricoles français pour l'année 2000.

Ainsi, les dimensions d'intensité sont complémentaires de l'indicateur HANPP et ses composantes, justifiant l'usage de ce nouvel indicateur dans le domaine d'étude de l'intensification des usages des sols. Cependant, la majeure partie de la variabilité est expliquée par la composition paysagère et la proportion de milieu agricole.

D. PERSPECTIVES

Cette étude s'est intéressée pour la première fois à la vision d'HANPP comme un indicateur d'intensité des usages agricoles, et non comme un indicateur économique, lui donnant toute sa place dans ce champ d'étude. HANPP se voulant un indicateur d'intensité développé pour l'ensemble des écosystèmes, il serait intéressant de le comparer à des indices d'intensité d'autres milieux, par exemple forestiers ou urbains.

E. ARTICLE: « Disentangling the dependency of human appropriation of net primary productivity to landscape composition, agricultural inputs and climate across french agricultural landscapes »

Article en révision dans « Agriculture, Ecosystems and Environment »

Claire Lorel^{a*}, Christoph Plutzer^b, Karl-Heinz Erb^b and Maud Mouchet^a.

^aCESCO, MNHN-CNRS, SU, CP135, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

^bInstitute of Social Ecology, University of Natural Resources and Life Sciences, Shottenfeldgasse 29, A-1070, Vienna, Austria

HIGHLIGHTS:

- The amount of primary production drives HANPP components
- Landscape composition have a strong contribution to HANPP components pattern
- HANPP, HNV and IC/ha are complementary land use intensity indicators
- HANPP_{harv} correspond output intensity, HNV to system properties and IC/ha to inputs.
- HANPP identify a French North-South gradient of intensification.

ABSTRACT

The intensification of European land use (LUI) has speed up in a few decades, particularly in agro-ecosystems that face an increasing demand for agricultural products provided by an agricultural land area constrained by other uses (e.g. urbanization). LUI is characterized by the increase of the agricultural outputs per land unit through management practices and/or high amount of inputs. Although LUI is a complex and a multi-dimensional issue, most published studies so far have focused on one aspect of intensification (being inputs mainly). Here, we compared five existing LUI indicators: the Input-Cost per ha (IC/ha), assessing the expenses in inputs (fertilizers, pesticides, etc.), the High Nature Value (HNV), which determines the naturalness of a farming system, and three indices of the Human Appropriation of Net Primary Productivity (HANPP) framework, i.e. the harvested biomass (HANPP_{harv}), the living biomass remaining available after harvests (NP_{Peco}) and HANPP which combine harvested biomass and effect of land use conversion. We analyzed the redundancies and complementarities of these indices throughout 25758 French municipalities, using Pearson's correlation coefficient and linear mixed models, while accounting for climatic and landscape parameters. As expected, HANPP components were highly correlated with each other, but weakly to HNV and IC/ha. However, the interaction of processes estimated by HNV and IC/ha seemed to significantly drive patterns of HANPP components, contrasting several agro-ecosystems types (e.g. intensive vs extensive crops). HNV has a positive relationship with NP_{Peco}, a negative one for both others, and the inverse was observed with IC/ha. Landscape composition had a non-negligible contribution to HANPP components patterns, contrary to climate. HANPP components are complementary with existing LUI indicators, and seems to link degree of naturalness and inputs intensity. NP_{Peco} and HNV are the more similar indicators.

KEYWORDS

Agricultural intensity, HANPP, HANPP_{harv}, HNV, IC/ha, NP_{Peco}.

1. INTRODUCTION

Human use of lands results in the alteration of key ecosystem properties and changes in land cover types, such as shifts from pristine forests to croplands or cities, or to the management of an increasing number of natural environments, like managed forests (Erb et al., 2017). The demand for biomass products, i.e. food, feed, fibers and bioenergy has increasing due to population growth and urbanization (Tilman and Clark, 2014). Concomitant with the mandate to conserve natural habitats for climate and biodiversity protection, these developments potentially lead to conflicts between uses for a given area, (e.g. farming, Human settlements, environmental conservation, Haberl, 2015). The dominant strategy to reduce competition for land is land use intensification, i.e. increasing the outputs per land unit by improved management practices or increased used of inputs such as fertilizers, pesticides or energy (Erb et al., 2013).

Agricultural lands are one of the most widespread ecosystems, covering 37.2% of worldwide terrestrial lands in 2015 and 52.4% of France (The World Bank Group, 2018). Agricultural lands are usually located in productive lands, with a rich soil and usually embedded in a hydro system. Agricultural expansion and intensification modified the relationships between landscape and biodiversity pattern, in terms of population dynamics, taxonomic and functional community diversity, and resilience of ecological processes related to ecosystem services (Tscharntke et al., 2012). Such intensification strategies can act as major drivers of biodiversity loss (Foley et al., 2011, 2005; German et al., 2017; Gossner et al., 2016; Kehoe et al., 2015) and imperils ecosystem services (Allan et al., 2015; Cardinale et al., 2012). Hence, there is an increasing need for indicators suitable to evaluate and understand land use intensity (hereafter “LUI”) and its impacts on ecosystem functioning and biodiversity. Such indicator should also estimate human well-being and human appropriation of resources, in order to better predict future land use and climate change.

The concept of LUI should be synthetized by three dimensions: (i) input intensity, (ii) output intensity, and (iii) associated system-level intensity of land-based production (Erb et al., 2013; Kuemmerle et al., 2013). Input-output is the classical approach but does allow to assess some of the key environmental impacts. Some studies focused on inputs, e.g. fertilizer use in general (Billeter et al., 2008; Dormann et al., 2007); nitrogen inputs (Kleijn et al., 2009); pesticides (Geiger et al., 2010); more integrative inputs indicator for crops and livestock (Teillard et al., 2012). Output studies focused on food production of crops or livestock (Dross et al., 2018; Teillard et al., 2016); or the yield per time and unit area (Lambin et al., 2000).

Some studies focused on the third dimension, related to change in system properties, such as landscape heterogeneity (Aggemyr and Cousins, 2012; Perović et al., 2015). A popular indicator of this dimension is the High Nature Value index (“HNV”; Paracchini et al., 2008), widely used in farmland analyses to measure the degree of naturalness of farming system (Aue et al., 2014; Strohbach et al., 2015), or on net primary production (“NPP”), e.g. using the Normalized Difference Vegetation index (“NDVI”; Copernicus Global Land Service, 2017). Because these indicators are usually used separately, there is a need for a robust analysis that takes all three dimensions into account (Erb et al., 2013; Kehoe et al., 2015; Kuemmerle et al., 2013). To date, no study considers these LUI dimensions together (but see Herzog et al., 2006 for farmland) which lead to a dichotomous or fragmented view of intensification. However, to address the complexity between human demands, ecosystem functioning and biodiversity loss it is important to go beyond approaches reflecting only inputs or outputs and to scrutinize system properties considering human-nature interactions. Such integrative perspectives can be realized using concepts like the Ecological Carbon Footprint (“EF”; Hertwich and Peters, 2009), which is related to the consumption of products, or the Human Appropriation of NPP (“HANPP”) framework related to biomass production. Thus, the HANPP framework can be a feasible integrative set of indicators to compare different socio-ecological systems to improve decision-making in terms of environmental trajectories.

Many land use activities aim at harvesting parts of the actual NPP in the form of biomass for food, fuel and fibers, derived through agriculture or forestry (Haberl et al., 2007). These and other management activities alter the productivity of ecosystems. HANPP was an integrative index based on the distinction of different NPP flows (Haberl et al., 2007): NPP that would prevail in ecosystems in the absence of land use, NPP that is altered (often reduced) due to land use change (Haberl et al., 2007; Niedertscheider et al., 2016), NPP that is harvested by humans, and lastly NPP that remains in ecosystems after human activities such as harvest. HANPP is the sum of NPP altered by land use (HANPP_{luc}) and NPP harvested or killed during harvest activities (HANPP_{harv}). HANPP explicitly links natural with socioeconomic processes and thereby generates an integrated picture of socioecological conditions in the land system (Haberl et al., 2014; Imhoff et al., 2004). HANPP was also proposed as a straightforward index for ecological limits to growth (Meadows et al., 1992, 2004; Running, 2012). But the relation is more complex, because humans can increase the fraction of NPP that can be harvested due to the huge range of efficiency with which biomass can be used

(Erbet al., 2012; Haberl et al., 2014). Having an integrative indicator is an asset for measuring LUI, but it can also make it difficult to interpret the index value. HANPP indicator was benchmarked and compared to indices with the same societal objective of human footprint (EF) but no to other LUI indicators available (but see Wrba et al., 2004).

HNV and IC/ha have already been used to predict community (HNV: Aue et al., 2014; Doxa et al., 2012; IC/ha: Teillard et al., 2015) and HANPP to describe biogeochemical pattern, domination of ecosystem, ecosystem service, trophic ecology (Haberl et al., 2004b; Krausmann et al., 2009; Marull et al., 2018; Mouchet et al., 2015). We expected that the harvested part of HANPP more than HANPP could be very correlated to IC/ha, because linked with farmland input intensity. In contrast, we expected an inverse relationship with HNV, which related with semi-natural elements and landscape complexity, already showed by Wrba et al. (2004). Here, we have two objectives: (i) to compare these three indicators, and (ii) to identify the determinants of HANPP components, integrating landscape components and climate. We propose to estimate to which degree these three indicators are correlated, overlapping or redundant.

2. METHODS

2.1. HANPP framework

The Human Appropriation of Net Primary Productivity (HANPP) is an estimator of human pressure on ecosystem and biodiversity (Erb et al., 2013; Haberl et al., 2004b). HANPP have two different calculations: (i) the combined effect of land use conversion ($HANPP_{luc} = NPP_{pot} - NPP_{act}$) summed with the harvested biomass ($HANPP_{harv}$), or (ii) the difference between NPP_{pot} and available biomass remaining after harvest (NPP_{eco}) (Fig. A2). Conceptual considerations are discussed in Haberl et al. (2014) and methodological issues related to HANPP components calculation can be found in Plutzer et al. (2015). HANPP was designed to be a proxy of land use intensity, but the framework allows assessing intensification due to activities causing land use change ($HANPP_{harv}$, $HANPP_{luc}$), or its impact on the ecosystem (NPP_{eco}). HANPP may decrease when biomass harvest increases, when actual NPP is higher than potential because of intensification techniques like irrigation or fertilizer input (Haberl et al., 2001; Krausmann, 2001). In this study, we focus on specific three HANPP components: HANPP, harvested NPP ($HANPP_{harv}$) and remaining NPP

(NPPeco). HANPP values were expressed in tC/year (Carbon tons per kilometer and per year) and mapped at 1km resolution at the European extent (Plutzer et al., 2015).

HANPPharv is the amount of NPP extracted by humans from an ecosystem or destroyed during harvest. It includes used and unused NPP fractions, e.g. primary and secondary products used in socio-economic processes as well as biomass residues left in fields or forests or biomass burned in human-induced fires and is essentially based on data provided by international agricultural and forestry statistics (e.g. Common Agricultural Policy Regional Impact Assessment (CAPRI), State of Europe's Forests (SOEF), FAOstat). Biomass harvest and human-induced fires accounted for 60% of HANPP at the global level (Krausmann et al., 2009). Harvested crops, but also human activities due to livestock and mechanization, residues, wood and forage, grazed grassland, human-induced fires, felling losses, roots destroyed during harvest and unused residues on croplands: all of this represent significant parts of HANPPharv (Figs. A2 and A3c).

NPPeco is the amount of available NPP remain living in ecosystems after harvest. It is calculated by subtracting HANPPharv from NPPact. NPPeco is potentially available for food webs, a major determinant of biodiversity (Figs. A2 and A3b) (Brown, 1981; Hawkins et al., 2003).

2.2. Unidimensional land use intensity indicators

We use two indicators of LUI related to agricultural lands, i.e. agricultural intensity measured as Input Cost per hectare (IC/ha) (Teillard et al., 2012) and naturalness measured with the High Nature Value (HNV index) (Andersen et al., 2003; Paracchini et al., 2008).

Agricultural intensity was defined as the increased use or productivity of lands. It is the ratio of the sum of different categories of input costs over the total Utilized Agricultural Area (UAA) of a given farm. Input costs totaled expenses in fertilizers, feed products, pesticides, seeds, fuel, veterinary products and irrigation water. It is estimated using the IC/ha, expressed in Euros per year (Teillard et al., 2012). IC/ha was computed for five production types (industrial crops, cereals, mixed, bovine dairy, bovine meat) representing 67% of French farms and almost 80% of the French agricultural areas. IC/ha indicator was aggregated at the Small Agricultural Region (SAR) level (Teillard et al., 2012). In order to overcome year-to-year variation in price and stock, an averaged value of the IC/ha indicator was computed for years 2004, 2005 and 2006. IC/ha displayed a wide gradient of intensity ranging from 37 to 1080 €/ha (mean=452 ± 194 €/ha, Fig. A4a).

Agricultural naturalness was estimated using the HNV indicator (Andersen et al., 2003; Paracchini et al., 2008) as an intensity indicator. It identifies low-intensity farmland favorable to biodiversity. It is based on agricultural practices (i.e. crop diversity, nitrogen mineral fertilization of grasslands), crop yields, number of farms using common land and those having natural landscape elements (i.e. hedgerows, forest edges, traditional orchards, fishing ponds, wetlands; see Pointereau et al., 2010). Initial data used can be found in Pointereau et al.'s report (2007). The HNV indicator is available for the agricultural area of each municipality ranging from 0 to 30: from highly intensive ecosystem to high agricultural naturalness (mean=12.76 ± 6.55, Fig. A4b).

2.3. Landscape and climatic parameters

One goal of this study is to estimate the relationships between HANPP components and existing intensification indicators, accounting for macroscale drivers of HANPP components, such as climatic and land use parameters (Krausmann et al., 2009; Wrška et al., 2004). Variables related to land use and land cover were extracted from CORINE land cover raster data for 2006 at the spatial resolution of 250m (Copernicus Land Monitoring Service, 2018). Land use variations were described using the proportion of urban and agricultural areas in sampling areas. Landscape heterogeneity was calculated as the Shannon indicator of land cover diversity (SHDI), defined by the formula: $SHDI = -\sum_{i=1}^m (P_i * \ln P_i)$, where P_i was the proportion of the landscape occupied by cells of land cover i (15 land cover types in total). The SHDI reflected to what extent a land cover type was more sensitive to rare patch types. SHDI positively increased as the number of different land cover types increased or the proportional distribution of cell among land cover types became more evenly distributed (SHDI=0: one dominant land use, no diversity).

Climatic parameters included annual mean temperature, annual sum precipitation, and elevation. Data were downloaded from the Worldclim database (Fick and Hijmans, 2017) at the 1km resolution and were aggregated at the municipalities resolution (see section 2.4). Metropolitan France was characterized by an average annual mean temperature of 11.08°C and a mean annual sum of precipitation of 874.61 mm. The altitude ranged from 0 to 4424.51 m above sea level.

2.4. Study area and spatial units

Our study focuses on metropolitan France (550,000 km², 66.9 million of habitants), which is composed of rich and diverse ecosystems due to its geological and climatic

variability (soil geology, latitude, longitude, land covers, precipitation, elevation). It covers four out of six West European ecoregions (Atlantic, Continental, Mediterranean and Alpine).

The indicators used in this study had different spatial resolutions: HANPP components were available for 1x1km, HNV at the municipality level and IC/ha at the SAR level. Municipality and 1km resolution address two different strategies of analysis. First, the municipality unit corresponds to an administrative spatial reference unit at which policy decisions are made, but municipality size diversity ($n=25758$, $\text{mean}=15\text{km}^2$, range from 0.04 to 767 km^2) may affect the response of socio-economic and intensity processes. Second, 1km resolution is a spatial reference unit for statistical analysis to perform statistics on regular sample units of equal size ($n=321143$, grid of 1x1km) but not necessarily of ecological or decisional relevance. These two complementary approaches were used, but only the municipality scale was described and analyzed in the core of this paper (see supplementary materials for the analyses at the 1km resolution). All variables were computed at municipality spatial reference units: HANPP components and climatic parameters were averaged at municipality resolution from the original file (1km resolution). IC/ha, initially performed at SAR level, was downscaled by resampling IC/ha values according to a bilinear interpolation, which determines the new value of a cell based on a weighted distance average of the four nearest input cell centers for municipality resolutions. Finally, cells of each land use types, initially 250m, were counted and then proportions were calculated based on total cell number.

In particular, we focused on agricultural areas because (i) 52.4% (The World Bank Group, 2018) to 65% of the French territory is covered with agricultural lands (Fig. A1 in Appendix) which are dominated by croplands (41% of croplands whose 30% of cereals: wheat, maize); (ii) croplands are the main land use influencing HANPP framework (Plutzer et al., 2015); (iii) the intensity indicators developed so far are related to agricultural lands. It is worth noting that the distribution of HANPP components in agricultural lands is representative of the distribution of HANPP values across all French landscapes (Fig. A1). To focus our analysis on agricultural lands, we selected only cells with a share of agricultural land >50% for both spatial reference units after downscaling process. All spatial extractions were performed with ArcGIS 10.3 software (ESRI, 2014).

2.5. Statistical analysis

We were interested in describing global variation of HANPP, NPPeco and HANPPharv in terms of intensification and naturalness (IC/ha, HNV) accounting for

landscape and climatic effects, as covariates, in France for both 1km (n= 321143), and municipality resolution (n= 25758). We used linear mixed models (LMM) with a gaussian error distribution, after removing collinear variables using Pearson's correlation coefficients (Table A2). In order to compare estimates, covariates were scaled. Nonlinear effects of explanatory variables were considered by integrating the quadratic terms in the models. The interaction between IC/ha and HNV was also included because we expected that agroecosystem with high naturalness could have a low intensity management, and vice versa (Fig. 1). Sets of models were performed accounting for SAR as random effect at both resolution and municipality as a random effect at the 1km resolution. These random effects are expected to account for spatial heterogeneity in sampling effort over the study area and for local confounding effects not represented by the fixed effects. Spatial autocorrelation, tested using Moran's I autocorrelation coefficient, was significantly detected in the residuals of each model, therefore a spatial autocovariate structure (hereafter "pond_spatiale") was added in each model thanks to autocov_dist function in spdep package (Bivand and Piras, 2015). We estimated the coefficients of determination for fixed and random effects for each linear mixed model (Nakagawa and Schielzeth, 2013). Interaction plots were performed thanks to HANPP components prediction from models and levelplot function in the "lattice" packages. All analyses were conducted using R v3.0.2 software (R Core Team, 2017).

3. RESULTS

3.1. Complementarity between HANPP components and intensity indicators

Because results are congruent at both spatial resolution and to ease their presentation, only results at the municipality resolution will be detailed here (see Appendix for results at the 1km resolution). Due to the great amount of data, all correlation coefficients among indicators were significant so we did not consider p-values (Table 1). As expected, Pearson's correlation coefficients between HANPP, HANPPharv and NPPeco were stronger ($r > 0.6$, Table 1) than the other pairwise correlations. While HANPP and HANPPharv were positively correlated, NPPeco showed the opposite trend with the two other components of HANPP framework. HNV showed a positive relationship with NPPeco ($r = 0.58$), but negative with HANPP ($r = -0.52$) and, to a lesser extent, HANPPharv ($r = -0.42$). HANPPharv is positively correlated with IC/ha ($r = 0.35$). We detected weak correlations between IC/ha and the other HANPP components. Regardless of the sign of the coefficient, the relationships between HNV,

CHAPITRE III

HANPP and NPPeco were stronger than between IC/ha and these two components. On the country, the relationship between HANPPharv was stronger with IC/ha than HNV although coefficients remained low (Table 1).

More interestingly, HNV and IC/ha were not correlated ($r = -0.28$). Indeed, many agricultural municipalities in North-Western and Southern France were characterized by low HNV and intermediate to high IC/ha values (yellow color gradient in Fig. 1), or by intermediate to high HNV values and low IC/ha values in the Central part of France (blue color gradient in Fig. 1). There were only very few municipalities in which both intensity indicators have similar values (dark grey or purple, Fig. 1).

Findings were similar at the 1km² resolution although correlation coefficients were overall lower than at the municipality scale.

Table 1: Estimating relationships among HANPP components, land use intensity, landscape composition and climatic parameters using Pearson's correlation coefficient at the municipality resolution. Abbreviations: Human appropriation of Net Primary Production (HANPP); harvested NPP (HANPPharv); available NPP after harvests (NPPeco); High Nature Value (HNV); Inputs Costs per Ha (IC/ha). All correlation coefficients are associated to p-values <0.001. Coefficients $> \pm 0.6$ are in bold.

		HANPP	NPPeco	HANPPharv	HNV
HANPP components	NPPeco	-0.92			
	HANPPharv	0.60	-0.62		
Land use intensity	HNV	-0.52	0.58	-0.42	
	IC/ha	0.28	-0.24	0.35	-0.28

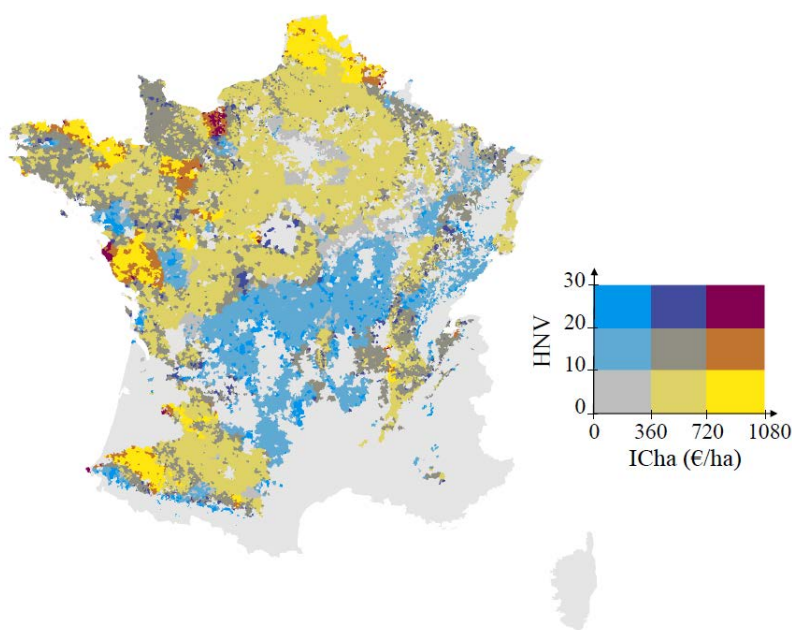


Figure 1: Spatial congruence of intensity indicators, i.e. High Nature Value and Input Cost per hectare, across French agricultural municipalities. The values of LUI indicators were clustered into 3 classes. Congruence is explored by combining two color gradients: blue for HNV, yellow for IC/ha. Purple corresponds to both high values, grey to both low values. NA (light grey) depicts areas where agricultural lands cover less than 50% of the municipality.

CHAPITRE III

Table 2: Response of HANPP components to land use intensity, landscape and climate effects using linear mixed models (LMM).

Intensity is decomposed into High Nature Value (HNV) and Input Cost per hectare (IC/ha); landscape configuration into urban (Urb_pc) and agricultural (Agri_pc) lands proportion; climate into sum of precipitation (Prec), mean temperature (Temp) and altitude (Alt). Size irregularity of municipality is considering by including their area (municipality area) in the model. The variable pond_spatiale taking account for spatial autocorrelation, tested by Moran I statistics (stars number corresponding to p-value threshold). All explanatory variables were standardized to ease the comparison of estimates. Significant values (in bold) correspond to 0 outside the confidence interval (into brackets). R²m and R²c correspond respectively to marginal (fixed effects) and conditional (fixed + random effects), expressed as a percentage.

	HANPP	NPPEco	HANPPharv
HNV	-12.81* [-13.86; -11.77]	14.28* [13.22; 15.35]	-13.12* [-15.48; -10.75]
HNV ²	2.48* [1.94; 3.01]	-2.73* [-3.27; -2.19]	1.86* [0.61; 3.11]
IC/ha	-3.40* [-5.64; -1.16]	4.05* [1.59; 6.51]	3.52 [-0.50; 7.54]
IC/ha ²	0.07 [-1.23; 1.38]	1.78* [0.33; 3.23]	-0.99 [-3.26; 1.28]
HNV x IC/ha	0.46 [-0.43; 1.36]	-0.78 [-1.69; 0.12]	-4.89* [-6.93; -2.86]
Urb_pc	23.42* [22.33; 24.51]	-23.25* [-24.35; -22.15]	15.64* [13.08; 18.19]
Urb_pc ²	-0.74* [-1.05; -0.43]	0.62* [0.31; 0.93]	-3.07* [-3.80; -2.33]
Agri_pc	40.81* [39.99; 41.63]	-41.68* [-42.50; -40.86]	41.36* [39.50; 43.21]
Agri_pc ²	2.37* [1.79; 2.95]	-2.28* [-2.86; -1.70]	5.32* [3.96; 6.69]
Precip	4.06* [2.55; 5.57]	0.21 [-1.37; 1.79]	4.80* [1.62; 7.97]
Precip ²	-1.02* [-1.56; -0.49]	0.78* [0.23; 1.33]	-0.49 [-1.64; 0.65]
Temp	-7.26* [-9.28; -5.24]	8.81* [6.61; 11.01]	-18.87* [-22.73; -15.02]
Temp ²	4.97* [3.84; 6.09]	-4.66* [-5.83; -3.49]	3.017* [0.69; 5.34]
Alt	2.70* [0.41; 4.99]	1.95 [-0.50; 4.39]	-3.43 [-8.00; 1.13]
Alt ²	-2.38* [-3.03; -1.72]	2.72* [2.03; 3.40]	-2.76* [-4.10; -1.41]
municipality area	0.25* [0.19; 0.30]	-0.25* [-0.31; -0.19]	0.17* [0.04; 0.30]
pond_spatiale	0.63* [0.62; 0.65]	0.61* [0.59; 0.62]	0.77* [0.75; 0.78]
R ² m	0.73	0.78	0.69
R ² c	0.77	0.82	0.71
MoranI stat	1.10*	2.20***	-25.61***

3.2. Landscape composition is the main driver of HANPP components

Beyond the simplistic correlative approach, we were interested in identifying which, from LUI indicators, landscape and climatic parameters, were the dominant drivers of HANPP components. Final models explained non-negligible amount of variations of HANPP components: 78% in the case of NPPeco, 73% for HANPP and for 69% HANPPharv (R^2_m , Table 2). The amount of explained variation was lower at the 1km resolution (see Table A3 for further details). The proportion of farmlands in the landscape was identified as the main driver of all HANPP components (Table 2). Followed by the proportion of urban areas in the case of HANPP and NPPeco or by temperature in the case of HANPPharv. HNV was identified as the third driver of HANPP and NPPeco and the fourth for HANPPharv. IC/ha had a low influence on HANPP components even if significant in some cases.

3.3. Complex relationships between IC/ha, HNV and HANPP components

Both linear and nonlinear terms of HNV and IC/ha were significant as well as the interaction between HNV and IC/ha, suggesting complex and not only monotonous relationships among HANPP components and LUI indicators. HNV had a significant nonlinear effect, negative on HANPP and HANPPharv, and positive on NPPeco patterns. Although both linear and nonlinear effects were significant, HNV estimates (between -12.81 and 14.28) were higher than HNV² estimates (between -2.73 and 2.48) for each HANPP component, showing the dominance of the linear effect (Table 2). Similarly to HNV, linear effects of IC/ha explained a greater amount of variance than the nonlinear term. Comparing the estimates of both LUI indicators, HNV captured more explained variance than IC/ha for each HANPP component. The interaction term between HNV and IC/ha was significant only for HANPPharv (-4.89). Values of NPPeco were predicted to be maximized for high values of both LUI indicators (i.e. above 600 €/ha for IC/ha and 15 for HNV, Fig. 2b). Below a HNV value of 15, NPPeco decreased, regardless of IC/ha values. Unlike NPPeco, HANPP predicted values were higher in agricultural municipalities with low HNV values and intermediate to low values of IC/ha (Fig. 2a), which appeared to be the case of most municipalities (Fig. 1). As expected, municipalities with high IC/ha and low HNV had a higher level of HANPPharv (Fig. 2c). At high IC/ha level, increasing HNV values correlated with lower values of HANPPharv (up to 300 tC/yr). HANPPharv predicted values seemed to increase too for low levels of IC/ha and high levels of HNV (Fig. 2c).

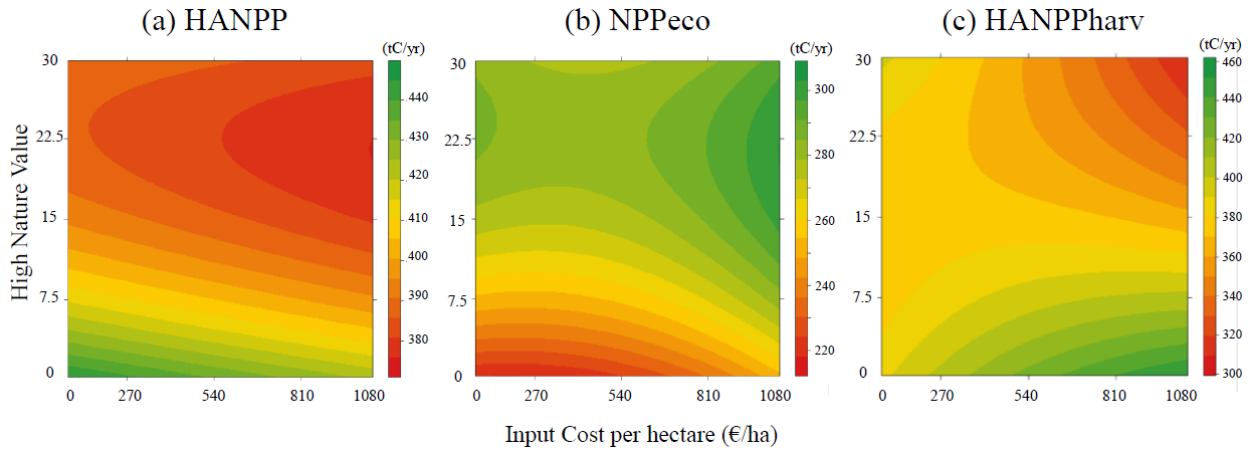


Figure 2: Predicted values of HANPP components according to Input Cost per ha (IC/ha, x-axis) and High Nature Value (HNV, y-axis) across French agricultural municipality. Red-yellow-green color gradient represents predicted values from model (LMM) of (a) HANPP, (b) NPPeco and (c) HANPPharv.

4. DISCUSSION

We aimed at testing the degree of redundancy between indices of the HANPP framework and HNV and IC/ha, two other indicators of LUI. In the following sections, we will discuss the links between each HANPP components, LUI (HNV and IC/ha), other landscape and climatic parameters. We will also highlight how all these indicators relate to the different facets of LUI.

4.1 Relationships among indicators of the HANPP framework

HANPP components appear to be strongly correlated with each other. The link is stronger between HANPP and NPPeco, the NPP remaining in the ecosystem after harvest, than between HANPP and HANPPharv, the amount of NPP harvested. This suggests that HANPP is firstly driven by the amount of NPP remaining: higher the appropriation (HANPP), lower the amount of NPP (NPPeco) and vice versa. This relationship was expected as HANPP calculation relies on NPPeco, i.e. HANPP results from the subtraction of NPPeco to NPP0, the amount of biomass that would be available in the absence of anthropic pressures. This stronger dependency to NPPeco might also rise from a long agricultural history: major land use changes (e.g. forest to farmland) occurred so long ago that HANPP in French landscapes respond more to the amount of energy available after harvest than energy lost by the few current changes in land use. This long agricultural history results to respond to the increase of demand for agricultural products, the successive French governments opted for mechanization

and increasing productivity in a given area (Ruttan, 2002; van Zanden, 1991) during the 20th century and the Common Agricultural Policy emergence.

4.2. Relationship between HANPP framework and facets of LUI

When confronting HANPP components to other LUI facets (i.e. HNV and IC/ha), we highlighted that HANPP components were more driven by the degree of naturalness (HNV) than inputs quantity (IC/ha), so more to the system properties; the third dimension of LUI (Erb et al., 2013). HANPP_{harv} exhibit a hump-shaped relationship with IC/ha. HANPP_{harv} is the most sensitive to covariation between IC/ha and HNV, surely due to its stronger dependency on farmland systems, contrary to NPP_{eco} which can be equally important as in other ecosystems (e.g. forests, urban parks). HANPP_{harv} indicator is directly linked to LUI and reflects intensification practices, inputs but also homogeneous large field size, resulting from the societal demand: it directly depends on intensification products. This first dimension of LUI, input intensity, IC/ha, seems to be link with the increase the quantity of outputs, HANPP_{harv}, the second dimension. But it is not the case for HANPP: the global appropriation of NPP was slightly higher at intermediate to low levels of inputs intensity (contrary for NPP_{eco}), suggesting that HANPP and NPP_{eco} respond to a same process: the artificial increase of biomass by input addition. NPP_{eco} and HANPP also respond to HNV: NPP_{eco} is maximized around 15-22.5 units of HNV while HANPP is at its minimum. Higher values of HNV are associated with landscapes integrating semi-natural elements, like hedges, but also a diversity of crops. That type of heterogeneous agricultural landscapes increases biodiversity, and is one strategy to improve productivity while limiting soil depletion (Carvalho et al., 2011; Davis et al., 2012) and fertilizer use. Natural elements (shrubs, trees, hedgerows) in agro-ecosystems are essential to support biodiversity (Pointereau et al., 2010) and, as the natural elements are not harvested, they most likely contribute to increase the level of NPP_{eco} in ecosystem, especially after the harvest season.

Overall, we observed that below an HNV value of circa. 15 and for a mean IC/ha value of circa. 540€/ha, NPP_{eco} values are low (high in the case of HANPP). This result is coherent with Andersen et al.(2003) and Pointereau et al. (2010) who found that the threshold value of HNV above which a landscape has high nature value, is 14.78. It follows that, in metropolitan France, the intensive agro-ecosystems are characterized by few natural elements ($HNV < 15$), at least an intermediate amount of inputs ($IC/ha \geq 540€/ha$) and HANPP values are up to ~400 tC/yr.

The most intensive agro-ecosystems (monoculture with high agricultural inputs) are essentially located in the in Northern France and the expanded Parisian basin (wide fields of cereal crops in Beauce and Champagne regions), or in Brittany (poultry, dairy cows, pig farming), explaining high HANPPharv quantity and low NPP remaining in these agricultural landscapes. In general, high inputs (in intensive croplands) are not compatible with a high degree of naturalness. However, we found that some specific French regions could combine intermediate to high levels of both IC/ha and HNV:

i) High levels of HNV and IC/ha in the Loire and Seine estuaries which are mainly composed of swamp and meadows for, pastures, grass mowing, cows grazing for milk and meat production (Perrot et al., 2013). High inputs may be essentially associated to veterinary products rather than fertilizers or pesticides, and a significant proportion of pasturelands, thus explaining high levels of NPPeco and low levels of HANPP and HANPPharv in these two regions.

ii) Intermediates levels of HNV and IC/ha corresponding to extensive production systems, with high heterogeneous cropping systems with middle size fields, hedgerows, pastures (crop-livestock farming systems), in Central France and Normandy. These mosaic landscapes are also favorable to NPPeco because extensive production provides the double benefit to allow high productivity but also a non-negligible quantity of available NPP remaining in the ecosystem after harvest. The remaining NPP will support biodiversity and, in particular, the species like pollinators and pests predators that are beneficial to agricultural systems in a virtuous circle. Some particularities remain, for example in the Bordeaux and Bourgogne regions and around Parisian basin with low level of natural elements (HNV) and low inputs (IC/ha). Vegetables gardening and vineyards are associated to an expected high level of NPPeco, but also a high-intermediate levels of HANPPharv, consistent with these productive lands, and an intermediate levels of HANPP, certainly due to the human transformation of land cover (translated by negative HANPP_{pluc} values). Indeed, crops diversity metric used to compute HNV indicator, do not need to be in vineyards, explaining low levels of HNV.

Finally, spatial patterns of HANPP components segregated a North-South gradient: stronger agricultural activities (i.e. wheat, maize) in the North, and less human appropriation and more NPP remaining in agricultural ecosystems (i.e. crop-livestock farming with pastures, vineyards, forestry) in the South (below the Loire river).

4.3. The predominant landscape effect

The correlation between HANPP components and HNV suggests that landscape composition (i.e. presence of natural elements) has a significant effect on HANPP framework. Considering that HANPP components depend on NPP, we could expect that climate might affect HANPP values through its effect on NPP (Melillo et al., 1993). In our study, climate seems to have a far weaker influence on HANPP components than landscape composition, with the exception of temperature for harvested NPP. The influence of landscape composition on HANPP components, in particular the proportion of farmlands and/or urban areas within agricultural municipalities, has already been demonstrated by Wrabka et al. (2004). The link between HANPP components and landscape composition is partly driven by the use of CORINE typology as an input dataset to map and downscale HANPP components. Indeed, two spatial units with the same CORINE class are more likely to have similar values of HANPP. To limit that bias, landscape parameters were included in our analyses, so we chose not to put forward the strong influence of land use composition to avoid a circular reasoning (see also Plutzer et al., 2015). Beyond, this methodological caveat, we cannot exclude that the competition for space between urbanized areas, (semi-)natural areas and agricultural lands influence the amount of energy available and strengthen the landscape effect, at least by constraining the surface available for primary producers (cultivated or natural).

However, downscaling the analysis at a finer scale to limit the landscape effect might reinforce the bias due to the use of CORINE. Yet, our findings suggest that landscape, climatic and LUI indicators better explain of the spatial variability of HANPP components at the municipality scale than at the 1km resolution, even if our results are similar between the two scales. In our study, the municipality scale corresponds to an intermediate spatial scale among the spatial resolution of intensity variables (IC/ha and HNV were available at the SAR scale while climatic and HANPP datasets were available at 1km). The municipality scale has also the advantage to be an operational spatial unit for landscape management and the implementation of environmental policies.

4.4. HANPP in a jungle of LUI indicators

While HNV relates to the impacts of landscape management of natural elements and biodiversity in agro-ecosystems and IC/ha to agricultural inputs, HANPP framework relates to ecosystem functioning and primary production, a major driver of biodiversity.

Intensity indicators are numerous but at a reduced extend in a specific context (e.g. at 25 agricultural landscapes, Billeter et al., 2008), or assessed with models and scenarios at larger scale (global to local) (Ruiz-Martinez et al., 2015). HANPP components have the advantage to be available at the global scale, permitting large scale analysis on two complementary trajectories: carbon material flows driven by to human consumption and the spatially-explicit agricultural intensity indicators on ecosystem and biodiversity (Haberl et al., 2005, 2004b).

HANPP components have already been compared with other existing indicators of human pressure, but essentially with socio-economical metabolism, i.e. ecological flows and stocks (Erb, 2012; Haberl et al., 2004a). Krausmann et al. (2009) addressed the interrelations between HANPP and economic growth and concluded that population density was the most powerful factor determining HANPP per unit area, linked by diets and societal consumption habits, but also by growing biomass trade (technological innovations). Haberl et al. (2004c) compared HANPP and the EF concept. Resource supply, waste absorption and human infrastructure are part of human demands and EF estimates how these demands are distributed across type of societies, contrary to HANPP which defined the spatial intensity of these demands. As previously mentioned, Wrбка et al. (2004) showed that, even in industrialized countries, spatial patterns of HANPP can be explained, to some extent, by landform indicators such as elevation, slope, terrain ruggedness, commonly used as landscape naturalness indicators. This finding suggests that natural preconditions are still setting limits to economically viable land use. Using the HANPP framework, we identified a North-South gradient of intensification: croplands (i.e. wheat, maize), and the South (below the Loire river) with less human appropriation and more NPP remaining in agricultural ecosystems (i.e. crop-livestock farming with pastures, vineyards, forestry). In these landscapes composed of mosaics of land uses and land covers, strongly intensive and harvested agricultural lands keep a significant degree of naturalness, thereby conciliating human food supply and biodiversity.

5. CONCLUSION

Our results showed that HANPP components, HNV and IC/ha are complementary with each other. Focusing on the impact of the practices and the landscape configuration for HNV and the inputs for IC/ha, the joint use of these indices makes it possible to address two complementary aspects of LUI. HANPP components address another aspect of LUI: energy in the system. NPPeco and, to a lesser extent, HANPP, seems more sensitive to the degree of

naturalness (HNV) than to inputs (IC/ha), whereas HANPP_{harv} variations seem more related to inputs but also to certain combinations of naturalness and inputs. Even though HANPP framework integrates both the impact of management practices on naturalness and inputs, these components do not replace HNV and IC / ha. French agro-ecosystems present a wide diversity from wooded pasturelands to intensive croplands. But, overall, French metropolitan landscapes are composed of mosaics of land uses and land covers, allowing, in some cases, strongly intensive and harvested agricultural lands to keep a significant degree of naturalness, and so to conciliate human food supply and biodiversity to some extent.

Acknowledgments

We would like to warmly thank Muriel Tichit and Felix Teillard for sharing IC/ha index data and Philippe Pointereau for sharing HNV index data. We warmly thank Helmut Haberl for these helpful advices. We acknowledge the availability of Worldclim dataset supported by “Feed the Future” to the “Geospatial and Farming Systems Consortium” of the Sustainable Intensification Innovation Lab.

Funding: This study was supported by a grant from Region Ile-de-France within the DIM-ASTREA program.

Conflict of Interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

References

- Aggemyr, E., Cousins, S.A.O., 2012. Landscape structure and land use history influence changes in island plant composition after 100 years. *J. Biogeogr.* 39, 1645–1656. doi:10.1111/j.1365-2699.2012.02733.x
- Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., Böhm, S., Grassein, F., Hölzel, N., Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Morris, E.K., Oelmann, Y., Prati, D., Renner, S.C., Rillig, M.C., Schaefer, M., Schlöter, M., Schmitt, B., Schöning, I., Schrumpf, M., Solly, E., Sorkau, E., Steckel, J., Steffen-Dewenter, I., Stempfhuber, B., Tschapka, M., Weiner, C.N., Weisser, W.W., Werner, M., Westphal, C., Wilcke, W., Fischer, M., 2015. Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecol. Lett.* 18, 834–843. doi:10.1111/ele.12469
- Andersen, E., Baldock, D., Bennett, H., Beaufoy, G., Bignal, E., Brouwer, F., Elbersen, B., Eiden, G., Godeschalk, F., Jones, G., McCracken, D., Nieuwenhuizen, W., van Eupen, M., Hennekens, S., Zervas, G., 2003. Developing a High Nature Value Farming area indicator.
- Aue, B., Diekötter, T., Gottschalk, T.K., Wolters, V., Hotes, S., 2014. How High Nature Value (HNV) farmland is related to bird diversity in agro-ecosystems – Towards a versatile tool for biodiversity monitoring and conservation planning. *Agric. Ecosyst. Environ.* 194, 58–64. doi:10.1016/j.agee.2014.04.012
- Billetter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., Van Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M., Edwards, P.J., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes : a pan-European study. *J. Appl. Ecol.* 45, 141–150. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01393.x
- Bivand, R., Piras, G., 2015. Comparing Implementations of Estimation Methods for Spatial Economics. *J. Stat. Softw.* 63, 1–36. doi:10.18637/jss.v063.i18
- Brown, J.H., 1981. Two decades of Homage to Santa Rosalia: Toward a general theory of diversity. *Am. Zool.* doi:10.2307/3882740
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., A.Wardle, D., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Corrigendum: Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 489, 326–326. doi:10.1038/nature11373
- Carvalho, L.G., Veldtman, R., Shenkute, A.G., Tesfay, G.B., Pirk, C.W.W., Donaldson, J.S., Nicolson, S.W., 2011. Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. *Ecol. Lett.* 14, 251–259. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01579.x
- Copernicus Global Land Service, 2017. Normalized Difference Vegetation Index [WWW Document]. URL <http://land.copernicus.eu/global/products/ndvi>
- Copernicus Land Monitoring Service, 2018. Corine Land Cover 2006, v.18.5.1 [WWW Document]. URL <https://land.copernicus.eu/pan-european/corine-land-cover/clc-2006?tab=download> (accessed 8.15.18).
- Davis, A.S., Hill, J.D., Chase, C.A., Johanns, A.M., Liebman, M., 2012. Increasing Cropping System Diversity Balances Productivity, Profitability and Environmental Health. *PLoS One* 7, e47149. doi:10.1371/journal.pone.0047149
- Dormann, C.F., Schweiger, O., Augenstein, I., Bailey, D., Billeter, R., de Blust, G., DeFilippi, R., Frenzel, M., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Liira, J., Maelfait, J.-P., Schmidt, T., Speelmans, M., van Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M., 2007. Effects of landscape structure and land-use intensity on similarity of plant and animal communities. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 774–787. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00344.x
- Doxa, A., Paracchini, M.L., Pointereau, P., Devictor, V., Jiguet, F., 2012. Preventing biotic homogenization of farmland bird communities: The role of High Nature Value farmland. *Agric. Ecosyst. Environ.* 148, 83–88. doi:10.1016/j.agee.2011.11.020
- Dross, C., Princé, K., Jiguet, F., Tichit, M., 2018. Contrasting bird communities along production gradients of crops and livestock in French farmlands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 253, 55–61. doi:10.1016/j.agee.2017.10.025
- Erb, K.-H., 2012. How a socio-ecological metabolism approach can help to advance our understanding of changes in land-use intensity. *Ecol. Econ.* 76–341, 8–14. doi:10.1016/j.ecolecon.2012.02.005
- Erb, K.-H., Haberl, H., DeFries, R., Ellis, E.C., Krausmann, F., Verburg, P.H., 2012. Pushing the Planetary Boundaries. *Science* (80-.). 338, 1419–1420. doi:10.1126/science.338.6113.1419-d
- Erb, K.-H., Haberl, H., Jepsen, M.R., Kuemmerle, T., Lindner, M., Müller, D., Verburg, P.H., Reenberg, A., 2013. A conceptual framework for analysing and measuring land-use intensity. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 5, 464–470. doi:10.1016/j.cosust.2013.07.010
- Erb, K.-H., Luyssaert, S., Meyfroidt, P., Pongratz, J., Don, A., Kloster, S., Kuemmerle, T., Fetzel, T., Fuchs, R., Herold, M., Haberl, H., Jones, C.D., Marin-Spiotta,

CHAPITRE III

- E., McCallum, I., Robertson, E., Seufert, V., Fritz, S., Valade, A., Wiltshire, A., Dolman, A.J., 2017. Land management: data availability and process understanding for global change studies. *Glob. Chang. Biol.* 23, 512–533. doi:10.1111/gcb.13443
- ESRI, 2014. ArcGIS Desktop: Release 10.3. Redlands, CA Environ. Syst. Res. Institute.
- Fick, S.E., Hijmans, R.J.R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37, 4302–4315. doi:10.1002/joc.5086
- Foley, J. a., Ramankutty, N., Brauman, K. a., Cassidy, E.S., Gerber, J.S., Johnston, M., Mueller, N.D., O'Connell, C., Ray, D.K., West, P.C., Balzer, C., Bennett, E.M., Carpenter, S.R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert, S., Tilman, D., Zaks, D.P.M., O'Connell, C., Ray, D.K., West, P.C., Balzer, C., Bennett, E.M., Carpenter, S.R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert, S., Tilman, D., Zaks, D.P.M., 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478, 337–342. doi:10.1038/nature10452
- Foley, J.A., Defries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global consequences of land use. *Science* 309, 570–4. doi:10.1126/science.1111772
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tschamntke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L.W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J.J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P.W., Inchausti, P., 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic Appl. Ecol.* 11, 97–105. doi:10.1016/J.BAAE.2009.12.001
- German, R.N., Thompson, C.E., Benton, T.G., 2017. Relationships among multiple aspects of agriculture's environmental impact and productivity: a meta-analysis to guide sustainable agriculture. *Biol. Rev.* 92, 716–738. doi:10.1111/brv.12251
- Gossner, M.M., Lewinsohn, T.M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., Birkhofer, K., Renner, S.C., Sikorski, J., Wubet, T., Arndt, H., Baumgartner, V., Blaser, S., Blüthgen, N., Börschig, C., Buscot, F., Diekötter, T., Jorge, L.R., Jung, K., Keyel, A.C., Klein, A.-M., Klemmer, S., Krauss, J., Lange, M., Müller, J., Overmann, J., Pašalić, E., Penone, C., Perović, D.J., Purschke, O., Schall, P., Socher, S.A., Sonnemann, I., Tschapka, M., Tschamntke, T., Türke, M., Venter, P.C., Weiner, C.N., Werner, M., Wolters, V., Wurst, S., Westphal, C., Fischer, M., Weisser, W.W., Allan, E., 2016. Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature* 540, 266–269. doi:10.1038/nature20575
- Haberl, H., 2015. Competition for land: A sociometabolic perspective. *Ecol. Econ.* 119, 424–431. doi:10.1016/J.ECOLECON.2014.10.002
- Haberl, H., Erb, K.-H., Krausmann, F., 2014. Human Appropriation of Net Primary Production: Patterns, Trends, and Planetary Boundaries. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 39, 363–391. doi:10.1146/annurev-environ-121912-094620
- Haberl, H., Erb, K.-H., Krausmann, F., Loibl, W., Schulz, N., Weisz, H., 2001. Changes in ecosystem processes induced by land use: Human appropriation of aboveground NPP and its influence on standing crop in Austria. *Global Biogeochem. Cycles* 15, 929–942. doi:10.1029/2000GB001280
- Haberl, H., Erb, K.H., Krausmann, F., Gaube, V., Bondeau, A., Plutzer, C., Gingrich, S., Lucht, W., Fischer-Kowalski, M., 2007. Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in earth's terrestrial ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 12942–12947. doi:10.1073/pnas.0704243104
- Haberl, H., Fischer-Kowalski, M., Krausmann, F., Weisz, H., Winiwarter, V., 2004a. Progress towards sustainability? What the conceptual framework of material and energy flow accounting (MEFA) can offer. *Land use policy* 21, 199–213. doi:10.1016/j.landusepol.2003.10.013
- Haberl, H., Plutzer, C., Erb, K.-H., Gaube, V., Pollheimer, M., Schulz, N.B., 2005. Human appropriation of net primary production as determinant of avifauna diversity in Austria. *Agric. Ecosyst. Environ.* 110, 119–131. doi:10.1016/j.agee.2005.03.009
- Haberl, H., Schulz, N.B., Plutzer, C., Erb, K.H., Krausmann, F., Loibl, W., Moser, D., Sauberer, N., Weisz, H., Zechmeister, H.G., Zülka, P., 2004b. Human appropriation of net primary production and species diversity in agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 102, 213–218. doi:10.1016/j.agee.2003.07.004
- Haberl, H., Wackernagel, M., Krausmann, F., Erb, K.H., Monfreda, C., 2004c. Ecological footprints and human appropriation of net primary production: A comparison. *Land use policy* 21, 279–288. doi:10.1016/j.landusepol.2003.10.008
- Hawkins, B.A., Porter, E.E., FelizolaDiniz-Filho, J.A., 2003. Productivity and History As Predictors of the Latitudinal Diversity Gradient of Terrestrial Birds. *Ecology* 84, 1608–1623. doi:10.1890/0012-9658(2003)084[1608:PAHAPO]2.0.CO;2
- Hertwich, E.G., Peters, G.P., 2009. Carbon Footprint of Nations: A Global, Trade-Linked Analysis. *Environ. Sci. Technol.* 43, 6414–6420. doi:10.1021/es803496a
- Herzog, F., Steiner, B., Bailey, D., Baudry, J., Billeter, R., Bukáček, R., De Blust, G., De Cock, R., Dirksen, J., Dormann, C.F.F., De Filippi, R., Frossard, E., Liira, J., Schmidt, T., Stöckli, R., Thenail, C., Van Wingerden, W., Bugter, R., 2006. Assessing the intensity of

CHAPITRE III

- temperate European agriculture at the landscape scale 24, 165–181. doi:10.1016/j.jea.2005.07.006
- Imhoff, M., Bounoua, L., Ricketts, T., Loucks, C., Harriss, R., Lawrence, W.T., 2004. Global patterns in human consumption of net primary production. *Nature* 429, 870–873. doi:10.1038/nature02685.Published
- Kehoe, L., Kuemmerle, T., Meyer, C., Levers, C., Václavík, T., Kreft, H., 2015. Global patterns of agricultural land-use intensity and vertebrate diversity. *Divers. Distrib.* 21, n/a-n/a. doi:10.1111/ddi.12359
- Kleijn, D., Kohler, F., Báldi, A., Batáry, P., Concepción, E., D., Clough, Y., Díaz, M., Gabriel, D., Holzschuh, A., Knop, E., Kovács, A., Marshall, E.J., J.P., Tschamntke, T., Verhulst, J., 2009. On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proc. Biol. Sci.* 276, 903–9. doi:10.1098/rspb.2008.1509
- Krausmann, F., 2001. Land use and industrial modernization: an empirical analysis of human influence on the functioning of ecosystems in Austria 1830–1995. *Land use policy* 18, 17–26. doi:10.1016/S0264-8377(00)00042-9
- Krausmann, F., Haberl, H., Erb, K.-H., Wiesinger, M., Gaube, V., Gingrich, S., 2009. What determines geographical patterns of the global human appropriation of net primary production? *J. Land Use Sci.* 4, 15–33. doi:10.1080/17474230802645568
- Kuemmerle, T., Erb, K., Meyfroidt, P., Müller, D., Verburg, P.H., Estel, S., Haberl, H., Hostert, P., Jepsen, M.R., Kastner, T., Levers, C., Lindner, M., Plutzer, C., Verkerk, P.J., van der Zanden, E.H., Reenberg, A., 2013. Challenges and opportunities in mapping land use intensity globally. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 5, 484–493. doi:10.1016/j.cosust.2013.06.002
- Lambin, E., Rounsevell, M.D., Geist, H., 2000. Are agricultural land-use models able to predict changes in land-use intensity? *Agric. Ecosyst. Environ.* 82, 321–331. doi:10.1016/S0167-8809(00)00235-8
- Marull, J., Tello, E., Bagaria, G., Font, X., Cattaneo, C., Pino, J., 2018. Exploring the links between social metabolism and biodiversity distribution across landscape gradients: A regional-scale contribution to the land-sharing versus land-sparing debate. *Sci. Total Environ.* 619–620, 1272–1285. doi:10.1016/j.scitotenv.2017.11.196
- Meadows, D., Randers, J., Meadows, D., 2004. Limits to growth : the 30-year update. Chelsea Green Publishing Company.
- Meadows, D.H., Meadows, D.L., Randers, J., 1992. Beyond the limits: global collapse or a sustainable future. *Beyond limits Glob. collapse or a Sustain. Futur.*
- Melillo, J.M., McGuire, A.D., Kicklighter, D.W., Moore, B., Vorosmarty, C.J., Schloss, A.L., 1993. Global climate change and terrestrial net primary production 363, 234–240. doi:10.1038/363234a0
- Mouchet, M., Levers, C., Zupan, L., Kuemmerle, T., Plutzer, C., Erb, K., Lavorel, S., Thuiller, W., Haberl, H., 2015. Testing the Effectiveness of Environmental Variables to Explain European Terrestrial Vertebrate Species Richness across Biogeographical Scales. *PLoS One* 10, e0131924. doi:10.1371/journal.pone.0131924
- Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* 4, 133–142. doi:10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x
- Niedertscheider, M., Kastner, T., Fetzel, T., Haberl, H., Kroisleitner, C., Plutzer, C., Erb, K.-H., 2016. Mapping and analysing cropland use intensity from a NPP perspective. *Environ. Res. Lett.* 11, 014008. doi:10.1088/1748-9326/11/1/014008
- Paracchini, M.L., Petersen, J.-E., Hoogeveen, Y., Bamps, C., Burfield, I., Van Swaay, C., 2008. High Nature Value Farmland in Europe. An estimate of the distribution patterns on the basis of land cover and biodiversity data.
- Perović, D., Gámez-Virués, S., Börschig, C., Klein, A.-M., Krauss, J., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Erasmí, S., Tschamntke, T., Westphal, C., 2015. Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. *J. Appl. Ecol.* 28. doi:10.1111/1365-2664.12394
- Perrot, C., Barbin, G., Bossis, N., Champion, F., Morhain, B., Morin, E., 2013. L'élevage d'herbivores au recensement agricole 2010. *Le Doss. Econ. l'Elevage* 440–441.
- Plutzer, C., Kroisleitner, C., Haberl, H., Fetzel, T., Bulgheroni, C., Beringer, T., Hostert, P., Kastner, T., Kuemmerle, T., Lauk, C., Levers, C., Lindner, M., Moser, D., Müller, D., Niedertscheider, M., Paracchini, M.L., Schaphoff, S., Verburg, P.H., Verkerk, P.J., Erb, K.-H., 2015. Changes in the spatial patterns of human appropriation of net primary production (HANPP) in Europe 1990–2006. *Reg. Environ. Chang.* 16, 1225–1238. doi:10.1007/s10113-015-0820-3
- Pointereau, P., Doxa, A., Coulon, F., Jiguet, F., Paracchini, M.L., 2010. Analysis of spatial and temporal variations of High Nature Value farmland and links with changes in bird populations: a study on France, European Commission.
- Pointereau, P., Paracchini, M.L., Terres, J.-M., Jiguet, F., Bas, Y., Biala, K., 2007. Identification of High Nature Value farmland in France through statistical information and farm practice surveys. *Off. Off. Publ. Eur. Communities. Luxemb.* 22786–2007.
- R Core Team, 2017. R: A language and environment for statistical computing. *R Found. Stat. Comput.*

CHAPITRE III

- Ruiz-Martinez, I., Marraccini, E., Debolini, M., Bonari, E., 2015. Indicators of agricultural intensity and intensification: a review of the literature. *Ital. J. Agron.* 10, 74. doi:10.4081/ija.2015.656
- Running, S.W., 2012. Ecology. A measurable planetary boundary for the biosphere. *Science* 337, 1458–9. doi:10.1126/science.1227620
- Ruttan, V.W., 2002. Productivity Growth in World Agriculture: Sources and Constraints. *J. Econ. Perspect.* 16, 161–184. doi:10.1257/089533002320951028
- Strohbach, M.W., Kohler, M.L., Dauber, J., Klimek, S., 2015. High Nature Value farming: From indication to conservation. *Ecol. Indic.* 57, 557–563. doi:10.1016/j.ecolind.2015.05.021
- Teillard, F., Allaire, G., Cahuzac, E., Léger, F., Maigné, E., Tichit, M., 2012. A novel method for mapping agricultural intensity reveals its spatial aggregation: Implications for conservation policies. *Agric. Ecosyst. Environ.* 149, 135–143. doi:10.1016/j.agee.2011.12.018
- Teillard, F., Doyen, L., Dross, C., Jiguet, F., Tichit, M., 2016. Optimal allocations of agricultural intensity reveal win-no loss solutions for food production and biodiversity. *Reg. Environ. Chang.* 1–12. doi:10.1007/s10113-016-0947-x
- Teillard, F., Jiguet, F., Tichit, M., 2015. The Response of Farmland Bird Communities to Agricultural Intensity as Influenced by Its Spatial Aggregation. *PLoS One* 10, e0119674. doi:10.1371/journal.pone.0119674
- The World Bank Group, 2018. Data: Agricultural land (% of land area) [WWW Document]. URL <https://data.worldbank.org/indicator/AG.LND.AGRIZ.S?locations=FR> (accessed 8.14.18).
- Tilman, D., Clark, M., 2014. Global diets link environmental sustainability and human health. *Nature* 515, 518–522. doi:10.1038/nature13959
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 87, 661–85. doi:10.1111/j.1469-185X.2011.00216.x
- van Zanden, J.L., 1991. The first green revolution: the growth of production and productivity in European agriculture, 1870-1914. *Econ. Hist. Rev.* 44, 215–239. doi:10.1111/j.1468-0289.1991.tb01840.x
- Wrbka, T., Erb, K.-H.H., Schulz, N.B., Peterseil, J., Hahn, C., Haberl, H., 2004. Linking pattern and process in cultural landscapes. An empirical study based on spatially explicit indicators. *Land use policy* 21, 289–306. doi:10.1016/j.landusepol.2003.10.012

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Table A1: Summarized distributions of values of the variables used in this study. HANPP, HANPPharv and NPPeco are part of the HANPP framework. Intensity is decomposed into a pure intensity part (IC/ha, HNV), landscape composition part (landscape proportion and heterogeneity) and geo-climatic part (prec, temp, alt). All statistics were given in 1km resolution and municipality resolution.

Variable	Abb.	Unit	1km resolution				Municipality			
			mean	sd	min	max	mean	sd	min	max
Human Appropriation of Net Primary Productivity	HANPP	tC/yr	411.25	117.39	-494.05	733.51	396.80	91.33	-63.25	655.06
Harvested NPP	HANPPharv	tC/yr	384.82	227.66	0	9123.65	375.76	195.24	18.40	4445.49
Remaining NPP	NPPeco	tC/yr	253.31	125.67	5.55	1150.22	265.28	100.17	27.79	728.12
Input Cost per hectare	IC/ha	€/ha	476.37	195.21	1.41	1080	490	190.41	1.41	1080
High Nature Value	HNV	-	11.1	5.18	0	30	10.18	4.91	0	30
Urban proportion	Urb_pc	%	0.03	0.08	0	0.49	0.04	0.07	0	0.49
Farmland proportion	Agri_pc	%	0.86	0.16	0.26	1	0.78	0.15	0.26	1
Semi-natural elements proportion	Semi_pc	%	0.10	0.14	0	0.5	0.15	0.14	0	0.5
Diversity of land use (Shannon index)	SHDI	-	0.30	0.30	0	1.57	0.52	0.27	0	1.55
Sum of annual Precipitation	prec	mm	833.37	167.62	528.73	1949.54	830.63	161.03	495.46	1806.98
Mean annual Temperature	temp	10*°C	113.95	11.94	32.83	149.33	113.94	12.91	62.34	169.49
Mean elevation above sea level	alt	m	213.27	190.01	-2.75	1822.78	203.51	169.35	-2.00	1560.60

CHAPITRE III

Table A2: Pearson's correlation coefficient among HANPP components and explanatory variables: intensity indicators, landscape and climatic parameters. Abbreviation: Human appropriation of Net Primary Production (*HANPP*); harvested NPP (*HANPPharv*); available NPP after harvests (*NPPeco*); High Nature Value (*HNV*); Inputs Costs per Ha (*IC/ha*); sum of precipitation (*Prec*); mean temperature (*Temp*), altitude (*Alt*); urban (*Urb_pc*), farmland (*Agri_pc*), forest and seminatural (*Semi_pc*) proportions; landscape diversity (*SHDI*), and municipality area (*Munip_area*). Correlation coefficients $> |0.6|$ are in bold.

Municipalities (n = 25 758)												
	HANPP	NPPeco	HANPPharv	HNV	IC/ha	Urb_pc	Agri_pc	Semi_pc	SHDI	Prec	Temp	Alt
NPPeco	-0.92****											
HANPPharv	0.60****	-0.62****										
HNV	-0.52****	0.58****	-0.42****									
IC/ha	0.28****	-0.24****	0.35****	-0.28****								
Urb_pc	0.13****	-0.14****	0.05****	-0.08****	0.14****							
Agri_pc	0.54****	-0.52****	0.40****	-0.27****	0.23****	-0.37****						
Semi_pc	-0.62****	0.62****	-0.44****	0.32****	-0.32****	-0.13****	-0.86****					
SHDI	-0.47****	0.45****	-0.36****	0.21****	-0.17****	0.46****	-0.93****	0.71****				
Prec	-0.37****	0.56****	-0.36****	0.43****	-0.17****	-0.12****	-0.25****	0.34****	0.17****			
Temp	-0.05****	0.05****	-0.22****	-0.06****	0.15****	0.00	0.09****	-0.11****	-0.06****	-0.07****		
Alt	-0.40****	0.46****	-0.42****	0.39****	-0.46****	-0.15****	-0.30****	0.41****	0.21****	0.57****	-0.39****	
Munip_area	-0.09****	0.07****	-0.13****	0.12****	-0.07****	-0.08****	-0.04****	0.08****	0.07****	0.00	0.13****	0.03****
1km resolution (n = 321 143)												
NPPeco	-0.95****											
HANPPharv	0.53****	-0.54****										
HNV	-0.41****	0.48****	-0.36****									
IC/ha	0.18****	-0.16****	0.28****	-0.33****								
Urb_pc	0.07****	-0.06****	-0.01****	-0.02****	0.06****							
Agri_pc	0.47****	-0.47****	0.33****	-0.23****	0.13****	-0.41****						
Semi_pc	-0.52****	0.52****	-0.33****	0.26****	-0.19****	-0.13****	-0.83****					
SHDI	-0.45****	0.45****	-0.32****	0.22****	-0.13****	0.45****	-0.96****	0.75****				
Prec	-0.24****	0.40****	-0.25****	0.44****	-0.19****	-0.05****	-0.19****	0.24****	0.18****			
Temp	0.01**	-0.03****	-0.10****	-0.14****	0.20****	0.00	0.05****	-0.07****	-0.05****	-0.17****		
Alt	-0.29****	0.35****	-0.34****	0.45****	-0.46****	-0.07****	-0.20****	0.27****	0.19****	0.54****	-0.54****	

CHAPITRE III

Table A3: Response of the HANPP framework to land use intensity, landscape component and climate effects (LMM model) at 1km resolution.

Land use intensity is represented by High Nature Value (HNV) and Input Cost per hectare (IC/ha). Landscape components were represented by proportion of urban land (Urb_pc) and farmland (Agri_pc) and finally, precip, temp and alt represent sum of precipitation, mean temperature and altitude, respectively. pond_spatiale was implemented as spatial autocorrelation variable, tested by Moran I statistic. All explanatory variables were scaled to compare estimates. Significant values are in bold, confidence intervals into brackets. R²m and R²c correspond respectively to marginal (fixed effects) and conditional (fixed + random effects), expressed as a percentage.

	HANPP	NPPeco	HANPPharv
HNV	-0,58 [-1,25; 0,08]	1,08* [0,40; 1,75]	2,96* [1,76; 4,16]
(HNV) ²	3,12* [2,50; 3,73]	-3,09* [-3,70; -2,47]	2,06* [0,90; 3,21]
IC/ha	-0,53 [-1,48; 0,42]	0,65 [-0,30; 1,61]	-1,78* [-3,27; -0,28]
(IC/ha) ²	-0,12 [-0,59; 0,35]	0,22 [-0,25; 0,69]	-0,52 [-1,28; 0,23]
HNV x IC/ha	0,76* [0,13; 1,38]	-0,83* [-1,45; -0,20]	-1,15 [-2,29; 0,00]
Urb_pc	39,43* [38,31; 40,55]	-39,38* [-40,50; -38,26]	20,37* [18,11; 22,64]
(Urb_pc) ²	6,99* [6,29; 7,69]	-7,06* [-7,75; -6,36]	-0,99 [-2,41; 0,43]
Agri_pc	106,66* [104,69; 108,63]	-106,92* [-108,89; -104,95]	84,22* [80,21; 88,22]
(Agri_pc) ²	12,01* [10,21; 13,81]	-12,02* [-13,82; -10,22]	25,34* [21,69; 28,99]
Precip	7,51* [6,50; 8,52]	-7,10* [-8,11; -6,08]	8,57* [6,85; 10,29]
(Precip) ²	-1,48 [-1,94; -1,01]	1,33* [0,86; 1,80]	-1,65* [-2,49; -0,80]
Temp	-1,86 [-4,75; 1,02]	1,11 [-1,79; 4,02]	8,97* [4,77; 13,17]
(Temp) ²	16,19* [13,94; 18,44]	-15,20* [-17,44; -12,95]	12,41* [8,63; 16,19]
Alt	16,81* [13,70; 19,91]	-15,25* [-18,40; -12,10]	28,32* [23,75; 32,89]
(Alt) ²	-16,02* [-18,08; -13,95]	16,62* [14,55; 18,69]	-13,8850* [-17,34; -10,42]
pond_spatiale	0,94* [0,93; 0,95]	0,93* [0,93; 0,94]	1,05* [1,04; 1,05]
R ² m	58	63	54
R ² c	60	65	54
MoranI stat.	18,13***	18,45***	-10,41

* 0 outside the confidence interval

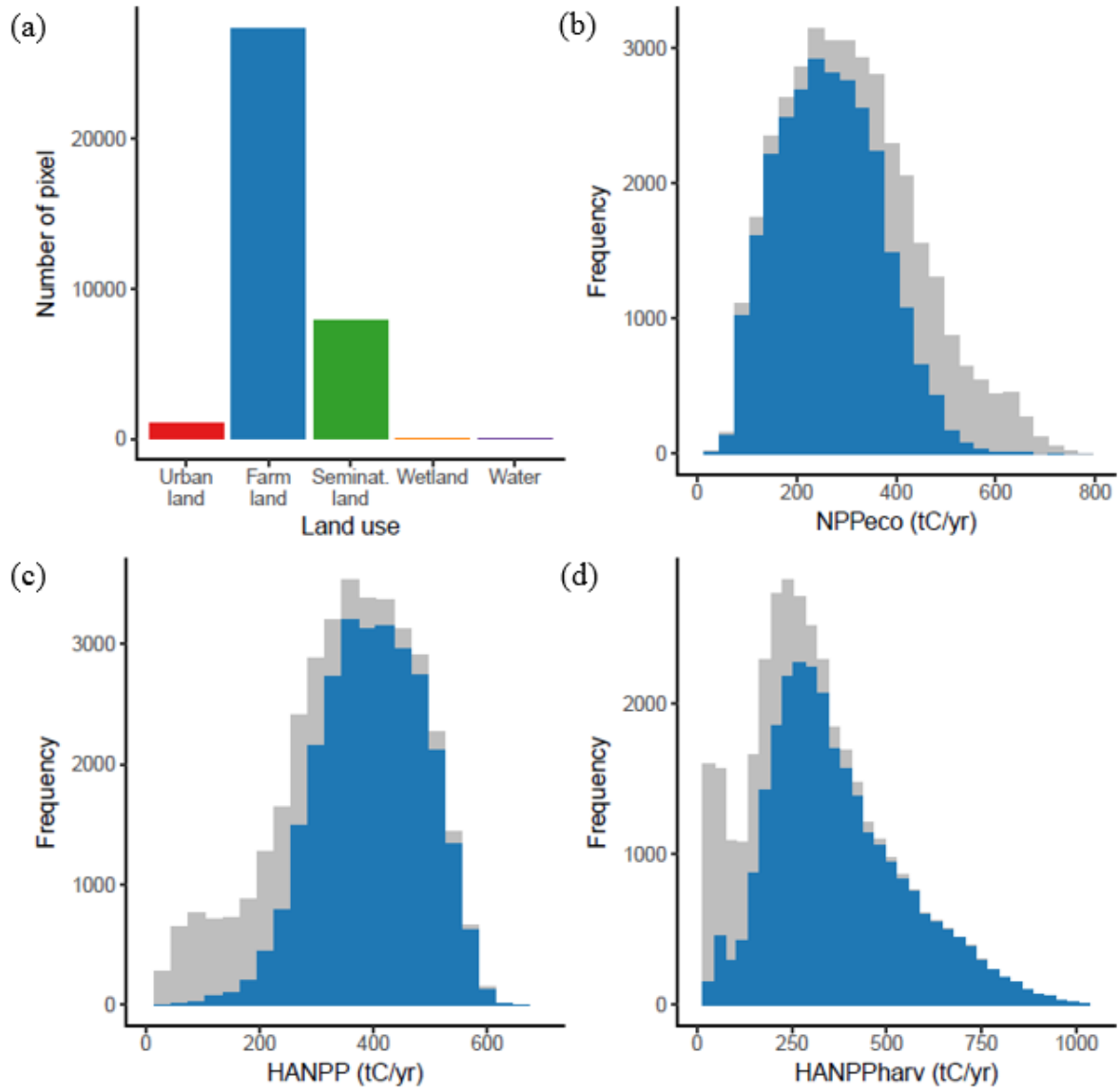


Figure A1: Frequency of land use types (a) and distributions of values of NPPeco (b), HANPP (c) and HANPPharv (d) across French agricultural municipalities.

Grey indicates HANPP component values in all municipalities and blue depicts values of agricultural municipalities.

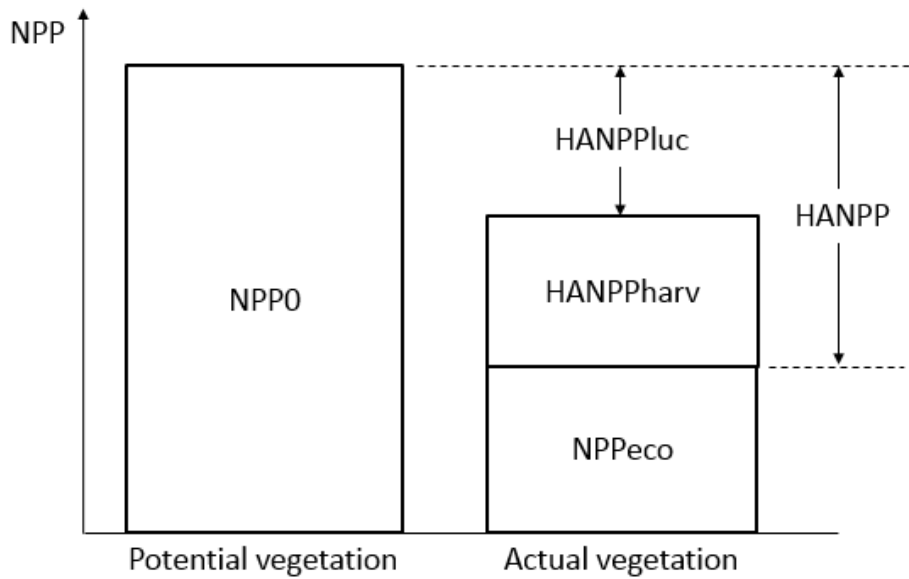


Figure A2: Presentation of the HANPP framework and its components.

HANPP can be defined as the difference between the NPP of the potential natural vegetation (NPP0) and the NPP remaining in ecosystems after harvest (NPPeco). It also measures the combined effect of land use-induced changes in NPP (HANPPluc) and NPP extracted from ecosystems by biomass harvest for socio-economic use (HANPPharv). Figure adapted from Erb et al. (2009) with the updated typology of Plutzar et al. (2015).

References:

- Erb, K.-H., Krausmann, F., Gaube, V., Gingrich, S., Bondeau, A., Fischer-Kowalski, M., Haberl, H., 2009. Analyzing the global human appropriation of net primary production — processes, trajectories, implications. An introduction. *Ecol. Econ.* 69, 250–259.
- Plutzar, C., Kroisleitner, C., Haberl, H., Fetzel, T., Bulgheroni, C., Beringer, T., Hostert, P., Kastner, T., Kuemmerle, T., Lauk, C., Levers, C., Lindner, M., Moser, D., Müller, D., Niedertscheider, M., Paracchini, M.L., Schaphoff, S., Verburg, P.H., Verkerk, P.J., Erb, K.-H., 2015. Changes in the spatial patterns of human appropriation of net primary production (HANPP) in Europe 1990–2006. *Reg. Environ. Chang.* 16, 1225–1238.

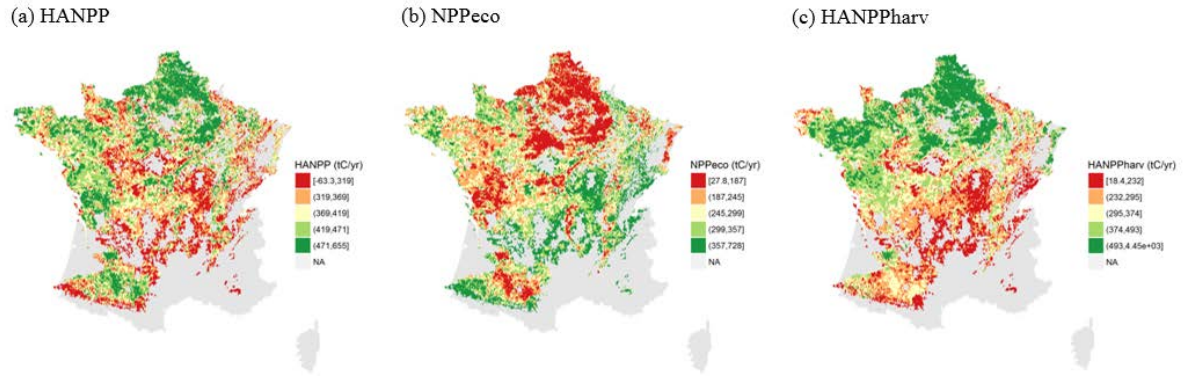


Figure A3: Variability of HANPP components across French agricultural municipalities with (a) HANPP, (b) NPPeco and (c) HANPPharv, expressed in tons of carbon per year. Gradient color from red (low values) to green (high values). NA (grey) depicts areas where agricultural lands cover less than 50% of the municipality.

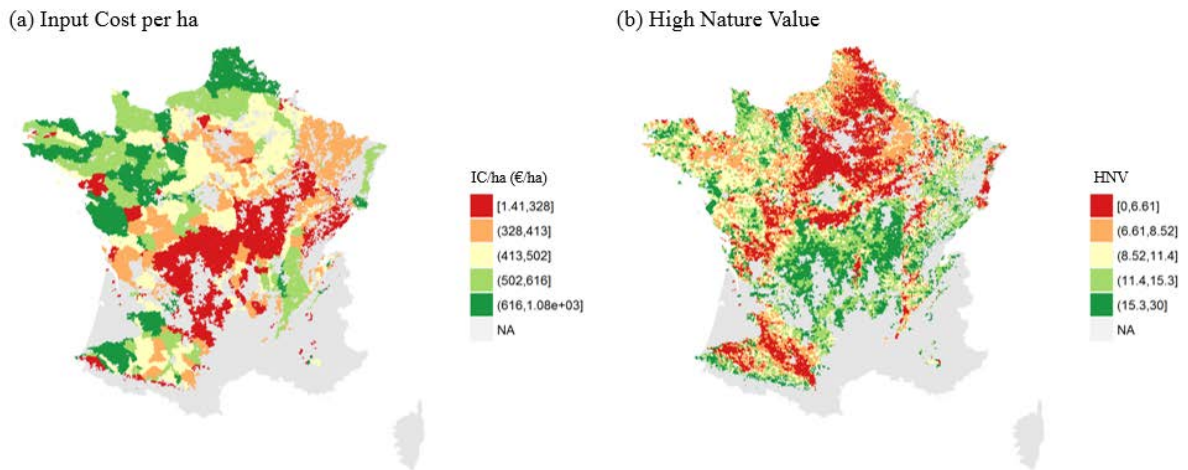


Figure A4: Variability of intensity indicators in French agricultural municipalities with (a) Input Cost par hectares and (b) High Nature Value indices.

Raw values of IC/ha were released at Small Agricultural Region spatial scale. Gradient color from red (low values) to green (high values). NA (grey) depicts areas where agricultural lands cover less than 50% of the municipality.

CHAPITRE III

IV. DIVERSITE EN CHIROPTERES ET QUANTITE D'ENERGIE DISPONIBLE SELON LE TYPE DE MILIEU

DIVERSITE EN CHIROPTERES ET QUANTITE D'ENERGIE DISPONIBLE SELON LE TYPE DE MILIEU

A. CONTEXTE

Dans le chapitre III, j'ai pu clarifier la complémentarité entre HANPP et ses composantes et d'autres indicateurs d'intensité d'usage des sols. En plus d'une vision intégratrice de l'intensification, le lien des indicateurs HANPP (Haberl et al., 2007) à la **productivité primaire nette** (NPP) facilite le test de la relation entre biodiversité et énergie.

En effet, la NPP est une source d'énergie utilisable par l'ensemble de la biodiversité, influençant notamment la structuration trophique des communautés. Introduite par George E. Hutchinson en 1959, puis repris par David H. Wright en 1983, la théorie « **espèce-énergie** » (SER), également appelée « **diversité-productivité** », postule qu'une plus grande productivité primaire nette permet de supporter de plus grandes tailles de populations (« *more individuals hypothesis* », MIH, Srivastava & Lawton, 1998). En retour, le nombre d'individus limite le nombre d'espèces ayant des populations viables dans le milieu. Depuis 1983, cette théorie a été testée à de nombreuses reprises mais reste débattue (Storch et al., 2018). Les divergences viennent de plusieurs facteurs : (1) la forme de la relation qui peut être positive linéaire ou en cloche, voire une absence de relation significative ; (2) le type d'énergie disponible, solaire ou productive ; (3) le type de taxon étudié ; et enfin (4) l'échelle et la résolution auxquelles la relation est étudiée (Cusens et al., 2012; Storch et al., 2018).

Energie productive suite à la transformation en biomasse, la quantification de la NPP peut s'avérer difficile selon l'échelle et la résolution d'étude voulue. C'est ainsi que de nombreuses études ont utilisé comme variable d'intérêt le NDVI (Indice normalisé de végétation), la température ou la ressource alimentaire directe (cf. synthèse de Storch et al., 2018). L'appropriation humaine de l'énergie (HANPP) permet ainsi de quantifier la NPP à l'échelle nationale et à fine résolution tout en prenant en compte les conséquences de l'intensité d'usage des sols. Ainsi, pour un niveau de NPP réelle donnée (estimée par NPPact), une intensification des usages des sols résulte d'une appropriation humaine plus grande de la NPP (estimée par HANPP) engendrant une quantité de NPP restante (estimée par NPPeco) moindre pour la biodiversité, que ce soit en matière de ressources alimentaires ou d'habitats. Cette fraction de NPP restant après appropriation (NPPeco) définit la quantité d'énergie disponible dans le milieu pour soutenir la biodiversité.

Cette SER a été testée pour plusieurs taxons, principalement les oiseaux, les reptiles, les amphibiens et les plantes (Storch et al., 2018), mais très peu d'études se sont focalisées sur les mammifères (mais :Owen, 1988; Rosenzweig, 1992). Les chiroptères sont donc un modèle d'étude particulièrement pertinent. Etant endothermes et ayant un vol battu, ils ont des besoins énergétiques importants. Espèces exclusivement insectivores en France métropolitaine, elles se partagent la même énergie disponible et sont donc en compétition pour la ressource pour maintenir des populations viables, en accord avec la MIH. De plus, leur place élevée dans le réseau trophique peut rendre ces espèces indicatrices des perturbations qui affectent les niveaux inférieurs. Par exemple, la diminution des arthropodes en quantité, qualité et diversité, en raison d'une ressource insuffisante, peut diminuer en retour l'abondance des chiroptères et impacter leur masse (des espèces plus petites recherchant des proies plus petites). Enfin l'enregistrement acoustique passif se base sur leur activité de chasse, reflétant directement la quantité en ressource alimentaire du milieu et justifiant l'emploi de ce groupe.

B. OBJECTIFS

Ce chapitre vise à explorer les relations « abondance-énergie » et « espèce-énergie », en s'appuyant sur l'activité de chasse des chiroptères selon la quantité de NPP restante disponible pour différents types de milieux agricoles, forestiers et urbains. Dans un premier temps, j'ai testé si la **quantité croissante de NPP disponible**, dont la variabilité dépend du milieu (agricole, urbain, forestier), **augmente** non seulement **l'abondance des espèces** de chiroptères en chasse, mais également **l'abondance globale, la richesse et la masse moyenne des communautés**. Dans un second temps, j'ai regardé, pour une abondance donnée, si la richesse et la masse moyenne présentaient des relations plus fortes avec l'augmentation du niveau d'énergie disponible à travers l'étude des relations richesse-abondance et masse moyenne-abondance.

B.1. DONNEES

Les analyses réalisées au sein de ce chapitre ont été basées sur les données issues du programme de sciences participative Vigie-Chiro. Ce protocole, détaillé dans le chapitre II, section C.2, permet d'obtenir une estimation de l'abondance des espèces à travers l'activité de chasse ; chaque site d'échantillonnage étant assimilé à une communauté en chiroptères. L'analyse des relations entre populations et communautés de chiroptères et énergie disponible s'est faite à deux échelles spatiales : au niveau local du relevé, et paysager au sein d'un rayon de 1km du centre du relevé. Une analyse préliminaire (chapitre II, section B.1) a mis en

CHAPITRE IV

évidence la faible différence d'NPPEco entre trois pas de temps (1990, 2000, 2006), permettant de supposer la faible variation temporelle de cette énergie et d'ainsi utiliser la NPPEco de 2006 pour étudier la variation de données biologiques plus récentes avec un certain degré de confiance ; le programme Point Fixe de suivi des chiroptères utilisé, ayant débuté en 2014. Les relevés des étés 2015 à 2017 ont été utilisés, correspondant à un pic d'activité des chiroptères. Pour les sites ayant été enregistrés au cours de plusieurs années ou plusieurs nuits la même année, seules les données du premier enregistrement ont été considérées en raison de la structuration temporelle du jeu de données étudié, caractérisé par encore relativement peu de répliques temporels et le choix d'étudier spatialement l'effet de l'intensité sur les chiroptères. Au total, cela représente un jeu de données de **1372 communautés** réparties dans toute la France (Figure IV-1), pour un total de **10 taxons** (espèces ou groupes d'espèces quand l'identification spécifique ne fait pas consensus).

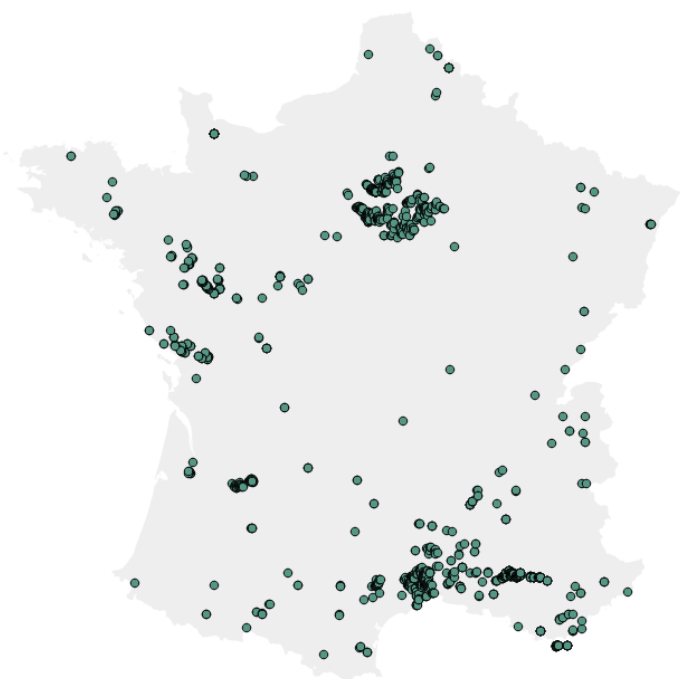


Figure IV-1 : Distribution spatiale des 1372 Points Fixes Vigie-Chiro suivis entre 2015 à 2017.

Ces données d'abondances populationnelles ont également permis de calculer **l'abondance totale** par site, la **richesse totale**, ainsi que la **masse moyenne** des espèces de chaque communauté (cf. chapitre II, section D.2.2.1).

La variabilité de ces paramètres biologiques sont étudiés le long d'un **gradient d'énergie disponible** (NPPEco), établi à une résolution d'1km² (Plutzer et al., 2015). Les analyses ont été effectuées dans différents milieux – agricoles (n=399 sites), urbains (n=234 sites), forestiers (n=199 sites) – déterminés à partir de la base de données d'occupation des sols du

CESBIO, établis pour l'année 2016 à une résolution de 10m (<http://www.cesbio.upstlse.fr/multitemp/?p=11778>). A l'échelle locale, le milieu est déterminé par l'occupation de sol locale, tandis qu'à l'échelle paysagère, le milieu est déterminé par la plus grande proportion d'occupation de sols dans le buffer de 1km. Les analyses ont été contrôlées en prenant en compte la distance à l'eau (<http://professionnels.ign.fr/bdcarthage>), connue pour structurer les communautés (Azam et al., 2016), les anomalies de température pour la période concernée (Haylock et al., 2008), la date et, à l'échelle paysagère, les proportions de milieux et d'hétérogénéité ont été extraits et calculés à partir de cette base.

B.2. METHODES D'ANALYSES

L'analyse des effets de l'intensité sur les chiroptères a été effectuée en deux étapes. Dans une première partie, j'ai analysé les tendances spatiales des variations d'**abondance, de richesse et de masse moyenne des communautés** selon la quantité d'**énergie disponible et différents milieux** (agricoles, urbains, forestiers), tout en prenant en compte des paramètres clés pour les chiroptères comme la distance à l'eau, la composition du paysage, les anomalies de température ainsi que la date de la session d'enregistrement, à l'aide de **modèles linéaires généralisés mixtes** (GLMM). Dans un deuxième temps, je me suis intéressée à la **variation de la richesse et de la masse en fonction de l'abondance** des chiroptères selon le milieu et différents niveaux d'énergie disponible à l'aide de **modèles additifs généralisés mixtes** (GAMM).

C. PRINCIPAUX RESULTATS

Chez la plupart des espèces de chiroptères, l'abondance des différentes espèces de chiroptères est positivement affectée par **l'énergie disponible, et ce, quel que soit le milieu ou l'échelle spatiale considérée**. Cependant l'effet observé dans les milieux urbains est local tandis que l'effet est plus paysager dans les milieux agricoles. Les communautés de chiroptères, à travers leur richesse, leur abondance totale et la masse moyenne répondent également à ce gradient d'énergie disponible. En effet, **l'appropriation humaine de l'énergie à travers la diminution de l'énergie disponible est liée à une diminution de la richesse, de l'abondance totale des communautés, elles-mêmes composées alors d'espèces plus petites**. Indépendamment du milieu, la richesse et la masse augmentent avec l'abondance, et sont médiées par le niveau d'énergie disponible : **plus le niveau d'énergie disponible est fort, plus les relations richesse/masse et abondances sont fortes**.

D. CONCLUSION

L'impact de l'énergie appropriée, par et pour les besoins humains, a été évalué pour la première fois sur des communautés de chiroptères. Plus il reste d'énergie dans le milieu après appropriation humaine, plus leurs abondances sont fortes et les communautés sont diversifiées. Ces résultats sont concordants avec la littérature (Haberl et al., 2005, 2004a; Pellissier et al., 2017) et avec les prédictions quant à la relation espèce-énergie (Currie et al., 2004; Karl L. Evans et al., 2006; Jonsson et al., 2011; Seoane et al., 2017) et ses mécanismes sous-jacents. En effet, l'augmentation de l'abondance favorise celle de la richesse, d'autant plus que le milieu a un haut niveau d'énergie disponible, en accord avec la MIH. En accord avec l'hypothèse du *More Trophic Levels hypothesis*, les espèces les plus lourdes sont plus présentes à un haut degré de disponibilité énergétique (NPP), du fait de ressources trophiques supplémentaires, les arthropodes. En milieu intensif, l'énergie est moins disponible, réduisant la diversité des chiroptères et affectant potentiellement les services écosystémiques rendus par ces espèces comme la régulations des ravageurs phytophages nocturnes (Boyles et al., 2011; Charbonnier et al., 2014). Nos résultats insistent sur la nécessité d'adopter d'autres politiques environnementales pour réduire l'intensité de l'appropriation humaine de l'énergie dans les écosystèmes afin de mieux concilier les besoins humains et la conservation de la biodiversité.

E. ARTICLE « Bats diversity declines with human appropriation of energy across land use types »

Article en préparation

Claire Lorel^{1*}, Christian Kerbiriou², Yves Bas^{1,3},...and Isabelle Le Viol²

¹CESCO, MNHN-CNRS, SU, CP135, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

²CESCO, MNHN-CNRS, SU, Station biologique de Concarneau, quai de la Croix, 29900 Concarneau, France

³CEFE, CNRS, Université de Montpellier 2, Université Paul-Valéry Montpellier, EPHE, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier, France

* Corresponding author

Claire.lorel@edu.mnhn.fr

ABSTRACT

Human appropriation of net primary production is reaching around one-third of global aboveground terrestrial productivity. Available productivity heterogeneity occurs among habitats, due to differences in land use intensity. But productivity is largely recognized to drive diversity pattern through “diversity-productivity relationship”. The more individual hypothesis and the more trophic levels hypothesis are the best hypothesis among underlying mechanisms explaining this relationship. Here, we investigated the relationships between different facets of biodiversity and the human appropriation of energy through the decrease of remaining available energy. We used a large-scale standardized bats dataset (10 species groups, 1372 sampling unit) and linear and additive mixed models to evaluate the effect of available energy on bats diversity. Specifically, we evaluated species abundance, species richness, and average body mass of community across different land use types. We estimated also the form and the strength of the richness and average mass of community for a same total abundance according to energy level areas. Less available energy means less individuals, species and diversity. This relationship was significant in many species and groups and observed differently according to landscape type and spatial scale (farm=more landscape, urban=more local). If less available energy is, less the positive link species-abundance and average mass-abundance were strong.

Our study demonstrates the direct impact of available energy, showing the strong effect of intensification practices on biodiversity.

KEYWORDS

Productivity-diversity relationship; More individuals hypothesis; mammals; bats; available energy; NPPeco, landuse

1. INTRODUCTION

Human appropriation of net primary production is reaching around one-third of global aboveground terrestrial productivity (Vitousek et al., 1986; Wright, 1990; Haberl et al., 2007; Krausmann et al., 2013) and almost half of west Europe productivity (Imhoff et al., 2004; Haberl et al., 2007; Plutzer et al., 2015) within a general context of increase of global food demand (FAO, 2009; Gerland et al., 2014). The increase of such human pressure on ecosystem leads to a decrease of available resources for biodiversity (McDaniel & Borton, 2002) suggested to result in biodiversity loss (Pimm, 2001; Ceballos et al., 2015; Hautier et al., 2015; Crist et al., 2017) which in turn should negatively affect ecosystem functioning (Loreau et al., 2001; Allan et al., 2015), ecosystem services, and hence human production system (Miko & Storch, 2015) and human well-being (Díaz et al., 2006; Cardinale et al., 2012). Theories and some empirical studies support the hypotheses on such impacts of human appropriation of energy on biodiversity (Haberl et al., 2004, 2005; Mouchet et al., 2015; Pellissier et al., 2017), but little is still known about its effects on community patterns at large scales, across habitats and how the approach can be helpful and integrated in conservation issues.

Diversity is largely recognized to strongly depend from energy as formally described by the “*species-energy relationship*” (SER, Wright, 1983) and the diversity-productivity relationship” (DPR, Cusens et al., 2012). Several mechanisms have been hypothesized to explain this relationship (reviewed in Evans et al., 2005), the most frequently addressed are the following (Evans et al., 2005; Pellissier et al., 2017): i) The *More Individuals hypothesis* (MIH, Srivastava & Lawton, 1998, close to the increased population size hypothesis, Evans et al., 2005) states that energy availability limits the total number of individuals (total abundance) that a community can maintain within a region. Total number of individuals in turn limits the number of species that can have viable populations in that environment (Gaston, 2000). ii) Niche packing, or the *More Specialization hypothesis* (MSH), states that more energy may translate into a more specialized niche. More energy may result in higher abundance of rare resources, that may allow niche-breadth specialists to maintain viable populations and shrink their niche breadth (Abrams, 1995; Mason et al., 2008). This higher resource partitioning allows coexistence of more species, and therefore in higher species richness. iii) The *More Trophic Levels hypothesis* (MTH) states finally that in higher energy availability areas, higher resource availability allows additive trophic levels, which reduces the size of prey populations, favoring resource partitioning, and allowing more species to

coexist (Abrams, 1995; Srivastava & Lawton, 1998). Thanks to these last mechanisms (MSH, MTH), higher resources availability in areas with higher energy availability may allow species of bigger size, and hence heavier mass, to maintain viable populations.

Such species-energy relationships on the links between energy and abundance or species richness (Storch et al., 2018) have been described for a range of taxa and habitats (Currie et al., 1991; Hawkins et al., 2003b). Total abundance, community richness and composition were shown to be negatively affected by human appropriation of energy (Hawkins et al., 2003a; Haberl et al., 2004; Evans et al., 2006a; Pellissier et al., 2017), even often stronger than by land use composition (Pellissier et al., 2017). Remaining available energy human appropriation of net primary production was positively correlated to species richness of plants and invertebrates in agricultural landscapes (Haberl et al., 2004), to bird species richness at different spatial scales (Haberl et al., 2005, Pellissier et al. 2018) and to total bird abundance, average specialization and trophic level of bird community in highly human-dominated landscapes (Pellissier et al., 2017). However, these studies are still very scarce, and often restricted to richness excepted those of Pellissier et al. (2017), to a particular species group (bird), or to particular grain and spatial extend. Moreover they mainly focused on the direct link between remaining energy and community metrics although the form and the relative strengths of species-energy relationships may vary considerably (see papers reviewed by Waide et al., 1999; Mittelbach et al., 2001) depending on the type of energy metric used (NPP metrics, NDVI, temperature, Clarke & Gaston, 2006), the habitat types, the scale studied (grain and extend), the characteristics of the constituent species (Evans et al., 2005; Seoane et al., 2017; Storch et al., 2018). There is therefore a crucial need to explore species-remaining energy relationships, their form and their relative strengths, in various context to well understand the effects of this human appropriation of energy on biodiversity.

Several metrics of energy have been used to assess productivity-diversity relationships (Šímová & Storch, 2017; Storch et al., 2018) but few accounts for human impacts, except HANPP (the Human Appropriation of Net Primary Productivity (Imhoff et al., 2004)), that was proposed to reflect how anthropogenic activities diverted the energy produced in ecosystems (flow of biomass and productivity) for human consumption (Haberl et al., 2007; Erb et al., 2013). In addition to account for conversion and fragmentation of habitats, HANPP is a global measure of Earth NPP resources consumption by human through the intensification of practices and artificialization of soil. It is closely related by construction to the remaining energy available (NPPeco) in the ecosystem after harvests for ecosystem processes and for

biodiversity (Figure S3). And the two were shown relevant to explain community patterns in recent studies (Haberl et al., 2005; Pellissier et al., 2017). Due to the species-energy relationships and its underlying mechanisms (MIH, MSH, MTH), a positive effect of NPP_{Peco} is therefore expected on total abundance, species richness but also the average mass of the community. Heterogeneity in HANPP (and NPP_{Peco}) occurs among habitats, due to differences in intensity and time of land cover changes: the appropriation is more or less strong, frequent and recent, that should impact the form and strength of the species-energy relationship. Lower average of remaining energy is expected in anthropogenic habitats as urban areas and even more in farmland than in more extensively used as forest, a high spatial variability being expected in all cases at large spatial scale (Krausmann et al., 2013; Plutzer et al., 2015). Hence total abundance, species richness and average mass of the community should also be lower in such anthropogenic habitats than in less intensively used. Moreover, due to the productivity-diversity relationship but also the relatively recent (in terms of evolutionary perspective) development of some of these habitats (urban areas, intensive agro-ecosystem), the maximum species richness and the maximum of the average mass of community that could be reached should therefore be lower in such anthropogenic habitats than in less impacted habitat such as forest. In addition to be a more ancient habitat than urban studied areas, forest, exhibit higher structural complexity and diverse resources that should result in higher species richness (niche partitioning). Within habitat, this maximum species richness (and maximum of the average mass of community) should in the same way be reached only in highest energy level areas. Therefore, a similar total abundance could result in a higher species richness in high-energy areas than in low-energy areas (lower richness), and the species richness should increase faster with abundance in high-energy areas (Seoane et al., 2017).

Finally, differences in traits in species and in taxonomic groups may result in different form and strength of species-energy relationships (see Evans et al., 2006a) highlighting the importance of assessing the relationships across several taxa to identify the underlying causal mechanisms. But while some studies have focused on the energy-abundance-richness relationships in birds and in a lesser extent in invertebrates and plants, none on MIH, has focused on mammals (Storch et al., 2018). In order to assess the effects of human appropriation of energy on biodiversity, bats are nevertheless particularly relevant biological model. First, they have particular high energetic requirements i) as endotherms and ii) as species moving through flapping flight which consume more energy than gliding flight often

also practiced by birds. Second, all species in Europe are strict insectivorous and therefore of the same trophic level, that suggests that community members share a relative similar available energy level and should compete for resources to maintain viable populations, as expected in MIH (Storch et al. 2018). Niche partitioning is due to differences in foraging behavior and size (mass), the larger species foraging larger preys. Therefore, a higher energy availability, through an increase in insect resources quantity and diversity should increase in turn bat abundance, species richness and the average mass of the bat community (more individuals of the heaviest species). Third, a proxy of their abundance can be assessed by recording their activity which mainly corresponds to foraging behavior (foraging calls) and commuting for reach foraging resource. In contrast of breeding birds, their abundance at small spatial grain is not limited by their territorial behavior associate to defense of breeding home-range, several individuals and species being able to exploit the same hunting areas (which is less the case for terrestrial breeding birds). Therefore, their abundance is directly linked to foraging resources and energy availability in ecosystems, and their community composition (total abundance, species richness, average mass of community) to how this available energy is distributed among community members. Finally, there is an urgent need to assess how bats are affected by land use intensity (HANPP) compared to land use composition for conservation aims: bat populations, even of common species, have strongly decreased across the last century, several of them being vulnerable (UICN, 2011) due the major changes in land uses. Bats are legally protected in European countries through national or European laws and benefit to a plan to restore a favorable conservation status of their population (DHFF92/43/CEE). Understanding the mechanisms of such changes across habitats may help to define conservation measures (land use intensity versus land use composition) to maintain not always bat diversity but also help to conserve the ecosystem services of ecosystem regulation they provide (Cleveland et al., 2006; Boyles et al., 2011; Kunz et al., 2011).

In this study, we assessed how human appropriation of energy in terrestrial ecosystem, in decreasing energy available for biodiversity (NPPeco), affect bat species abundance and their community composition across habitats more or less impacted by human land uses (land use types: farmland, urban, forest), using French national bat monitoring data (10 species taxa, ~ 1372 sites). We predicted that:

- Human appropriation of energy (HANPP), through the decrease of remaining available energy (NPPeco) had a significant negative effect on bat community, on their abundance, species richness and average mass of community across the different land use types.

- It affects the form and strength of the community components relationships (richness-abundance, average mass of community – abundance), the richness and the average mass of community, for a same total abundance, being higher in higher-energy level areas (higher niche partitioning).

2. METHODS

2.1. Biological data

The bat data were provided by the French bat-monitoring program (<http://vigienature.mnhn.fr/page/vigie-chiro>), a citizen-science program coordinated by the French National Museum of Natural History (MNHN). We used the data from the “fixed point” protocol which is based on standardized bats echolocation calls recordings (Newson et al., 2015). Volunteer surveyors recorded bats echolocation calls in a point, using a Song Meter SM2BAT (Wildlife Acoustics Inc. USA) which automatically recorded all ultrasounds. Bat echolocation calls are recorded all the night from 30 minutes before sunset until 30 minutes after sunrise. Recordings were carried out only when weather conditions were favorable (i.e., no rain, low wind speed of <7 m/s, temperature $>12^{\circ}\text{C}$, Kerbiriou et al., 2018). They were carried out in 2015, 2016 and 2017 from 15th June to the September 30th, corresponding at a peak of bat activity because of the abundance of insects. Due to the recording’s distribution, we only retained recordings of the first date, when a point was sampled more than one time across the studied period. the studied dataset contained bat recordings from 1372 points throughout France, sampled one time, below 500m of elevation (Fig.1, see Table S1).

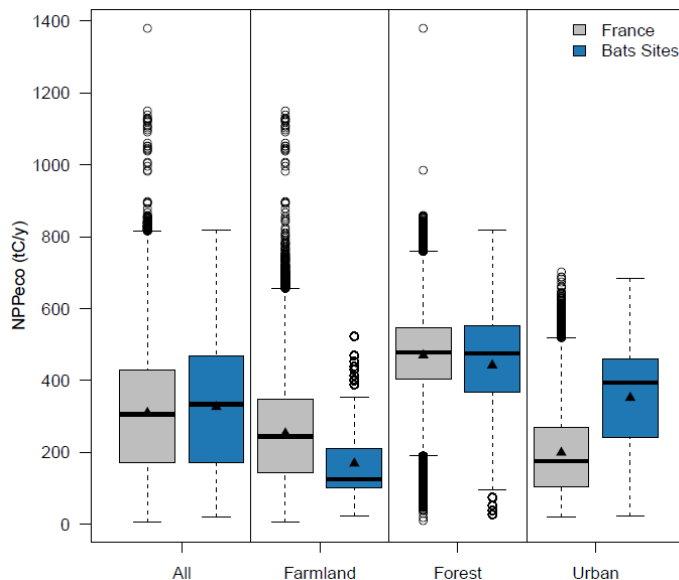


Figure 1: Bats point repartition in the France country and range of NPPeco according to whole country and to bats points for many landcover: farmlands (n=399) forests (n=234) and urban areas (n=199). Horizontal line represents median and triangle represents mean.

Echolocation calls were detected and classified to the most accurate taxonomic level using the software TADARIDA (Bas et al., 2017) in its latest version (online repository <https://github.com/YvesBas>). According that some species assignment presents currently challenges (Obrist et al., 2004), we regrouped some species in three groups (*Myotis* spp, *Nyctalus* spp, and *Plecotus* spp). This process reduced artificially the higher species richness per site that could be achieved.

As it was near-impossible to identify individual bats from their echolocation calls, we calculated bat activity as the number of bats passes per species. A bat pass is defined as the occurrence of a single or several echolocations calls of the same bat species during a 5-second interval (Millon et al., 2015). Bat activity is not equal to absolute bat abundance, but was used as a proxy of the relative bat species abundance (hereafter named abundance) reflecting the suitability of the habitat in terms of food resources.

Because the distribution of the species *Hypsugo savii*, *Miniopterus schreibersii* and *Pipistrellus pygmaeus* is known to be restricted to the Mediterranean region in France (Arthur & Lemaire, 2009), we selected, for them, only the points of this geographic region in analyses in order to distinguish real absence from non-activity.

2.2. Bat species groups and functional traits

We assessed the effect of available energy on the relative abundance of detected species with sufficient data (Table S1), but also on the total relative abundance, the relative species richness and the average mass of species composing the sampled assemblages, hereafter named Community Mass Index (CMI).

Total relative abundance of bat species per point was obtained by summing bat calls per species, species richness by the number of species (groups) detected by point and the CMI by averaging the mass of the species detected by point. Mass of species (or groups) were obtained from the French mist net data base (Penone et al. 2018) (Table S2) and the mass of species group by averaging the mass of the potential species of the group (11.6g for *Myotis* spp, 30.4g for *Eptesicus-Nyctalus* spp, and 8.4g for *Plecotus* spp).

2.3. Remaining net primary production as a trophic energy availability proxy

We used the HANPP, an integrated socio-ecological indicator of land-use intensity (Haberl et al., 2007) and its associated indicator NPPeco that reflects the remaining available energy after human appropriation for ecosystem processes (Fig. S3). Changes in land cover (conversion, fragmentation of habitats) induced by land use are expected to modify actual Net

Primary Productivity (i.e., NPP of the current vegetation, NPPact) compared with the NPP of a pristine ecosystem (potential vegetation productivity, NPP0). A substantial fraction of NPPact is also directly removed, named HANPPharv, through the appropriation of agricultural (food for human and livestock consumption) and forestry productivity (wood and fiber production). The remaining energy available for biodiversity, NPPeco is therefore the difference between NPPact and HANPPharv.

We extracted the HANPP and NPPeco from the Plutzar database updating (Plutzar et al., 2015), using the versions of the more recent year 2006. HANPP and NPPeco were expressed in tons of carbon per year (tC/year) and mapped at a 1km resolution (Plutzar et al., 2015). They were highly correlated and we chose to use NPPeco thereafter as it reflects the remaining energy available for biodiversity.

We measured the NPPeco values at two spatial scales, at the bat sampling point (local scale) and in a buffer of 1 km radius around each point (Landscape scale), by averaging the NPPeco values, such as the landscape effect on bat activity could change according to the spatial scale considered (Grindal & Brigham, 1999; Lacoëuilhe et al., 2016; Kerbiriou et al., 2018a). The 1km scale was chosen to account for an effect of available energy at larger spatial scales as the bats, when recorded, were foraging and were exploring “large” territories (such radius is comparable to the home range of some individuals of *P. pipistrellus* (Davidson-Watts and Jones, 2005) and, *E. serotinus* (Perez-Jorda and Ibañez, 1991) or to the mean distance between roost and feeding sites for species such as *E. serotinus* (Robinson and Stebbings, 1997) and the landscape effect on bat activity could change according to the spatial scale considered (Grindal & Brigham, 1999; Lacoëuilhe et al., 2016; Kerbiriou et al., 2018a)

In order to assess whether the effects of NPPeco on bat diversity differed between the main land use types, we defined, for the two spatial scales, land use subsets where forest or urban or farmland was the main land use type. We used land cover information from the CESBIO data (17 classes) derived from satellite images for the year 2016 at the French scale at a 10m of resolution (<http://www.cesbio.ups-tlse.fr/multitemp/?p=11778>) and aggregated the 17 classes at higher level (see Table S6). At the local scale, we characterized the main habitat at the point. At the landscape scale, we measured the proportion of the area covered by (1) farmlands (prop_farmland): summer and winter crops; (2) forests (prop_forest): coniferous and deciduous forest, and (3) urban areas (prop_urban): dense and diffuse urban areas, in the buffers of 1km radius. Among the 1372 points sampled at both spatial scales, we

could assign a dominant habitat for 832 points: 399 points were located in farmlands, 234 points in forests and 199 points in urban areas.

NPPeco varied among land use subsets (Fig.1 & Figs. S3, S4). While forest points had in average higher NPPeco values, points in farmland had lower values of NPPeco, compared to other habitat types. That is expected as agriculture activities is one of the main human pressure on primary production. Points sampled for bat survey in farmland had lower values of NPPeco than French farmland pixels, suggesting that in average points sampled were in more intensive farmland than the national mean. On the other hand, bat points in urban areas have highest NPPeco values than in French urban pixels, suggesting that volunteers had sampled bats in more extensive urban areas than their distribution at national mean. Note however that a large gradient of NPPeco, representative of NPPeco gradient at the national and European scales, occurred in the different subsets (Fig. S2). Finally, we defined three levels of NPPeco (3 classes) using quantiles with similar number of sampled sites, for each subset (all, farmland, urban and forest, Fig. 3) to assess the effect of energy availability on species richness-abundance relationship.

2.4. Environmental and controlling variables

In addition to be driven by biogeoclimatic gradient (species distribution) at large spatial scales, bat activity is known to be strongly structured at smaller spatial scales by landscape composition (Azam et al., 2016; Lacoëuilhe et al., 2016) and at smaller temporal scales by weather (Parsons et al., 2003; Ciechanowski et al., 2007; Kerbirou et al., 2018b). To assess the relative importance of land use intensity (NPPeco) compared to landscape composition on bat diversity (see Pellissier et al. 2017), we characterized, using CESBIO dataset, i) the proportion of the main land use types (forest, farmland, urban areas) and ii) the landscape heterogeneity in a buffer of 1km radius, and ii) the distance to structuring elements such as water, all these factors being known to strongly structure bat activity at the landscape scale (Azam et al., 2016). Landscape heterogeneity was calculated using a Shannon index of land use diversity (SHDI) applied on the proportion of the main land use types within the 1km buffer. According that distance to resources is determinant in the way bats forage across the landscape, and that using distance to water substantially improves the accuracy of predictive model (Rainho & Palmeirim, 2011), we included in our analysis the distance to closer water bodies or river (distWater) using BD Carthage (IGN, <http://professionnels.ign.fr/bdcarthage>).

In addition to landcover covariables, complementary variables were used to control for specific recording conditions. We considered temperature anomalies (Temp anomaly), i.e. the difference between the average temperature reference and the temperature at the night of the recording, because it is known to drive bat activity (Johnson et al., 2011). The average temperature reference was the average of temperatures between the 15th June and the 30th September across the 1990-2017 period. We also considered the Julian day (Julian day) and its associated quadratic term as bat activity is expected to be not linear across the study period and showed a peak when youngs start to fly (Newson et al., 2015; Kerbiriou et al., 2018a).

2.5. Statistical analysis

We assessed the effect of NPPeco on bat activity and community composition, considering the effect of co-variables known to influence bat activity (i.e. land uses, landscape heterogeneity, temperature anomaly) and accounting for the spatial (latitudinal and longitudinal gradient) and temporal (daily, within and between years) structure of the dataset, using generalized linear mixed model (GLMM “glmmADMB” package). In addition to NPPeco, we hence included 7 co-variables as fixed effects in our modelling, used year as a random effect, and geographic coordinates of sampling point as spatial co-variables.

The response variable was either species (or species group) relative abundance ($n = 10$ taxa, Table S1) or bat community metrics derived from bat activity (i.e. total relative abundance, relative richness, community mass index). Total relative abundance was modelled using abundance per species per point as the response variable and species (or species group) identity as a random effect.

According to the nature of the data (count data with potential long tailed distribution), we modelled the response of relative abundance of taxa and total relative abundance of bats using GLMM with a negative binomial distribution (Zuur et al., 2009), while for relative richness and community mass index we used GLMM with gaussian error distribution.

For each species (and species group) relative abundance ($n=10$) and each community metric ($n= 3$), we performed 8 analyses: four land subsets were considered (i.e. all land uses, farmland, forest, urban) and the analyses performed at two spatial scales (i.e. local and landscape scape, i.e.1km buffer). Distance to water was log transformed. We checked graphically non-linearity effects of explanatory variables using generalized additive mixed model, and included both linear and quadratic terms for each fixed effect if needed.

Close sampling points (even if they differ from habitat) were likely to have a similar bat population density due to similar climatic conditions and large-scale landscape compositions

and could therefore lead to spatial autocorrelation. We therefore included in each model a spatial autocorrelation component. The spatial autocorrelation component could be either latitude (X) and longitude (Y) (X structure: X+Y), or a more complex structure including a quadratic effect and an interaction of latitude and longitude (C structure: X+Y+X²+Y²+XY), or a distance-weighted autocovariate (A structure) with autocov_dist function in “spdep” R package developed by Dormann and Bivand (Bivand & Piras, 2015). We selected the model with the spatial autocorrelation component for which we did not detect spatial autocorrelation on residuals using Moran’s I coefficient (moran.test function in “spdep”). When we did not detect spatial autocorrelation on residuals whatever the spatial autocorrelation components used, we selected the best model on AIC criterion.

Before performing each GLMM, we systematically measured the correlations among explanatory variables using Spearman’s rho for quantitative variables (Crawley, 2009) to detect obvious correlation (see Table S5). When they are higher than 0.7, we removed one of the two highly correlated variables: Thus, we removed (i) SHDI for analyses performed on the forest subsets at 1km. (ii) the forest area proportion for analyses performed on forest subset at both scales, (iii) forest area proportion for analyses performed on the all landscape type subset, and (iv) we removed urban area proportion for analyses performed on farmland subset at 1km. Secondly, we estimated variance-inflation factors (VIF) for each model (Fox & Monette, 1992). According to Heiberger & Holland (2004), given that all variables showed a VIF value <3 and according to Chatterjee & Hadi (2015), the mean of VIF values was <2, there was no striking evidence of multi-collinearity.

Thus, our models were structured in the following way:

[Bats activity] ~ [NPPeco] + [Covariables] + [Spatial structure] + random effects

$$\left\{ \begin{array}{l} Sp\ Ab \\ Total\ Ab \\ Richness \\ CMI \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} \log(distWater) \\ Temp\ anomaly \\ Julian\ day \\ prop_{farmland}^{**} \\ prop_{forest}^{**} \\ prop_{urban}^{**} \\ SHDI^{**} \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} X + Y \\ X + Y + X^2 + Y^2 + XY \\ autocov \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} Year \\ Species^{*} \end{array} \right.$$

* Species identity (species or species group) were added as random effect only for total relative abundance models. ** Covariables only used in the models at landscape scales. We compared the variance explained by NPPeco to the other variables in each model using R².

In a second step, we modelled (i) the relationship between relative richness and total relative abundance in interaction with levels of NPPeco, and (ii) the relationship between

CMI (with presence absence data) and relative abundance in interaction with levels of NPPEco for each landscape type.

Because we expected a nonlinear effect of abundance, we used a general additive model (GAM) with abundance as the smoothed term and with a gaussian error distribution. Levels of NPPEco were categorized into 3 quantiles (hereafter classes) for each landscape subset (all, farmland, urban and forest) (see Fig. 3 for specific low, medium and high NPPEco values) to have similar number of sampled points per NPPEco level across classes.

Thus, our models were structured as following:

$$\begin{bmatrix} Richness \\ CMI \end{bmatrix} \sim s(logAbundance, by = NPPEco_{levels}) + NPPEco_{levels}$$

Normality and homoscedasticity of the residuals were checked *a posteriori* for each model. All spatial extraction and statistical analyses were conducted with R software (version R.3.3.2, R Core Team, 2017).

3. RESULTS

3.1. Less available energy resulted in diversity

An increase in the available energy NPPEco, at both local and landscape scales, resulted in a significant increase in bat relative abundances, relative richness and average mass of community (Fig. 2). While the relative richness and the average mass of community increased linearly, total relative abundance showed a non-linear curve, following a concave down increasing relationship.

This positive effect was found for the majority of bat species abundance (6 among 10 species if results are considered independently on scale: Table 1) with the exceptions of *Hypsugo savii* for which NPPEco had a significant negative effect. It was not significant for *Barbastrella barbastrella*, *Eptesicus-Nyctalus spp.* and *Plecotus spp.* groups.

3.2. The effect of NPPEco on bat diversity was more contrasted among landuse types

It was positive in the most anthropogenic landuse types (at least at one scale), in farmland on total relative richness and on the relative abundance of 5 among 7 species (or groups), and in urban areas on the total relative abundance, and the relative abundance of 5 among 7 species (or groups). In forest areas, NPPEco increased the relative abundance of two species (*Barbastrella barbastelle*, *Pipistrellus kuhli*) but decreased those of two others among 9

(*Hypsugo savii*, *Miniopterus schreibersii*), In contrast of other species, *Hypsugo savii* was negatively impacted by NPPeco increase whatever the landuse type. Among the 55 models tested for these landuse subsets, the effect of NPPeco was positive in 19 among the 21 significant models and the sign of the relationship (whatever its significativity) was always positive in farmland (20 models), often negative in forest (20 among 26 models) and more contrasted in urban areas.

NPPeco effect was often significant at the two scales. We did not observe a scale effect in forest (number of significant models at local versus landscape scales: 3/3), but NPPeco had more significant effects at local scales for all land uses (9/5), in urban areas (5/2) and at landscape scale in farmland (2/6) subsets.

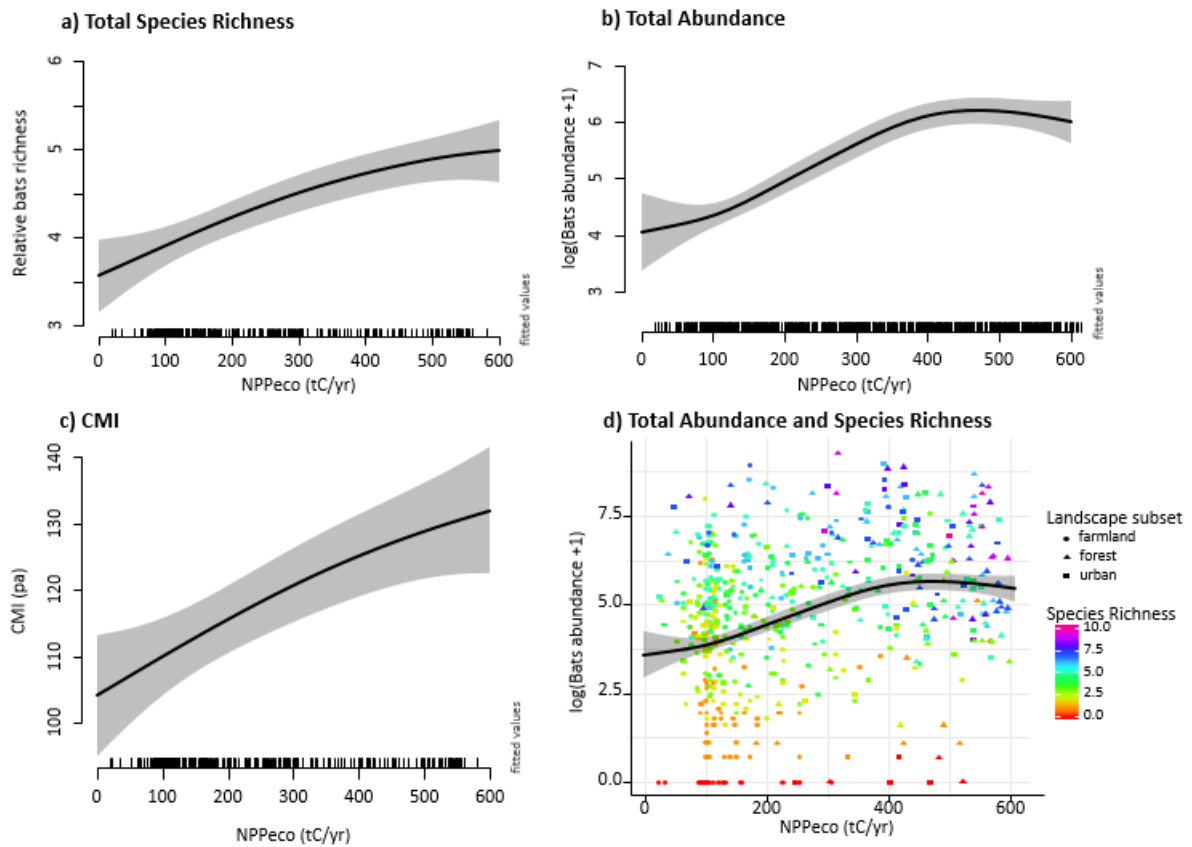


Figure 2: Bats activity response to NPPeco after modelling processes and generalized additive mixed model visualization for all landscape type at local scale, focusing on a) species richness, b) total abundance, c) community mass index (CMI) with presence/absence data. The last plot describes also total abundance trend with adding of real bats richness values (color gradient) located in major landscape types (3 symbols). NPPeco was expressed in tons of Carbon per year.

CHAPITRE IV

Table 1: NPPeco estimates and standard errors for several bats assemblages, with: (a) species and taxa abundances, (b) hunting groups abundances, (c) community mass index based on abundance and richness, and (d) diversity index such as total abundances and relative richness for all landscape types, and farmland and urban landscape subsets at two spatial scales (local and 1km). A synthesis rows summarize the number of (+) positive, (-) negative and (n.s) non-significant effects for species and taxa abundances. S column indicates type of spatial autocorrelation (SA) retained after Moran I coefficient and AIC selection which X for simple SA (X+Y), C for complete SA (X+Y+X²+Y²+XY) and A for distance autocovariate. Significant values are in bold, standard errors in brackets. i.d. correspond to insufficient data, n.c correspond to not convergent model. Complete table (5 landscape subsets, 3 spatial scales) can be found in supplementary materials (Table S4).

	All			Farmland			Urban			Forest		
	S	local	1km	S	local	1km	S	local	1km	S	local	1km
(a) Community indices												
Total relative abundance	A	0.0066 (0.0012) ^{***}	0.0063 (0.0015) ^{***}	C	0.0022 (0.0047)	0.0026 (0.0051)	C	0.0106 (0.0031) ^{***}	0.0070 (0.0045)		0.0024 (0.0030)	0.0002 (0.0043)
Relative richness	A	0.0052 (0.0016) ^{**}	0.0043 (0.0019) [*]	A	0.0060 (0.0035)	0.0087 (0.0040) [*]	X	0.0030 (0.0054)	-0.0008 (0.0068)	C	-0.0057 (0.0053)	-0.0070 (0.0062)
Community mass index	A	0.1093 (0.0435) [*]	0.0696 (0.0521)	A	0.1359 (0.0947)	0.1699 (0.1094)	X	0.1393 (0.1563)	-0.0527 (0.1977)	C	-0.0631 (0.1530)	-0.1698 (0.1793)
(b) Species and species group abundances												
Synthesis (+;-;n.s)	6/10; 1/10; 3/10			5/7; 0/7; 2/7			4/7; 1/7; 2/7			2/9; 2/9; 5/9		
<i>Barbastella barbastellus</i>	C	-0.0000 (0.0040)	0.0008 (0.0048)	X	0.0099 (0.0142)	0.0583 (0.0225) ^{**}		i.d.	i.d.	C	0.0319 (0.0114) ^{**}	0.0270 (0.0125) [*]
<i>Hypsugo savii</i>	A	-0.0106 (0.0054) [*]	-0.0028 (0.0077)		i.d.	i.d.	A	-0.0025 (0.0132)	-0.0379 (0.0183) [*]	A	-0.1169 (0.0495) [*]	-0.1025 (0.0405) [*]
<i>Miniopterus schreibersii</i>	X	0.0151 (0.0074) [*]	0.0179 (0.0105)		i.d.	i.d.	A	-0.0089 (0.0150)	-0.0289 (0.0282)	A	-0.0375 (0.0372)	-0.0542 (0.0220) [*]
<i>Myotis spp.</i>	C	0.0029 (0.0020)	0.0068 (0.0024) ^{**}	C	0.0089 (0.0046)	-0.0032 (0.0055)	C	0.0140 (0.0057) [*]	0.0229 (0.0081) ^{**}	C	-0.0022 (0.0063)	-0.0008 (0.0087)
<i>Eptesicus-Nyctalus spp.</i>	C	0.0032 (0.0017)	0.0018 (0.0022)	C	0.0162 (0.0054) ^{**}	0.0176 (0.0073) [*]	A	0.0085 (0.0038) [*]	0.0051 (0.0056)	C	-0.0000 (0.0048)	0.0048 (0.0073)
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	C	0.0155 (0.0018) ^{***}	0.0170 (0.0022) ^{***}	C	0.0264 (0.0063) ^{***}	0.0446 (0.0083) ^{***}	C	-0.0003 (0.0051)	0.0090 (0.0069)	X	0.0118 (0.0047) [*]	0.0087 (0.0064)
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	A	0.0028 (0.0013) [*]	0.0021 (0.0017)	C	0.0062 (0.0048)	0.0094 (0.0057)	C	0.0107 (0.0044) [*]	-0.0009 (0.0077)	A	-0.0021 (0.0035)	-0.0042 (0.0048)
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	C	0.0096 (0.0024) ^{***}	0.0094 (0.0032) ^{**}	X	0.0233 (0.0123)	0.0360 (0.0161) [*]	X	0.0140 (0.0055) [*]	0.0018 (0.0093)	C	-0.0120 (0.0099)	-0.0175 (0.0112)
<i>Plecotus spp.</i>	C	0.0040 (0.0022)	0.0047 (0.0027)	C	0.0115 (0.0067)	0.0282 (0.0093) ^{**}		i.d.	i.d.	C	0.0020 (0.0072)	-0.0060 (0.0089)
<i>Tadarida teniotis</i>	C	0.0106 (0.0052) [*]	0.0063 (0.0069)		i.d.	i.d.		n.c	n.c		n.c	n.c

Statistical threshold: *** p < 0.001, ** p < 0.01, * p < 0.05

3.3. Energy available affected the species richness-abundance relationship

Abundance-Richness Relationship (ASR) and Abundance-CMI relationship (ACR) were mediated by level of NPPEco. Species richness and CMI increased significantly with total relative abundance (Fig. 3). But while they increased linearly at low and medium levels of NPPEco, the ASR and ACR showed a nonlinear curve, following a concave down increasing relationship at high NPPEco level. This pattern in ASR was observed in all landscape types (Fig. 3.a), in forest (Fig. 3.c) and in urban areas (Fig. 3.d) and the interaction between abundance and NPPEco classes was significant in that cases. Richness reached a lower value in urban areas than in forest where NPPEco is higher (Fig. 3.c.d), this maximum richness was reached faster in urban than in forest, i.e. at a lower bat abundance. In contrast, in farmland where the high level of NPPEco was lower than in other land use types, the ASR was always linear.

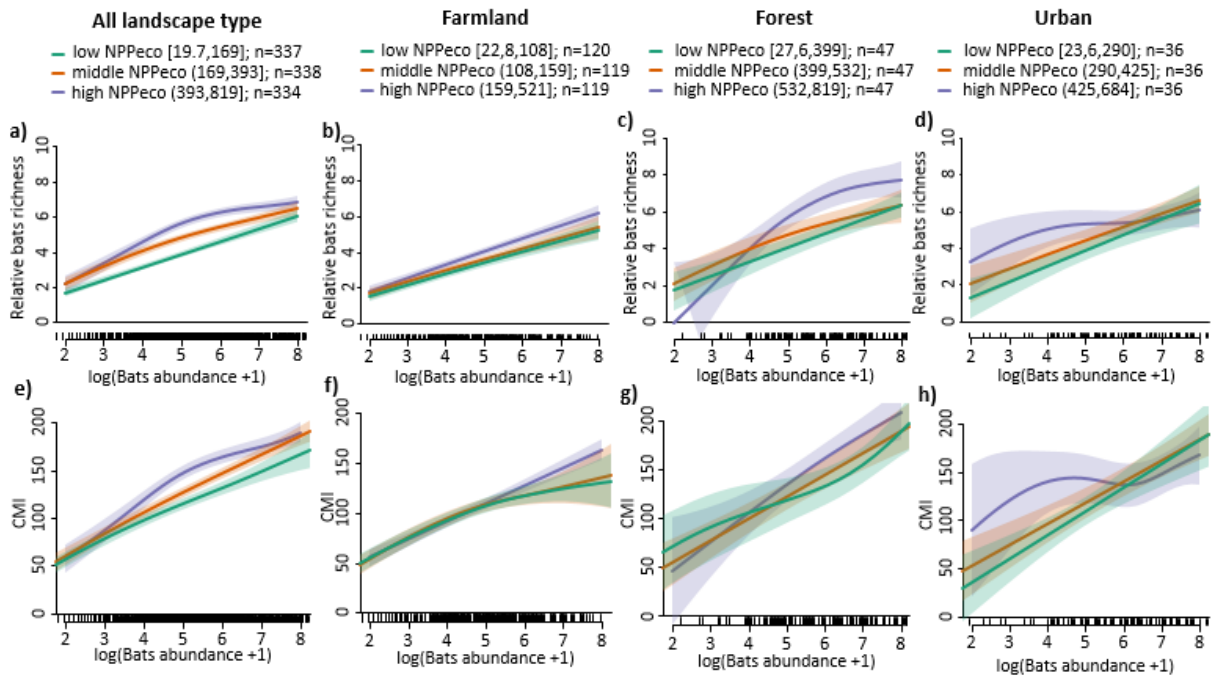


Figure 3: Relationship between total abundance, expressed in logarithm, and species richness for the first row, and community mass index (CMI) for the second row. Each column corresponds to a landscape type: first one to all landscape types, second to farmland, third to forest, and fourth to urban land subsets. In each case, relationship was observed at three NPPEco ranges, namely high (in blue), middle (in red), and low (in green), confidence interval is color-shaded. Range correspond to three quantiles, in brackets, detailed below each landscape type name, to have similar number of data by NPPEco levels.

4. DISCUSSION (in prep.)

We found a positive effect of available energy (NP_{Peco}) on bat activity (6 species among 10), on total relative abundance, richness, and average mass of community, this effect being stronger in anthropogenic land use types (farmland and urban) than in forest. The level of energy therefore affected the ASR and ACR: while species richness and CMI increased with total relative abundance linearly at low and medium levels of energy, they followed a concave down increasing relationship at high energy level.

These results were obtained focusing on one of the most diversified mammal group, bats, thanks to a network of hundreds of volunteers associated with new tool to detect large bats activity (Tadarida, Bas et al., 2017), that allowed analyses at large spatial scale (France).

4.1. Less available energy means less individuals, species and diversity

Only few studies have investigated relationships between HANPP and biodiversity and our results are with these existing studies (but see Haberl et al., 2004, 2005; Lorel et al., *in review*; Pellissier et al., 2017), but also with general SER predictions.

More remaining energy after human appropriation resulted in a higher bat activity, i.e. higher abundance, richness and average mass of community. This positive effect of productive energy on abundance is expected thanks to the diversity-productivity relationship and was previously found at similar grain and extent on other taxonomic groups: such as on birds (Evans et al., 2006b, 2008; Jonsson et al., 2011; Guan et al., 2016; Seoane et al., 2017), on invertebrates (Kaspari et al., 2000), and on plants (Currie et al., 2004). Studies demonstrating similar positive results about productive energy and richness are also numerous despite very few studies on mammals (see Storch et al. (2018) for a review). In contrast, only three studies have observed, to our knowledge, a relationship between energy availability and functional diversity: Karl L Evans et al. (2006) and Pellissier et al (2017) provided evidence that specialisation and trophic level of communities were higher in high-energy availability areas, promoting species richness. And Lorel et al. (*in review*) focusing on multidimensional functional diversity patterns found that energy availability permit to have an effective use of functional niche space (and thus an effective utilization of the range of resources available), with a higher trophic level assuming community stability. Here we showed that energy remaining both increased species richness and the average mass of community suggesting that heavier species were more present in high-energy availability areas as expected by the *More Trophic Levels hypothesis*. Although abundance and species richness tend to follow a concave

down increasing relationship with energy remaining, the average mass of community exhibited a linear trend, suggesting that while abundance and species richness reached a maximum, community composition could change in “following energy” thanks to change in species trait (heaviest species) that is consistent with the more trophic hypothesis.

4.2. This relationship was significant for many species and groups and observed differently according to landscape type

The effect of available energy (NPPeco) on bat activities was more frequently positive in farmland and urban areas than in forest. These results were close to Pellissier et al. (2018) who found that energy availability (proxy intensity contributed more to the bird community indices in anthropogenic habitats (farmland and urban areas)) than to those in woodlands. In farmland, more energy remaining after human appropriation likely corresponded to less intensive agro-ecosystems, with higher prey abundance, resulting from less intensive practices and/or persistence of semi-natural elements like hedgerows, forest patches, that also known to favor bat activity (Wickramasinghe et al., 2003; Frey-Ehrenbold et al., 2013; Lacoëuilhe et al., 2016). Bat abundance also increased with available energy in urban landscapes at local scale, likely due to the presence of urban parks (Pauwels et al. *accepted*; Threlfall et al., 2011). In contrast in forests, that are characterized by higher average NPPeco than other land use types, the effect of energy remaining was more contrasted, increasing the abundance of two species but decreasing those of two others, with no significant effect on community metrics.

Note that only *Hysugo savii* activity decreased with the increase of energy availability in any of the landscape types, contrary to all species and species groups. In France, this species is typical of karst landscapes and mountain areas, and particularly appreciated forests bordered by cliffs and the slopes of the valleys (Barataud, 1998; Sané, 2008), characterized by poor productivity. Due to the NPPeco range and the scale studied, it was therefore not surprising to detect a negative effect of increasing energy on the abundance of this species.

4.3. If less available energy is, less the positive link species-abundance is strong

The classical MIH vision assumes that the amount of available energy determines the total abundance, which determines the number of species. Thus, an energy deficit would prevent the persistence of many species with viable populations. (Storch et al., 2018). In other words, in landscapes with a high human appropriation (harvests), few energy remains available for biodiversity and abundance, and in turn species richness should be lower. We found such expected relationship for bats, richness bats increasing with abundance as found

for other taxa (Kaspari et al., 2000; Grenouillet et al., 2002; Evans et al., 2006b; Mönkkönen et al., 2006; Honkanen et al., 2010). Therefore, independently of effects on landscape composition (natural elements), the human appropriation of energy per se that result in low energy availability remaining, for biodiversity, lead to a loss of biodiversity likely through this mechanism. That is consistent with Pellissier et al. (2018) who showed, for the first time, that the productivity remaining after human appropriation is a determinant driver of bird community patterns, independent of the type of land use intensity.

The form and strength of the relationship differed between land use type and within land use type according to the level of energy. Like Seoane et al. (2017), less the land use type is productive or here lower is the energy remaining, less the species richness that can be reach appear to be high and therefore less the overall relationship between richness and abundance was strong, until a threshold which was mitigated by productivity level.

In urban areas, maximum richness was reached faster (and was lower) than in forests that could be explained by the lower number of species able to develop and maintain in such recent and low-energy anthropogenic areas in contrast of forest, that are both ancient, heterogeneous, complex (vertical) and of high energy level. In farmland, high level of energy remaining was not reached due the major human footprint on the studied agro-ecosystems that could explain the linear observed relationship between abundance and richness. This result suggested that changes in agro-ecosystems practices and management towards more energy remaining for biodiversity should result in an increase of species richness at short or middle time.

4.4. If less available energy is, less the positive link average mass-abundance is strong

As for species richness, when energy remaning decreases, the average mass of community was lower for a similar given abundance: bats communities were composed of more large/small species when energy availability increases/decreases. This phenomenon can be explained by the niche partitioning. When the energy remaining was low, and consequently the resources were likely less abundant, only small species (that also forage on smaller preys) could find sufficient quantity of resources for their metabolism to maintain in such areas. When energy remaining was high, resources could be in contrast be less limited permitting the coexistence of small, but also large and therefore more diverse species, similarly that for flower-visiting bats (Tschapka, 2004).

5. CONCLUSION

MIH could be much more complex than the classic view: abundance could affect richness and vice versa (Storch et al., 2018). Energy availability primarily affects species population dynamics due to several mechanisms promoting both species richness and abundances, contrary to direct classical way in which abundances was promoting by energy which in turn increase richness. This statement was theoretical and not supported by Guan et al. (2016) for example.

This study showed for the first time in mammals that the more the human appropriation of energy is strong, and less the energy remaining is available, more biodiversity and especially its different facets were impacted (richness, abundance and body mass), potentially affecting ecosystem functioning and the ecosystem services rendered by species (Metzger et al., 2006; Cadotte et al., 2011; Mace et al., 2012; Allan et al., 2015; Miko & Storch, 2015; Morelli et al., 2017). such as pest regulation by bats (Boyles et al., 2011; Kunz et al., 2011; Charbonnier et al., 2014). Interestingly for conservation, our results showed that increasing energy remaining in ecosystem after human appropriation resulted in an increase in biodiversity (abundance, species richness and functional level of communities). Our results strongly urge the need to adopt other environmental policies to reduce the intensity of human appropriation of energy in ecosystems in order to better conciliate human needs and biodiversity conservation.

References

- Abrams, P.A. (1995) Monotonic or Unimodal Diversity-Productivity Gradients: What Does Competition Theory Predict? *Ecology*, 76, 2019–2027.
- Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., Böhm, S., Grassein, F., Hölzel, N., Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Morris, E.K., Oelmann, Y., Prati, D., Renner, S.C., Rillig, M.C., Schaefer, M., Schlöter, M., Schmitt, B., Schöning, I., Schrupf, M., Solly, E., Sorkau, E., Steckel, J., Steffen-Dewenter, I., Stempfhuber, B., Tschapka, M., Weiner, C.N., Weisser, W.W., Werner, M., Westphal, C., Wilcke, W. & Fischer, M. (2015) Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecology Letters*, 18, 834–843.
- Arthur, L. & Lemaire, M. (2009) *Les Chauves-souris de France Belgique Luxembourg et Suisse*, (ed. by and M.N. d'Histoire N. Biotopie, Meze) Paris.
- Azam, C., Le Viol, I., Julien, J.-F., Bas, Y. & Kerbirou, C. (2016) Disentangling the relative effect of light pollution, impervious surfaces and intensive agriculture on bat activity with a national-scale monitoring program. *Landscape Ecology*, 31, 2471–2483.
- Barataud, M. (1998) Inventaire au détecteur d'ultrason des chiroptères fréquentant les zones d'altitude du nord du parc National du Mercantour (Alpes, France). *Le Rhinologue*, 13, 43–52.
- Bas, Y., Bas, D. & Julien, J.-F. (2017) Tadarida: A Toolbox for Animal Detection on Acoustic Recordings. *Journal of Open Research Software*, 5.
- Bivand, R. & Piras, G. (2015) Comparing Implementations of Estimation Methods for Spatial Economics. *Journal of Statistical Software*, 63, 1–36.
- Boyles, J.G., Cryan, P.M., McCracken, G.F. & Kunz, T.H. (2011) Economic Importance of Bats in Agriculture. *Science*, 329, 679–682.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K. & Mirotchnick, N. (2011) Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1079–1087.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., A.Wardle, D., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S. & Naeem, S. (2012) Corrigendum: Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 489, 326–326.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., Garcia, A., Pringle, R.M. & Palmer, T.M. (2015) Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1, e1400253–e1400253.
- Charbonnier, Y., Barbaro, L., Theillout, A. & Jactel, H. (2014) Numerical and Functional Responses of Forest Bats to a Major Insect Pest in Pine Plantations. *PLoS ONE*, 9, e109488.
- Chatterjee, S. & Hadi, A.S. (2015) *Regression analysis by example*, John Wiley & Sons, Hoboken, NJ, USA.
- Ciechanowski, M., Zając, T., Biłas, A. & Dunajski, R. (2007) Spatiotemporal variation in activity of bat species differing in hunting tactics: effects of weather, moonlight, food abundance, and structural clutter. *Canadian Journal of Zoology*, 85, 1249–1263.
- Clarke, A. & Gaston, K.J. (2006) Climate, energy and diversity. *Proceedings. Biological sciences*, 273, 2257–66.
- Cleveland, C.J., Betk, M., Federico, P., Frank, J.D., Hallam, T.G., Horn, J., Kunz, T.H., Juan D. López, J., McCracken, G.F., Medellín, R.A., Moreno-Valdez, A., Sansone, C.G. & Westbrook, J.K. (2006) Estimation of the Economic Value of the Pest Control Service Provided by the Brazilian Free-tailed Bat in the Winter Garden Region of South-Central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4, 238–243.
- Crawley, M.J. (2009) *The R book*,.
- Crist, E., Mora, C. & Engelman, R. (2017) The interaction of human population, food production, and biodiversity protection. *Science (New York, N.Y.)*, 356, 260–264.
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H. V., Field, R., Guegan, J.-F., Hawkins, B.A., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Oberdorff, T., O'Brien, E. & Turner, J.R.G. (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, 7, 1121–1134.
- Currie, D.J., The, S., Naturalist, A. & Jan, N. (1991) Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. *The American Naturalist*, 137, 27–49.
- Cusens, J., Wright, S.D., McBride, P.D. & Gillman, L.N. (2012) What is the form of the productivity-animal-species-richness relationship? a critical review and meta-analysis. *Ecology*, 93, 2241–2252.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S. & Tilman, D. (2006) Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS biology*, 4, e277.
- Erb, K.-H., Haberl, H., Jepsen, M.R., Kuemmerle, T., Lindner, M., Müller, D., Verburg, P.H. & Reenberg, A. (2013) A conceptual framework for analysing and measuring land-use intensity. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 5, 464–470.
- Erb, K.-H., Krausmann, F., Gaube, V., Gingrich, S., Bondeau, A., Fischer-Kowalski, M. & Haberl, H. (2009) Analyzing the global human appropriation of net primary production — processes, trajectories, implications. An introduction. *Ecological Economics*, 69, 250–259.

CHAPITRE IV

- Evans, K.L., Jackson, S.F., Greenwood, J.J. D. & Gaston, K.J. (2006a) Species traits and the form of the individual species-energy relationship. 273.
- Evans, K.L., James, N.A. & Gaston, K.J. (2006b) Abundance, species richness and energy availability in the North American avifauna. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 372–385.
- Evans, K.L., Newson, S.E., Storch, D., Greenwood, J.J.D. & Gaston, K.J. (2008) Spatial scale, abundance and the species–energy relationship in British birds. *Journal of Animal Ecology*, 77, 395–405.
- Evans, K.L., Warren, P.H. & Gaston, K.J. (2005) Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 80, 1–25.
- FAO (2009) *Global agriculture towards 2050*.
- Fox, J. & Monette, G. (1992) Generalized Collinearity Diagnostics. *Journal of the American Statistical Association*, 87, 178–183.
- Frey-Ehrenbold, A., Bontadina, F., Arlettaz, R. & Obrist, M.K. (2013) Landscape connectivity, habitat structure and activity of bat guilds in farmland-dominated matrices. *Journal of Applied Ecology*, 50, 252–261.
- Gaston, K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–7.
- Gerland, P., Raftery, A.E., Sevcíková, H., Li, N., Gu, D., Spoorenberg, T., Alkema, L., Fosdick, B.K., Chunn, J., Lalic, N., Bay, G., Buettner, T., Heilig, G.K. & Wilmoth, J. (2014) World population stabilization unlikely this century. *Science (New York, N.Y.)*, 346, 234–7.
- Grenouillet, G., Pont, D. & Seip, K.L. (2002) Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers. *Ecography*, 25, 641–650.
- Grindal, S.D. & Brigham, R.M. (1999) Impacts of forest harvesting on habitat use by foraging insectivorous bats at different spatial scales. *Écoscience*, 6, 25–34.
- Guan, L., Jia, Y., Saintilan, N., Wang, Y., Liu, G., Lei, G. & Wen, L. (2016) Causality between abundance and diversity is weak for wintering migratory waterbirds. *Freshwater Biology*, 61, 206–218.
- Haberl, H., Erb, K.H., Krausmann, F., Gaube, V., Bondeau, A., Plutzer, C., Gingrich, S., Lucht, W. & Fischer-Kowalski, M. (2007) Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in earth's terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 12942–12947.
- Haberl, H., Plutzer, C., Erb, K.-H., Gaube, V., Pollheimer, M. & Schulz, N.B. (2005) Human appropriation of net primary production as determinant of avifauna diversity in Austria. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 110, 119–131.
- Haberl, H., Schulz, N.B., Plutzer, C., Erb, K.H., Krausmann, F., Loibl, W., Moser, D., Sauberer, N., Weisz, H., Zechmeister, H.G. & Zülka, P. (2004) Human appropriation of net primary production and species diversity in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 102, 213–218.
- Hautier, Y., Tilman, D., Isbell, F., Seabloom, E.W., Borer, E.T. & Reich, P.B. (2015) Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science*, 348, 336–340.
- Hawkins, B. a, Field, R., Cornell, H. V, Currie, D.J., Guegan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E. & Turner, J.R.G. (2003a) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.
- Hawkins, B.A., Porter, E.E. & Felizola Diniz-Filho, J.A. (2003b) Productivity and History As Predictors of the Latitudinal Diversity Gradient of Terrestrial Birds. *Ecology*, 84, 1608–1623.
- Heiberger, R.M. & Holland, B. (2004) *Multiple Comparisons*. pp. 155–185. Springer, New York, NY.
- Honkanen, M., Roberge, J.-M., Rajasärkkä, A. & Mönkkönen, M. (2010) Disentangling the effects of area, energy and habitat heterogeneity on boreal forest bird species richness in protected areas. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 61–71.
- Imhoff, M., Bounoua, L., Ricketts, T., Loucks, C., Harriss, R. & Lawrence, W.T. (2004) Global patterns in human consumption of net primary production. *Nature*, 429, 870–873.
- Johnson, J.B., Gates, J.E. & Zegre, N.P. (2011) Monitoring seasonal bat activity on a coastal barrier island in Maryland, USA. *Environmental Monitoring and Assessment*, 173, 685–699.
- Jonsson, M., Englund, G. & Wardle, D.A. (2011) Direct and indirect effects of area, energy and habitat heterogeneity on breeding bird communities. *Journal of Biogeography*, 38, 1186–1196.
- Kaspari, M., O'Donnell, S. & Kercher, J.R. (2000) Energy, Density, and Constraints to Species Richness: Ant Assemblages along a Productivity Gradient. *The American naturalist*, 155, 280–293.
- Kerbiriou, C., Azam, C., Touroult, J., Marmet, J., Julien, J.-F. & Pellissier, V. (2018a) Common bats are more abundant within Natura 2000 areas. *Biological Conservation*, 217, 66–74.
- Kerbiriou, C., Bas, Y., Le Viol, I., Lorrilliere, R., Mougnot, J. & Julien, J.F. (2018b) Potential of bat pass duration measures for studies of bat activity. *Bioacoustics*, 1–16.
- Krausmann, F., Erb, K.-H.K.-H., Gingrich, S., Haberl, H., Bondeau, A., Gaube, V., Lauk, C., Plutzer, C. & Searchinger, T.D. (2013) Global human appropriation of net primary production doubled in the 20th century.

CHAPITRE IV

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 110, 10324–9.
- Kunz, T.H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T. & Fleming, T.H. (2011) Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223, 1–38.
- Lacoeuilhe, A., Machon, N., Julien, J.-F., Kerbiriou, C., Lacoeuilhe, A., Machon, N., Julien, J.-F. & Kerbiriou, C. (2016) Effects of hedgerows on bats and bush crickets at different spatial scales. *Acta Oecologica*, 71, 61–72.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D.A. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* (New York, N.Y.), 294, 804–8.
- Mace, G.M., Norris, K. & Fitter, A.H. (2012) Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in ecology & evolution*, 27, 19–26.
- Mason, N.W.H., Irz, P., Lanoiselée, C., Mouillot, D. & Argillier, C. (2008) Evidence that niche specialization explains species–energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology*, 77, 285–296.
- McDaniel, C.N. & Borton, D.N. (2002) Increased Human Energy Use Causes Biological Diversity Loss and Undermines Prospects for Sustainability. *BioScience*, 52, 929.
- Metzger, M.J.J., Rounsevell, M.D. a., Acosta-Michlik, L., Leemans, R. & Schröter, D. (2006) The vulnerability of ecosystem services to land use change. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 114, 69–85.
- Miko, L. & Storch, D. (2015) Biodiversity conservation under energy limitation: Possible consequences of human productivity appropriation for species richness, ecosystem functioning, and food production. *Ecosystem Services*, 16, 1–4.
- Millon, L., Julien, J.F., Julliard, R. & Kerbiriou, C. (2015) Bat activity in intensively farmed landscapes with wind turbines and offset measures. *Ecological Engineering*, 75, 250–257.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide, R.B., Willig, M.R., Dodson, S.I. & Gough, L. (2001) What Is the Observed Relationship between Species Richness and Productivity? *Ecology*, 82, 2381.
- Mönkkönen, M., Forsman, J.T. & Bokma, F. (2006) Energy availability, abundance, energy-use and species richness in forest bird communities: a test of the species-energy theory. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 290–302.
- Morelli, F., Jiguet, F., Sabatier, R., Dross, C., Princé, K., Tryjanowski, P. & Tichit, M. (2017) Spatial covariance between ecosystem services and biodiversity pattern at a national scale (France). *Ecological Indicators*, 82, 574–586.
- Mouchet, M., Levers, C., Zupan, L., Kuemmerle, T., Plutzar, C., Erb, K., Lavorel, S., Thuiller, W. & Haberl, H. (2015) Testing the Effectiveness of Environmental Variables to Explain European Terrestrial Vertebrate Species Richness across Biogeographical Scales. *Plos One*, 10, e0131924.
- Newson, S.E., Evans, H.E. & Gillings, S. (2015) A novel citizen science approach for large-scale standardised monitoring of bat activity and distribution, evaluated in eastern England. *Biological Conservation*, 191, 38–49.
- Obrist, M.K., Boesch, R. & Flückiger, P.F. (2004) Variability in echolocation call design of 26 Swiss bat species: consequences, limits and options for automated field identification with a synergetic pattern recognition approach. *Mammalia*, 68, 307–322.
- Parsons, K.N., Jones, G. & Greenaway, F. (2003) Swarming activity of temperate zone microchiropteran bats: effects of season, time of night and weather conditions. *Journal of Zoology*, 261, S0952836903004199.
- Pauwels, J., Le Viol, I., Azam, C., Valet, N., Julien, J.F., Lemarchand, C., Bas, Y., Sanchez de Miguel, A. & Kerbiriou, C. Accounting for artificial light impact on bat activity for a biodiversity-friendly urban planning. *Landscape and Urban Planning*.
- Pellissier, V., Mimet, A., Fontaine, C., Svenning, J.-C. & Couvet, D. (2017) Relative importance of the land-use composition and intensity for the bird community composition in anthropogenic landscapes. *Ecology and Evolution*, 7, 10513–10535.
- Pimm, S.L. (2001) *The world according to Pimm: A Scientist Audits The Earth*, McGraw-Hill, New York.
- Plutzar, C., Kroisleitner, C., Haberl, H., Fetzel, T., Bulgheroni, C., Beringer, T., Hostert, P., Kastner, T., Kuemmerle, T., Lauk, C., Levers, C., Lindner, M., Moser, D., Müller, D., Niedertscheider, M., Paracchini, M.L., Schaphoff, S., Verburg, P.H., Verkerk, P.J. & Erb, K.-H. (2015) Changes in the spatial patterns of human appropriation of net primary production (HANPP) in Europe 1990–2006. *Regional Environmental Change*, 16, 1225–1238.
- R Core Team (2017) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Rainho, A. & Palmeirim, J.M. (2011) The Importance of Distance to Resources in the Spatial Modelling of Bat Foraging Habitat. *PLoS ONE*, 6, e19227.
- Sané, F. (2008) La Grande Noctule *Nyctalus lasiopterus* (Screber, 1780) en Lozère : Résultats d’une semaine de suivi radiotéléométrique. *Le Vespère* n°6.
- Seoane, J., Laiolo, P. & Obeso, J.R. (2017) Abundance leads to more species, particularly in complex habitats: a test of the increased population size hypotheses in bird communities. *Journal of Biogeography*, 44, 556–566.

CHAPITRE IV

- Šimová, I. & Storch, D. (2017) The enigma of terrestrial primary productivity: measurements, models, scales and the diversity-productivity relationship. *Ecography*, 40, 239–252.
- Srivastava, D.S. & Lawton, J.H. (1998) Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. *The American naturalist*, 152, 510–29.
- Storch, D., Ska Bohdalkov, E., Okie, J., Bohdalková, E. & Okie, J. (2018) The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity–diversity relationship. *Ecology Letters*, 21, 920–937.
- Threlfall, C., Law, B., Penman, T. & Banks, P.B. (2011) Ecological processes in urban landscapes: mechanisms influencing the distribution and activity of insectivorous bats. *Ecography*, 34, 814–826.
- Tschapka, M. (2004) Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology*, 263, 7–21.
- Vitousek, P.M., Ehrlich, P.R., Ehrlich, A.H. & Matson, P. a (1986) Human Appropriation of the Products of Photosynthesis. *BioScience*, 36, 368–373.
- Waide, R.B., Willig, M.R., Steiner, C.F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S.I., Juday, G.P. & Parmenter, R. (1999) The Relationship Between Productivity and Species Richness. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 30, 257–300.
- Wickramasinghe, L.P., Harris, S., Jones, G. & Vaughan, N. (2003) Bat activity and species richness on organic and conventional farms: impact of agricultural intensification. *Journal of Applied Ecology*, 40, 984–993.
- Wright, D.H. (1990) Human Impacts on Energy Flow through Natural Ecosystems, and Implications for Species Endangerment. *Ambio*, 19, 189–194.
- Wright, D.H. (1983) Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. *Oikos*, 41, 496–506.
- Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R.*

SUPPLEMENTARY MATERIALS

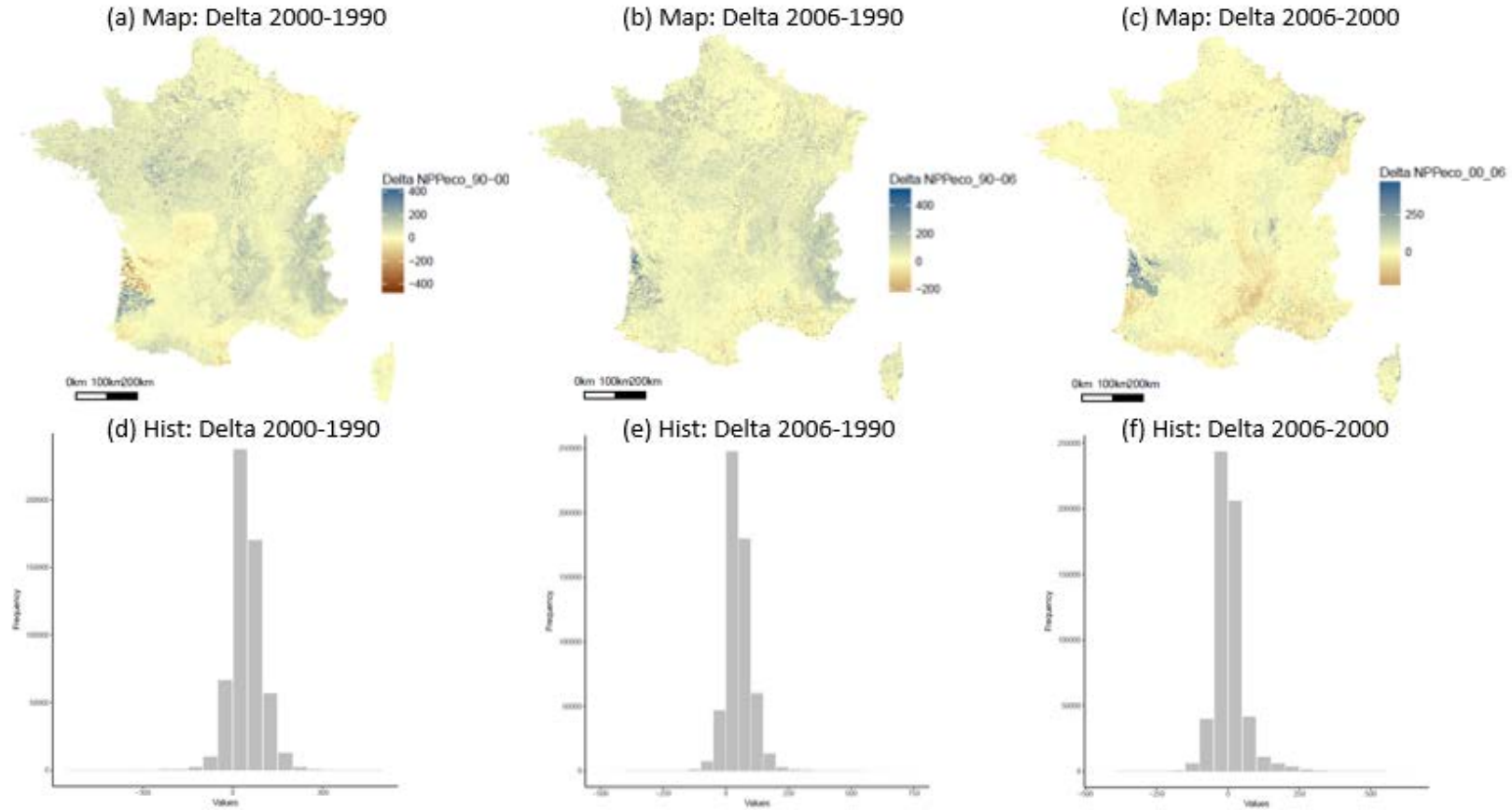


Figure S1: Delta NPPeco representation between years, expressed in tC/yr. First row: Subtract map between two years, Second row: Frequency of values map. NPPeco was expressed in difference quantity during two years: 2000-1990 for (a) and (d); 2006-1990 for (b) and (e); and 2006-2000 for (c) and (f). Null values mean no change in NPPeco during this temporal window, positive values mean a gain of NPPeco during this two years and negative values mean a loss of NPPeco quantity. These low temporal changes supported the choice to study 2015-2017 bats population with NPPeco data of 2006.

CHAPITRE IV

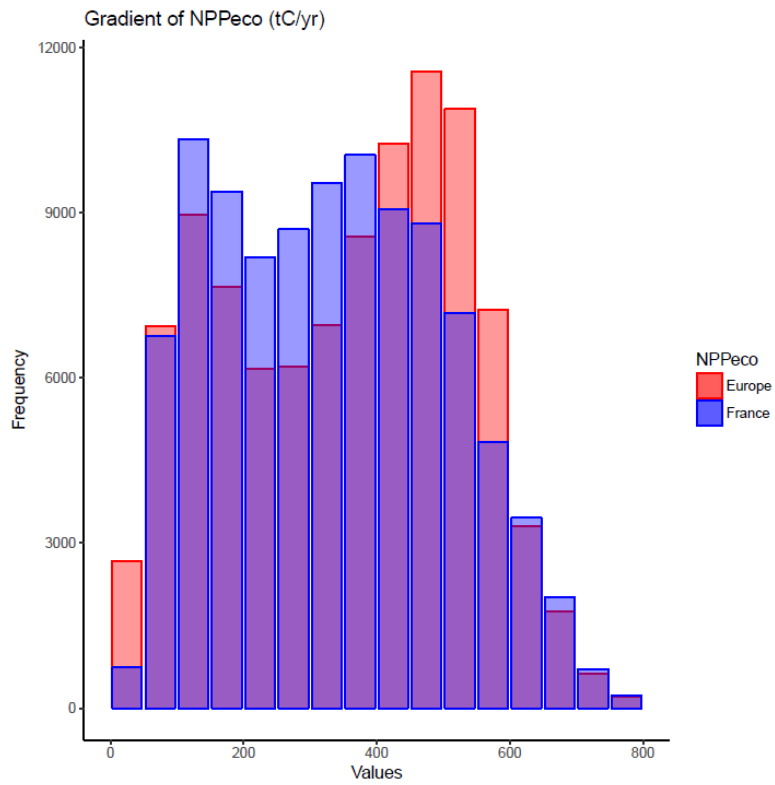


Figure S2: Gradient of NPPeco in Europe (red) and France (blue). Gradients are similar and cofounding: France have higher frequency of 100-400 values of NPPeco and Europe have higher frequency 400-600 values

CHAPITRE IV

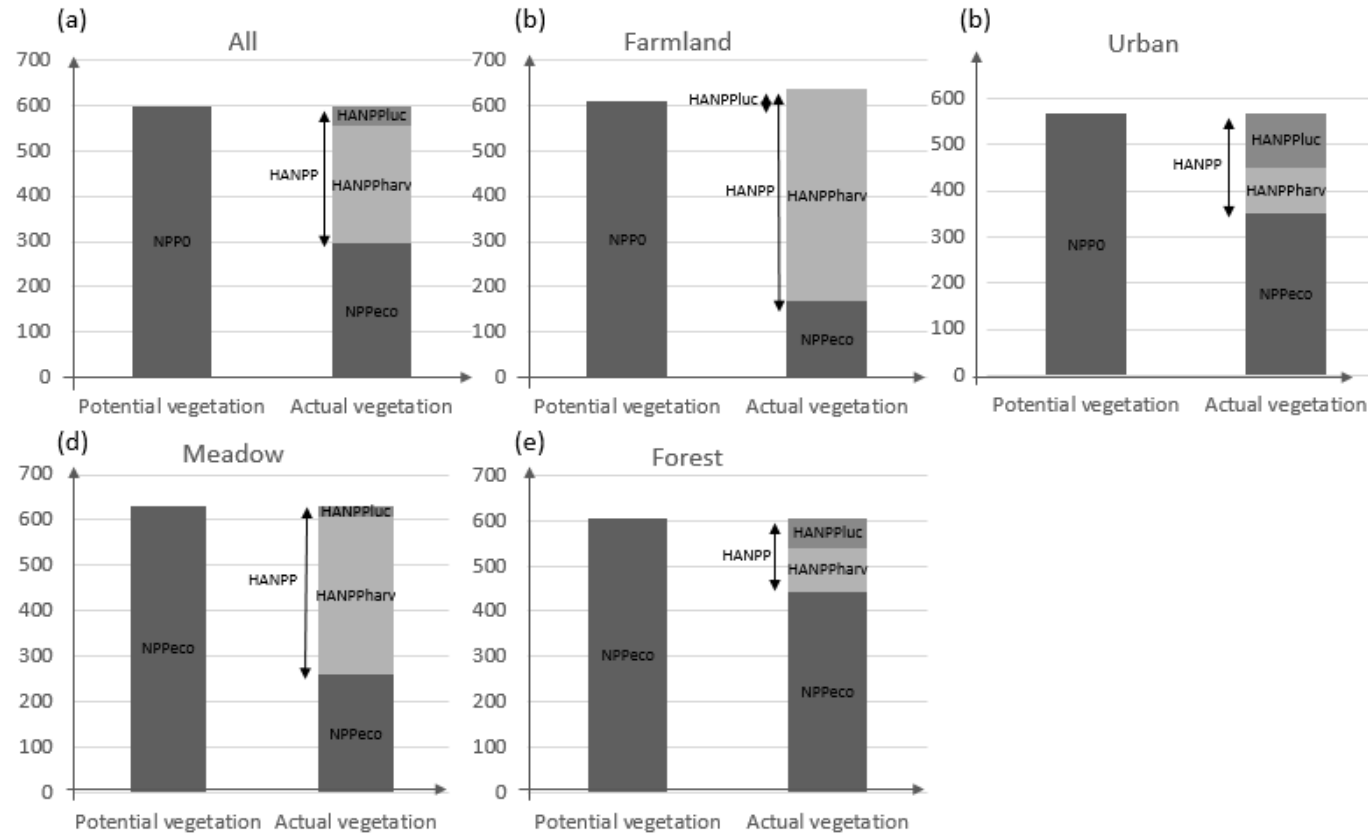


Figure S3: Definition of HANPP assessment adapted to bats dataset. In our case, NPPeco could be defined as the difference in the amount of NPP that would be available in the absence of human intervention (NPP0) and HANPP. NPPeco could also be seen as the difference between actual vegetation (NPPact) and biomass harvest (HANPPPharv). NPPeco quantity (in tC/yr) varies between landscape subsets: NPPeco quantity was higher in forests (e), urban (b) and in all landscape (a) than in meadow (d) and farmland (b). Note that NPPact may be larger than NPP0 in farmland (b) due to intensive land management, such as fertilization or irrigation; thus, HANPPPluc. Source: Concept adapted from Erb et al. (2009) with the updated “typology” of Plutzer et al. (2015)

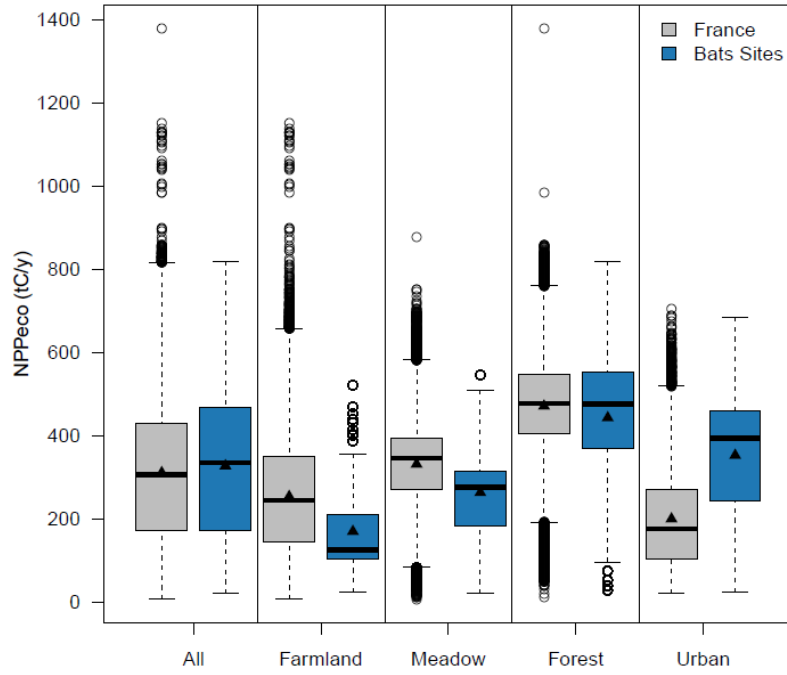


Figure S4: Bats point repartition in the France country and range of NPPeco according to whole country and to bats points for many land use: farmlands (n=399), meadows (n=90), forests (n=234) and urban areas (n=199). Horizontal line represents median and triangle represents mean.

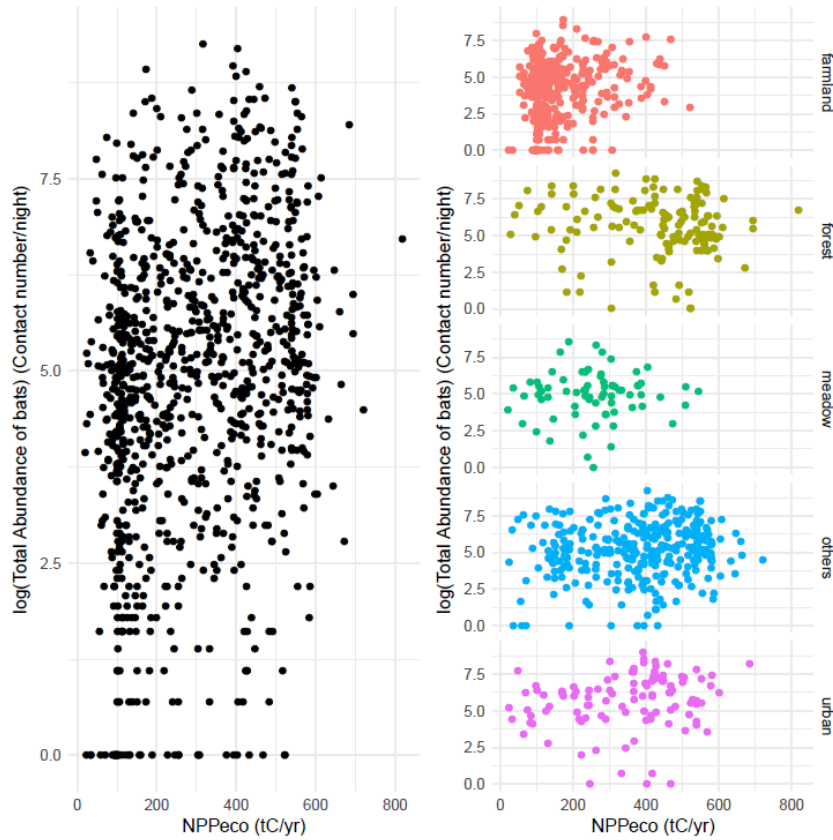


Figure S5: Total abundances at local scale (in log) of bats according to NPPeco gradients and landscape types (farmland, forest, meadow, urban, and others landscapes (sand, water, etc.)).

CHAPITRE IV

Table S1: Number of points by landscape subset with bats activity recorded at complete night (19h-9h) for all species, species groups and abundance.

	Null	All	Farmland	Meadow	Forest	Urban
(a) Species *						
<i>Barbastella barbastellus</i>	837	232	42	38	55	16
<i>Hypsugo savii</i>	811	292	8	3	44	54
<i>Miniopterus schreibersii</i>	849	261	4	4	42	44
<i>Myotis</i> sp.	8979	1497	390	157	276	143
<i>Eptesicus-Nyctalus</i> sp.	1990	1363	372	90	201	194
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	276	795	190	70	121	102
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	91	954	327	70	134	104
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	626	460	33	19	80	76
<i>Plecotus</i> sp.	2624	553	142	66	116	42
<i>Rhinolophus</i> sp.	2810	343	22	21	85	30
<i>Tadarida teniotis</i>	887	229	6	5	45	44
(c) Community masse index						
CMI (abundance)	46	979	335	72	139	108
CMI (presence/absence)	46	979	335	72	139	108
(d) Diversity indices						
Total abundance	23695	1009	358	73	141	108
Relative richness						

List of all species acronym:

Barbastella barbastellus (BarBar); *Hypsugo savii* (HypSav); *Miniopterus schreibersii* (MinSch); *Myotis alcathoe* (MyoAlc); *Myotis bechsteinii* (MyoBec); *Myotis brandtii* (MyoBra); *Myotis capaccinii* (MyoCap); *Myotis dasycneme* (MyoDas); *Myotis daubentoniid* (MyoDau); *Myotis emarginatus* (MyoEma); *Myotis mystacinus* (MyoMys); *Myotis nattereri* (MyoNat); *Eptesicus serotinus* (EptSer); *Nyctalus lasiopterus* (NycLas); *Nyctalus leisleri* (NycLei); *Nyctalus noctule* (NycNoc); *Pipistrellus kuhlii* (PipKuh); *Pipistrellus nathusii* (PipNat); *Pipistrellus pipistrellus* (PipPip); *Pipistrellus pygmaeus* (PipPyg); *Plecotus auratus* (PleAur); *Plecotus austriacus* (PleAus); *Plecotus macrobullaris* (PleMac); *Rhinolophus ferrumequinum* (RhiFer); *Rhinolophus hipposideros* (RhiHip); *Tadarida teniotis* (TadTen); *Vespertilio murinus* (VesMur).

CHAPITRE IV

Table S2: Body mass of bats used to determine Community Mass Index, expressed in grams (g), based on Penone et al. (2018).

Species	Body mass
<i>Barbastella barbastellus</i>	8.606
<i>Eptesicus nilssonii</i>	11
<i>Eptesicus serotinus</i>	22.645
<i>Hypsugo savii</i>	7.306
<i>Miniopterus schreibersii</i>	13.139
<i>Myotis alcathoe</i>	4.869
<i>Myotis bechsteinii</i>	9.253
<i>Myotis blythii</i>	23.776
<i>Myotis brandtii</i>	7.055
<i>Myotis capaccinii</i>	9.288
<i>Myotis daubentonii</i>	8.006
<i>Myotis emarginatus</i>	7.801
<i>Myotis escaleraii</i>	6.395
<i>Myotis myotis</i>	25.869
<i>Myotis mystacinus</i>	5.35
<i>Myotis nattereri</i>	7.332
<i>Myotis punicus</i>	24.228
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	49.565
<i>Nyctalus leisleri</i>	14.846
<i>Nyctalus noctula</i>	26.919
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	6.171
<i>Pipistrellus nathusii</i>	7.783
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	4.847
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	5.359
<i>Plecotus auritus</i>	7.766
<i>Plecotus austriacus</i>	8.647
<i>Plecotus macrobullaris</i>	8.867
<i>Rhinolophus euryale</i>	10.882
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	20.913
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	5.27
<i>Tadarida teniotis</i>	28.697
<i>Vespertilio murinus</i>	14.7

Reference:

Penone, C., Kerbiriou, C., Julien, J.-F., Marmet, J., Le Viol, I., 2018. Body size information in large-scale acoustic bat databases. PeerJ 6, e5370. doi:10.7717/peerj.5370

CHAPITRE IV

Table S3: Differences between two facets of intensification: HANPP and NPPeco. HANPP shows direct effect of human appropriation on bats assemblages whereas NPPeco shows remaining productivity available for bats assemblages after human appropriation. Each index; relative total abundances, relative richness, CMI based on abundances or richness, was response variable in model computed with HANPP or NPPeco. Estimates and AIC were given for all landscape types and farmland and urban subset landscape type at local and 1km buffer size. Best model, according to lowest AIC values was in bold. S column indicates type of spatial autocorrelation (SA) retained after Moran I coefficient and AIC selection which X for simple SA (X+Y), C for complete SA (X+Y+X²+Y²+XY) and A for distance autocovariate. Significant estimates values are in bold, standard errors in brackets, *n.c* correspond to not convergent model.

		All				Farmland				Urban						
		S		local		1 km		S		local		1 km				
		AIC	est.	AIC	est.	AIC	est.	AIC	est.	AIC	est.	AIC	est.			
Relative Abundance	HANPP	A	15165,82	-0.0026 (0.0012)*	15145,06	-0.0038 (0.0013)**	C	4483,92	-0.0129 (0.0063)*	4484,38	-0.0057 (0.0074)	C	1869,214	0.0045 (0.0027)	1877,25	0.0030 (0.0033)
	NPPeco		15156,52 (0.0012)***	15138,16 (0.0016)***	0.0088 (0.0016)***	4483,72 (0.0047)		4482,74 (0.0051)	0.0022 (0.0026)	1867,602 (0.0031)***	1876,504 (0.0045)		0.0070 (0.0070)			
Relative Richness	HANPP	A	4062,42	-0.0020 (0.0014)	4054,72	-0.0032 (0.0016)*	A	1271,34	-0.0007 (0.0041)	1267,796	0.0029 (0.0049)	X	457,264	-0.0085 (0.0041)*	459,246	-0.0040 (0.0046)
	NPPeco		4063,06	0.0052 (0.0016)**	4057,84	0.0043 (0.0019)*		1266,726 (0.0035)	1264,148 (0.0040)*	0.0060 (0.0087)	459,946 (0.0054)		0.0030 (0.0054)	459,774 (0.0068)	-0.0008 (0.0068)	
CMI ab	HANPP	A	13236,88	-0.0767 (0.1313)	13236,46	-0.0956 (0.1490)	A	4514,22	0.2980 (0.4040)	4515,4	0.5600 (0.4617)	A	n.c		1447,892	-0.3042 (0.4244)
	NPPeco		13235,74	0.2303 (0.1485)	13236,32	0.1157 (0.1778)		4513,06 (0.3508)	4513,9 (0.3946)*	0.6156 (0.7778)	n.c			1447,664 (0.5897)	-0.3419 (0.5897)	
CMI pa	HANPP	A	10755,22	-0.0210 (0.0383)	10749,98	-0.0539 (0.0429)	A	3587,7	-0.0109 (0.1098)	3594,14	0.0340 (0.1327)	X	1189,374	-0.1358 (0.1208)	1189,886	-0.0158 (0.1362)
	NPPeco		10754,66 (0.0435)*	10751,18	0.0696 (0.0521)	3585,94 (0.0947)		3592,22 (0.1094)	0.1359 (0.1699)	1189,362 (0.1563)	1189,78 (0.1977)		-0.0527 (0.1977)			

Statistical threshold: *** p < 0.001, ** p < 0.01, * p < 0.05

CHAPITRE IV

Table S4: NPPeco estimates for 4 bats assemblages: total abundances, by (a) species and taxa, (b) hunting groups and (c) community mass index for all landscapes and four landscape subsets (farmland, meadow, forest and urban) and three spatial scales (local, 100m and 1km). S column indicates type of spatial autocorrelation (SA) retained after Moran I coefficient and AIC selection which X for simple SA (X+Y), C for complete SA (X+Y+X²+Y²+XY) and A for distance autocovariate. Significant values are in bold, standard errors in brackets. *n.c* correspond to not enough data or not convergent model.

		All			Farmland			Meadow			Forest			Urban						
		S	local	100m	1km	S	local	100m	1km	S	local	100m	1km	S	local	100m	1km			
Total Abundance	NPPeco	A	0.0066 ** (0.0012)*	0.0044 ** (0.0013)*	0.0063 (0.0015)***	C	0.0022 (0.0047)	0.0004 (0.0049)	0.0026 (0.0051)	A	0.0077 (0.0053)	0.0041 (0.0059)	0.0085 (0.0065)	A	0.0024 (0.0030)	0.0025 (0.0037)	0.0002 (0.0043)	0.0106 ** (0.0031)*	0.0065 (0.0035)	0.0070 (0.0045)
	NPPeco ²		-0.0000 ** (0.0000)*	-0.0000 (0.0000)*	-0.0000 (0.0000)**		0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 * (0.0000)*	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	
(a) Species and taxa																				
BarBar	NPPeco	C	-0.0000 (0.0040)	0.0051 (0.0042)	0.0008 (0.0048)	X	0.0099 (0.0142)	0.0132 (0.0144)	0.0583 * (0.0225)*	C	0.0348 ** (0.0102)*	0.0217 (0.0123)	0.0211 (0.0139)	C	0.0319 * (0.0114)*	0.0185 (0.0110)	0.0270 * (0.0125)	i.d.		
	NPPeco ²		0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	-0.0001 * (0.0001)*		-0.0001 ** (0.0000)*	-0.0001 (0.0000)*	-0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)				
HypSav	NPPeco	A	-0.0106 (0.0054)*	-0.0117 (0.0053)*	-0.0028 (0.0077)	i.d.	i.d.	i.d.	i.d.	i.d.	i.d.	i.d.	A	-0.1169 (0.0495)*	-0.1459 ** (0.0554)	-0.1025 * (0.0405)	-0.0025 (0.0132)	-0.0172 (0.0116)	-0.0379 * (0.0183)	
	NPPeco ²		0.0000 * (0.0000)*	0.0000 (0.0000)*	0.0000 (0.0000)									0.0001 * (0.0001)*	0.0002 ** (0.0001)	0.0001 ** (0.0000)	0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)*	0.0001 ** (0.0000)	
MinSch	NPPeco	X	0.0151 (0.0074)*	0.0090 (0.0070)	0.0179 (0.0105)	i.d.	i.d.	i.d.	i.d.	i.d.	i.d.	A	-0.0375 (0.0372)	-0.0204 (0.0216)	-0.0542 * (0.0220)	-0.0089 (0.0150)	n.c	-0.0289 (0.0282)		
	NPPeco ²		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)								0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)	0.0001 * (0.0000)	0.0000 (0.0000)	n.c	0.0000 (0.0000)		
Myotis sp.	NPPeco	C	0.0029 (0.0020)	0.0043 (0.0019)*	0.0068 (0.0024)**	C	0.0089 (0.0046)	0.0085 (0.0048)	-0.0032 (0.0055)	C	-0.0075 (0.0072)	-0.0100 (0.0075)	-0.0123 (0.0070)	C	-0.0022 (0.0063)	-0.0046 (0.0078)	-0.0008 (0.0087)	0.0140 (0.0057)*	0.0120 (0.0056)*	0.0229 ** (0.0081)
	NPPeco ²		0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)*	0.0000 (0.0000)		0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)		0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)*	-0.0000 (0.0000)*	-0.0000 ** (0.0000)		
Eptesicus-Nyctalus sp.	NPPeco	C	0.0032 (0.0017)	0.0046 (0.0019)*	0.0018 (0.0022)	C	0.0162 * (0.0054)*	0.0201 * (0.0064)*	0.0176 (0.0073)*	C	0.0089 (0.0075)	0.0182 (0.0078)*	0.0173 (0.0102)	C	-0.0000 (0.0048)	0.0017 (0.0062)	0.0048 (0.0073)	0.0085 (0.0038)*	0.0053 (0.0047)	0.0051 (0.0056)
	NPPeco ²		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)*	-0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)*	-0.0000 * (0.0000)*	-0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)*	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	
PipKul	NPPeco	C	0.0155 ** (0.0018)*	0.0121 ** (0.0018)*	0.0170 (0.0022)***	C	0.0264 ** (0.0063)*	0.0264 ** (0.0067)*	0.0446 ** (0.0083)*	C	0.0095 (0.0057)	0.0073 (0.0067)	0.0053 (0.0072)	X	0.0118 (0.0047)*	0.0091 (0.0062)	0.0087 (0.0064)	-0.0003 (0.0051)	-0.0031 (0.0058)	0.0090 (0.0069)

CHAPITRE IV

PipPip	NPPeco ²	-0.0000 (0.0000)* **	-0.0000 (0.0000)* **	-0.0000 (0.0000)***		-0.0000 (0.0000)* **	-0.0001 (0.0000)* **	-0.0001 (0.0000)* **		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)* **	-0.0000 (0.0000)* *	-0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)
	NPPeco	0.0028 (0.0013)*	0.0013 (0.0015)	0.0021 (0.0017)		0.0062 (0.0048)	0.0034 (0.0055)	0.0094 (0.0057)		0.0041 (0.0064)	0.0015 (0.0064)	-0.0027 (0.0072)		-0.0021 (0.0035)	-0.0022 (0.0042)	-0.0042 (0.0048)		0.0107 (0.0044)*	0.0069 (0.0048)	-0.0009 (0.0077)
	NPPeco ²	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)		0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)
PipPyg	NPPeco	0.0096 (0.0024)* **	0.0082 (0.0028)* *	0.0094 (0.0032)**		0.0233 (0.0123)	0.0254 (0.0121)*	0.0360 (0.0161)*						-0.0120 (0.0099)	-0.0111 (0.0101)	-0.0175 (0.0112)		0.0140 (0.0055)*	0.0005 (0.0075)	0.0018 (0.0093)
	NPPeco ²	-0.0000 (0.0000)* **	-0.0000 (0.0000)* **	-0.0000 (0.0000)***		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	-0.0001 (0.0000)*		i.d.				0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)* *	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)
Plecotus sp.	NPPeco	0.0040 (0.0022)	0.0019 (0.0022)	0.0047 (0.0027)		0.0115 (0.0067)	0.0126 (0.0070)	0.0282 (0.0093)* *						0.0020 (0.0072)	0.0042 (0.0079)	-0.0060 (0.0089)				
	NPPeco ²	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)		-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	-0.0001 (0.0000)* *		i.d.				0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)		i.d.		
Rhinolophu s sp.	NPPeco ²																			
	NPPeco	0.0042 (0.0040)	0.0029 (0.0040)	0.0080 (0.0047)										-0.0001 (0.0088)	0.0043 (0.0104)	-0.0050 (0.0124)				
TadTen	NPPeco ²	0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)		i.d.				i.d.				0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)		i.d.		
	NPPeco	0.0106 (0.0052)*	0.0057 (0.0055)	0.0063 (0.0069)																
	NPPeco ²	-0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)		i.d.				i.d.				n.c				n.c		
VesMur	NPPeco																			
	NPPeco ²	i.d.					i.d.							i.d.				i.d.		

(c) Community masse index

CMI (ab)	NPPeco	A	0.2303 (0.1485)	0.0005 (0.0007)	0.1157 (0.1778)		0.6156 (0.3508)	n.c	0.7778 (0.3946)*		0.2528 (0.5695)	-0.1450 (0.6065)	-0.1492 (0.6785)	A	-0.1244 (0.5035)	-0.0164 (0.5562)	-0.3212 (0.6292)		0.0009 (0.0020)	0.0002 (0.0023)	-0.3419 (0.5897)
	NPPeco ²		-0.0002 (0.0002)	-0.0000 (0.0000)	-0.0001 (0.0003)	A	-0.0009 (0.0007)	n.c	-0.0013 (0.0009)		-0.0004 (0.0010)	0.0004 (0.0011)	-0.0000 (0.0013)	A	0.0001 (0.0006)	-0.0000 (0.0007)	0.0002 (0.0008)		-0.0000 (0.0000)	0.0000 (0.0000)	0.0006 (0.0008)
CMI (p/a)	NPPeco	A	0.0757 (0.0301)*	0.0449 (0.0320)	0.0483 (0.0361)		0.0942 (0.0657)	0.0813 (0.0666)	0.1177 (0.0758)		-0.0620 (0.1156)	-0.1040 (0.1215)	-0.0964 (0.1370)	A	-0.0438 (0.1061)	-0.0220 (0.1093)	-0.1177 (0.1243)		0.0961 (0.1083)	0.1379 (0.1123)	-0.0365 (0.1370)
	NPPeco ²		-0.0001 (0.0000)	-0.0000 (0.0000)	-0.0000 (0.0001)	A	-0.0001 (0.0001)	-0.0001 (0.0001)	-0.0002 (0.0002)		0.0001 (0.0002)	0.0002 (0.0002)	0.0001 (0.0003)	A	0.0000 (0.0001)	0.0000 (0.0001)	0.0001 (0.0002)		-0.0001 (0.0002)	-0.0002 (0.0002)	0.0000 (0.0002)

Statistical threshold: *** p < 0.001, ** p < 0.01, * p < 0.05

CHAPITRE IV

Table S5: Correlation table (Pearson' coefficient) at each spatial scale between environmental variables. Values in bold correspond to high correlated variables (>0.6).

(a) local	HANPP	NPPeco	distEau
NPPeco	-0.93****		
distEau	0.02	-0.03	
TempAnomaly	-0.18****	0.03	0.07**

(b) 100m	HANPP	NPPeco	Prop_Agri	Prop_Forest	Prop_Urban	SHDI
NPPeco	-0.93****					
Agri_prop	0.60****	-0.56****				
Foret_prop	-0.41****	0.48****	-0.54****			
Urbain_prop	-0.05*	-0.04	-0.34****	-0.21****		
SHDI	-0.31****	0.26****	-0.35****	0.00	0.39****	
distEau	0.02	-0.03	-0.05*	0.13****	-0.07**	-0.21****
TempAnomaly	-0.18****	0.02	-0.13****	-0.05*	0.21****	0.30****

(c) 1km	HANPP	NPPeco	Prop_Agri	Prop_Forest	Prop_Urban	SHDI
NPPeco	-0.93****					
Agri_prop	0.65****	-0.58****				
Foret_prop	-0.61****	0.66****	-0.61****			
Urbain_prop	0.12****	-0.19****	-0.32****	-0.20****		
SHDI	-0.29****	0.20****	-0.36****	0.03	0.38****	
distEau	0.02	-0.02	-0.01	0.08**	-0.13****	-0.24****
TempAnomaly	-0.19****	0.03	-0.13****	-0.02	0.13****	0.27****

Statistical threshold: **** p < 0.001, *** p < 0.01, ** p < 0.05, * p < 0.1

CHAPITRE IV

V. IMPACT DE L'INTENSITE D'USAGE DES SOLS
SUR LA STRUCTURE FONCTIONNELLE ET
TAXONOMIQUE DES COMMUNAUTES
AVIAIRES

IMPACT DE L'INTENSITE D'USAGE DES SOLS SUR LA STRUCTURE FONCTIONNELLE ET TAXONOMIQUE DES COMMUNAUTES AVIAIRES

A. CONTEXTE

Les analyses du chapitre IV ont révélé que l'intensité d'usage des sols sur des populations et communautés de chiroptères, engendrait une diminution de la diversité taxonomique (et de la masse), et donc potentiellement les services écosystémiques de régulation (Kunz et al., 2011), comme le contrôle des ravageurs phytophages, rendus par ces espèces nocturnes. L'impact, en altérant les écosystèmes est globalement négatif dans tous les milieux testés même si la force de cet impact diffère selon les milieux. Ainsi, on peut supposer que ce n'est pas seulement la quantité d'énergie disponible qui permet de soutenir la biodiversité, mais un ensemble de facteurs. Dans le contexte de mon travail de thèse, je considère que ces altérations peuvent correspondre aux perturbations liées aux activités humaines, que ce soit sur la disponibilité en ressources ou les dynamiques de population. La perturbation peut être vue comme le prélèvement cyclique de la ressource que l'Homme s'approprie pour répondre à ses besoins (HANPP(harv)). Ainsi, la prise en compte de l'énergie, non seulement disponible, mais également appropriée par l'Homme permettrait ainsi de mieux savoir quel facteur impacte le plus les communautés biologiques. Des études ont en effet montré que les méthodes conduisant à cette intensification, et des systèmes à fort rendements créent une forte perturbation (Benton et al., 2002; Dross et al., 2017; Gibbons et al., 2015; Guerrero et al., 2011; Kleijn et al., 2009).

Les modifications dans la dynamique d'une population sont susceptibles d'avoir des répercussions notables au niveau de la communauté. D'après la théorie SER, il est attendu qu'un changement dans la disponibilité de l'énergie dans le système entraîne un changement de richesse dans la communauté (Wright, 1983). Également nommée « diversité-productivité » (Abrams, 1995; Groner and Novoplansky, 2003), cette appellation plus large sous-entend un effet de la production non seulement sur la richesse en espèce, mais également sur la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés, encore rarement étudiée. Or, il a été montré que les caractéristiques fonctionnelles des espèces pouvaient contrôler, ou du moins moduler, la relation de « diversité-productivité » (Karl L Evans et al., 2006; Franzén et al., 2012; Šímová et al., 2011). Cependant, ces analyses ont été faites en étudiant la relation richesse-énergie/surface par guildes (e.g. prédateurs, espèces ayant une niche réduite). A notre connaissance, aucune étude ne s'est concentrée sur l'étude de la relation diversité-productivité

en intégrant la diversité fonctionnelle en tant que telle, alors que la prise en compte des traits pour l'étude de telles relations peut aider à la compréhension des mécanismes sous-jacents, mais également fournir une meilleure connaissance quant aux stratégies de management du milieu et la conservation de la biodiversité.

Dans ce chapitre, je me suis intéressée aux oiseaux nicheurs. A la différence des chiroptères, dont l'abondance et la diversité, étudiées via le programme Vigie-Chiro (activité de chasse détectée via l'acoustique), sont liées à la disponibilité en ressources alimentaires, l'abondance des oiseaux nicheurs mesurée par site via le STOC-EPS, soit le nombre de couple nicheurs, reflète une double contrainte à la fois en site de reproduction et en ressources alimentaires, et donc un phénomène de densité dépendance. Similairement aux chiroptères, de nombreuses espèces d'oiseaux sont considérées comme indicatrices de la qualité du milieu, surtout grâce à ce type de données qui autorisent des comparaisons multiples. Les oiseaux ont des écologies diverses et sont caractérisés par un grand nombre de traits fonctionnels différents, liés à leur habitat ou leur alimentation. Tandis que la niche grinellienne se réfère à la performance des espèces selon le gradient de variation des conditions écologiques, e.g. dans différents habitats (Grinnell, 1917), la niche eltonnienne focalise sur l'impact des espèces et les fonctions écologiques, e.g. à travers la morphologie et l'utilisation des ressources (Elton, 1927). A ce jour, peu d'études se sont intéressées à lier ces deux dimensions l'une à l'autre (Devictor et al., 2010a; Pearman et al., 2014; Thuiller et al., 2014), et encore moins se sont attachées à l'étude des différentes facettes de la diversité fonctionnelle – richesse, régularité, divergence – au sein d'un espace de traits multidimensionnel (Villéger et al., 2008). Ainsi, l'étude des communautés aviaires, par la présence des espèces à de nombreux niveaux trophiques, est particulièrement intéressante pour analyser l'effet de la productivité appropriée et perturbée par l'Homme. C'est un modèle pertinent pour étudier l'effet de l'intensité d'usage des sols (et tester la pertinence d'HANPP) sur la biodiversité et ses facettes taxonomique et fonctionnelle via la relation diversité-productivité.

B. OBJECTIFS

Ce chapitre vise à mieux comprendre quelles facettes de la diversité taxonomique et fonctionnelle sont impactées par l'intensité d'usage des sols et notamment via les composantes d'HANPP. L'analyse combinée de la diversité taxonomique et fonctionnelle améliorerait la compréhension des interactions entre la biodiversité et les altérations environnementales (l'intensité des usages des sols). Dans ce chapitre, j'ai donc exploré la

relation « diversité-productivité », en m'appuyant sur différentes mesures de la diversité fonctionnelle et taxonomique. Il s'agira de regarder la variabilité de ces facettes de biodiversité en fonction d'un gradient d'intensité d'usage des sols. Cette étude devrait permettre de déterminer quelles facettes de la diversité taxonomique et fonctionnelle sont impactées par les composantes d'HANPP, en matière de quantité d'énergie réelle, appropriée, récoltée et disponible. Comme point de départ de ce travail, je fais l'hypothèse que la **quantité d'énergie disponible influencerait plus la biodiversité** que l'énergie appropriée ou récoltée, car elle est directement liée à la quantité de ressources. En contexte d'intensification, je m'attends à une augmentation de la productivité récoltée et une diminution de la productivité disponible résultant en une **diminution de la richesse des communautés** au niveau taxonomique, et une **homogénéisation biotique fonctionnelle**.

B.1.1.1. DONNEES

Les analyses réalisées au sein de ce chapitre ont été basées sur les données issues du programme de science participative Suivi Temporel des Oiseaux Communs par Echantillonnages Ponctuels Simples (STOC-EPS). Chaque site d'échantillonnage, le carré, est assimilé à une communauté aviaire. Le protocole de récolte des données est détaillé dans le chapitre II (*cf.* section C.3). L'analyse des relations entre les communautés d'oiseaux et l'intensification s'est faite à l'échelle des carrés STOC, en considérant l'intensité au sein d'un rayon de 2km autour du centre du carré. Les relevés avifaunistiques des années 2004 à 2006 ont été utilisés de manière à avoir une cohérence temporelle avec les données HANPP (2006) mais également pour lisser d'éventuelles fluctuations interannuelles. Seuls les sites en deçà de 800m d'altitude ont été sélectionnés pour avoir des communautés comparables et éliminer les espèces spécialistes des milieux montagnards. Au total, cela représente un jeu de données de **2287 communautés** réparties selon **1192 carrés STOC** avec un total de **263 espèces** (Figure V-1).

La **richesse spécifique** a été calculée pour chaque communauté. La richesse spécifique ne représente qu'un aspect de la diversité et l'utilisation combinée de la diversité fonctionnelle peut améliorer la compréhension des interactions entre les aspects de la biodiversité et les altérations environnementales (Mouchet et al., 2010). Ainsi, différents indices fonctionnels ont également été calculés, basés sur des indices univariés lié à la moyenne – l'**indice de spécialisation à l'habitat** et le **niveau trophique** (*cf.* chapitre II, sections D.2.2.2 et D.2.2.3) et des indices multivariés lié à la variance – la **richesse**, la **régularité**, la **divergence** et la **dispersion fonctionnelle** (*cf.* chapitre II, section D.2.3). La niche fonctionnelle des espèces

CHAPITRE V

d'oiseaux et la structure fonctionnelle des communautés ont été caractérisées à l'aide de huit traits (Tableau V-1), obtenu gracieusement auprès de Wilfried Thuiller (2014) et compilés avec ceux disponibles dans la base de données développée par Pearman et al. (2014).

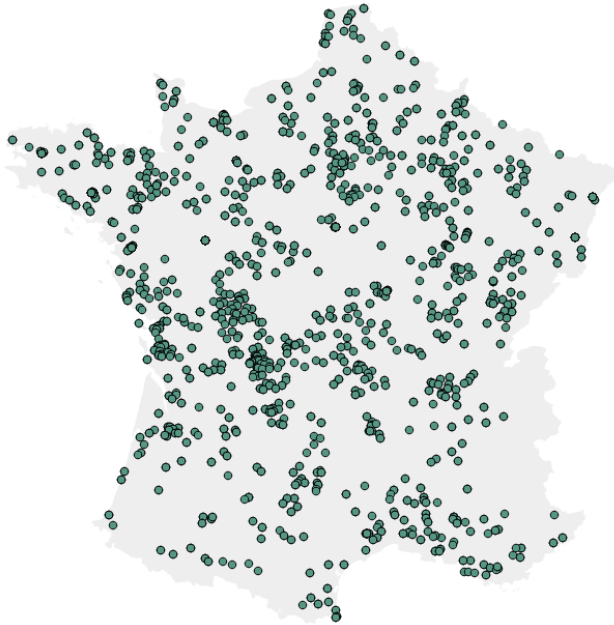


Figure V-1 : Distribution spatiale des 1192 carrés STOC-EPS, correspondant à 2287 communautés, suivis entre 2004 et 2006.

Pour caractériser le gradient d'intensité d'usage des sols, j'ai quantifié l'énergie **appropriée** (HANPP), **récoltée** (HANPPharv) et **disponible** (NPPeco) (*cf.* chapitre II, section B.1) et utilisé les valeurs moyennes de production au sein d'une zone de 2km autour du centre de chaque carré. Enfin, j'ai caractérisé le paysage à l'aide de la proportion de milieu urbain, agricole et d'un indice d'hétérogénéité du paysage (SHDI) grâce aux données CORINE Land Cover à une résolution de 25m (Copernicus Land Monitoring Service, 2018) et les conditions climatiques durant la saison de reproduction pour les années 2004 à 2006 grâce à la température moyenne et la somme des précipitations extraites de la plateforme E-OBS à une résolution de 30 arc-second (env. 30m) (Haylock et al., 2008) au sein de cette même zone.

CHAPITRE V

Tableau V-1 : Traits fonctionnels utilisés, provenant de la base de données compilée par Thuiller et al. (2015).

Trait ou indice	Type de variable	Codage ou unité
Masse corporelle	Continue	mg
Régime alimentaire	Catégorielle Graine, noix, grain/fruits/partie végétale, invertébré, poisson, petit mammifère, grand mammifère, reptile, vertébrés, petit oiseau, grand oiseau, os, charnier	Chaque sous-catégorie est codée en (0/1)
Comportement de recherche alimentaire	Catégorielle Poursuite, attaque, glane, bondit, broute, pique, retournement d'objet, sonde, filtre	sous-cat. en (0/1)
Milieu de prospection alimentaire	Catégorielle Eau (prof/surface), boue, canopée, Buisson, végétation, air	sous-cat. en (0/1)
Activité	Catégorielle Nocturne, crépusculaire, diurne	sous-cat. en (0/1)
Habitat	Catégorielle Prairie humide, marais, prairie sèche, rocher, torrent, rivière, littoral, marais salant, limon, plage, roselière, forêt résineuse, forêt décidue, forêt mixte, milieu méditerranéen, forêt ouverte, lisière forestière, arbuste, ville, jardin, air	sous-cat. en (0/1)
Position du nid	Catégorielle Elevé, trou d'arbre, au sol	sous-cat. en (0/1)
Environnement de nidification	Catégorielle Prairie humide, marais, prairie sèche, étendue sableuse, bord de lac, forêt résineuse, forêt décidue, forêt mixte, milieu méditerranéen, forêt ouverte, lisière forestière, arbuste, paroi rocheuse, affleurement, arbuste, ville, jardin, bâtiments	sous-cat. en (0/1)

B.1.2. METHODES D'ANALYSES

L'analyse de ces tendances a été effectuée en deux étapes. Dans une première partie, je me suis intéressée à déterminer si les **composantes d'intensité d'usage des sols seules** pouvaient bien prédire la biodiversité. L'intégration de la **composition du paysage et du climat** s'est faite dans une seconde partie afin de regarder la part d'explication relative de ces paramètres. Dans les deux analyses, j'ai testé ces relations grâce à des **modèles linéaires mixtes** (GLM), prenant en compte l'année, le site et la région dans lesquels sont situés ces communautés en tant qu'effets aléatoires.

C. PRINCIPAUX RESULTATS

Les communautés aviaires ont des réponses significatives mais contrastées aux indices d'intensité d'usage des sols, révélant des compromis à trouver pour concilier à la fois conservation de la biodiversité et intensité d'usage pour répondre aux besoins humains. La quantité d'énergie récoltée semble être l'aspect de l'intensité le plus impactant pour les communautés, et non la quantité d'énergie disponible. Mes résultats suggèrent que **la baisse**

du nombre d'espèces, de la régularité fonctionnelle et du niveau trophique moyen le long du gradient d'intensification, correspond à une augmentation de l'intensité d'usage des sols. En revanche, plus l'intensité augmente, plus la proportion d'espèces spécialistes des milieux agricoles augmentent dans ces communautés. Ces changements dans la diversité et la structure des communautés sont à rapprocher d'une déplétion des ressources (en qualité et quantité) et à un filtrage environnemental engendrés par l'appropriation de la NPP par et pour les activités humaines aboutissant ainsi à une **simplification biotique**, i.e. des communautés moins riches et composées d'espèces ultraspécialisées (granivores, et habitat agricoles). Les richesse, divergence et dispersion fonctionnelles ne semblent pas être impactées par l'intensité d'usage des sols. Lorsque j'intègre les paramètres paysagers et climatiques dans l'analyse, il ressort que les communautés semblent plus fortement liées à la proportion de milieux agricoles dans le paysage que l'intensité. Bien que non corrélés, un paysage avec une très grande production prélevée correspond aux milieux agricoles, expliquant ainsi cette relation et la plus grande fréquence d'espèces spécialistes de ces milieux dans les communautés soumises à fort régime d'intensité.

D. CONCLUSION

Ces résultats mettent en avant, plus que l'énergie disponible, l'impact du prélèvement humain, montrant les effets forts de l'intensification des pratiques sur la biodiversité. Le degré de perturbation du milieu semble plus important que l'énergie disponible. Cependant, HANPP_{harv} peut également représenter l'énergie qui n'a pas encore été récoltée au printemps et qui est donc potentiellement disponible pour la biodiversité. Ils montrent également l'intérêt d'utiliser simultanément différentes mesures complémentaires de la biodiversité pour avoir une vision plus entière des mécanismes derrière les changements de biodiversité. En effet, à niveau de richesse équivalente, la structuration fonctionnelle des communautés est différente et simplifiée. L'absence de réponse de trois des indicateurs de diversité fonctionnelle questionne sur l'effet potentiel de facteurs structurant les communautés, autres que la production (prélevée ou restante). La forme des courbes suggère qu'il serait possible, à haut niveau d'intensité, d'avoir un gain important et stable de biodiversité taxonomique et fonctionnelle en réduisant faiblement la quantité de production prélevée (et maintenant ainsi la fourniture énergétique pour répondre aux besoins humains).

E. ARTICLE: « Land use intensity shapes the degree of specialization and the functional structure of French avian communities »

Article en révision dans « Ecology and Evolution »

Claire Lorel^{a*}, Isabelle Le Viol^b, Christoph Plutzar^c, Frédéric Jiguet^a, and Maud Mouchet^a

^aCESCO, MNHN-CNRS, SU, CP135, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

^bCESCO, MNHN-CNRS, SU, Station biologique de Concarneau, quai de la Croix, 29900 Concarneau, France

^cInstitute of Social Ecology, University of Natural Resources and Life Sciences, Shottenfeldgasse 29, A-1070, Vienna, Austria

ABSTRACT

The acknowledged growing urbanization and agriculture intensification (land use intensity, LUI) pose considerable threats to biodiversity and ecosystem services. A main mechanism could result from the alteration of the Net Primary Production (NPP) supporting ecosystem functioning and biodiversity, but its importance in driving community patterns compared to other drivers has been rarely assessed. Here, we investigated which facet of biodiversity, and avian diversity in particular, was most affected by LUI. We also estimated the relative importance of LUI compared to landscape structure and climatic conditions. We used a large-scale standardized bird dataset (263 species, 1192 sampling units) and linear mixed models and variance partitioning to evaluate the effect of Human Appropriation of Net Primary Production framework (i.e., actual NPP, harvested NPP and available NPP) used as a proxy of LUI on avian community structure. Specifically, we evaluated species richness, mean trophic level, habitat specialization and multi-dimensional functional indices (i.e., richness, evenness, divergence and dispersion). Most biodiversity-LUI relationships were significant but had contrasting shapes between taxonomic and functional diversity indices. Our findings indicated that Harvested NPP was the best predictor of diversity patterns compared to other LUI indices. Species richness, functional evenness and trophic level tended to decrease, whereas habitat specialization was higher for high levels of intensity (harvested NPP). Functional richness, divergence and dispersion showed no significant relationship with LUI indices.

Our study demonstrates the direct impact of harvest NPP, without neglecting landscape components, showing the strong effect of intensification practices on biodiversity. It highlights the interest to estimate simultaneously species and functional diversity indices to better understand the biodiversity changes, especially in a conservation perspective.

KEYWORDS

Avian community, community specialization index, community trophic index, functional diversity, functional evenness, NPPeco, HANPPharv.

1. INTRODUCTION

Though geoclimatic factors and evolutionary history have shaped biodiversity patterns at large spatial and temporal scales (Bellard et al., 2012; Thuiller, 2007), anthropogenic changes, especially land use changes, are widely acknowledged as the major drivers of the current losses in biodiversity (Chapin et al., 2000; McGill et al., 2015; Newbold et al., 2015; Sala et al., 2000). Land use intensity (hereafter ‘LUI’) has been seen as a solution allowing societal objectives maintain (urbanization, agricultural production), by increasing the outputs per land unit through improved management practices or increased used of inputs such as fertilizers, pesticides or energy (Erb et al., 2013). The concept of LUI should be synthetized by three dimensions: (i) input intensity, (ii) output intensity, and (iii) associated system-level intensity of land-based production (Erb et al., 2013; Kuemmerle et al., 2013). These dimensions are usually used separately, leading to a dichotomous or fragmented view of LUI. There is a need for a robust analysis that takes all three dimensions into account (Erb et al., 2013; Kuemmerle et al., 2013).

Most of LUI pathways interfere with the dynamics of ecosystems through the disruption of energy supply. Evans et al. (2005b) discriminate two energy metrics: the solar energy and the productive energy. At large scale, the energy made available to consumers (in the form of biomass) largely depends on plant productivity. Thus, net primary production (‘NPP’) could be a suitable energy metric, mediated by the degree of LUI: a higher productivity means a higher energy available for humans but not necessarily for biodiversity.

The relationship between biodiversity and available energy of ecosystems is one of the most important and widely studied relationships (Gaston, 2000; Hawkins et al., 2003; Wright, 1983). However, the shape of this “species-energy” or “productivity-diversity” relationship depends on the measures of the kind of energy available, the scale and the taxon considered (Cusens et al., 2012; Storch et al., 2018). At a large scale, this relationship is positive: more energy or production leads to more species number (Cusens et al., 2012; Evans et al., 2005b).

In LUI context, the available energy (NPP) for biodiversity decreases with the increase of human appropriation of net primary production, engendering a decrease of biodiversity, but only few studies have examined this relationship while accounting for human impact on NPP through LUI effects (but see Haberl et al., 2005, 2004; Mouchet et al., 2015). Moreover, the shape of the relationship between functional diversity (hereafter “FD”) and NPP under LUI has rarely been assessed (but see Dross et al., 2017; Pellissier et al., 2017), even though FD is

perceived as particularly important: ecosystem functioning is directly related to NPP, changes in NPP should have consequences on the functional structure of biological communities and ecosystem services supply (Hooper et al., 2005). The loss of FD can even be more important than a loss of species richness in agro-ecosystems (Flynn et al., 2009). Many ways exist to quantify FD, which are: (i) the Community Weighted Mean trait value, related to the mass-ratio hypothesis (Grime, 1998), and (ii) the characterization of the multivariate functional space, related to functional complementarity or redundancy among species (Mason et al., 2005; Morelli et al., 2017b). By combining response and effect traits in a multi-faceted approach, it would allow better estimates of the community functional structure under LUI (Díaz et al., 2007).

The human appropriation of net primary production (HANPP, Imhoff et al. 2004) is a large spatially explicit index based on the characterization of the output intensity with NPP harvest (HANPPharv) and is used to assess ecosystem-level changes caused by NPP losses (or gains) resulting from land-use and land-cover changes (Haberl et al., 2007). Currently, 42% to 72% of NPP in Western Europe is diverted by and for human societies (Imhoff et al., 2004; Plutzer et al., 2015), leaving only a small amount of NPP available for biodiversity (NPPeco). Thus, HANPP framework (i) integrates several dimensions of LUI to avoid misunderstanding of global processes, and (ii) assesses a suitable energy metric (NPP) for investigating species energy relationship.

The objective of this work is to investigate the effect of LUI, using HANPP framework, on species richness and functional facets of biodiversity. We assume that the spatial variation of NPPeco should be the best predictor of biodiversity patterns, instead of HANPP or HANPPharv, because it represents the energy available for biodiversity under LUI. Functional indices integrating trophic chains (consumers levels) may be more susceptible to react to NPP quantity, increasing regularity and species number in communities, in accordance with the theory of a species-energy relationship under LUI at a macroscale (Evans et al., 2005b, 2008; Hawkins et al., 2003; Pellissier et al., 2017). Along the LUI gradient, we hypothesized:

- At low LUI: a higher NPPeco may be available for biodiversity, with lower HANPP and HANPPharv. Consequently, we can assume higher resources, qualitatively and quantitatively, leading to higher number of individuals sustaining viable populations, increasing species richness, and community mean trophic level (Evans et al., 2005b; Gaston, 2000). These favorable conditions can promote niche partitioning and more abundant

dissimilar species (Abrams, 1995; Evans et al., 2005b), leading to higher average specialization of communities and functional diversity.

- At intermediate LUI: we suppose that both intermediate levels of NPPeco and HANPP/HANPPharv, allow to maintain high levels of richness, with a weak community specialization due to the coexistence of many species with different habitat preferences or resource uses, including generalists' ones.

- At high LUI: We expect an increase of HANPPharv, and a decrease of NPPeco, that could lead to a stronger environmental filtering of communities, resulting from the decrease of available niches, with only few species adapted to intensively managed and artificially enriched ecosystems, e.g., homogeneous crops (Laliberté et al., 2013). We could expect a decrease in both richness and FD facets (Flynn et al., 2009; Luck et al., 2013; Rader et al., 2014) although Pakeman (2011) showed that functional evenness was promoted by a high level of intensity. Similarly, Doxa et al (2012) showed that both high and low levels of LUI can lead to strong niche partitioning among few very specialized and functionally dissimilar species. Indeed, high levels of LUI are expected to result in high deficit of resources, while low levels of LUI can be found in system that are naturally poor or environmentally very constrained.

To test the above-mentioned hypotheses and the relationships between different facets of biodiversity and LUI, we compared seven biodiversity indices to HANPP framework across French landscapes, calculated on bird communities from the French breeding bird survey (FBBS). To study the relationships between LUI and biodiversity, we used linear mixed models. In a first step, we tested LUI alone. Since climate and landscape structure influence biodiversity pattern (Tews et al., 2004), we integrate the covariates to study in a second step.

2. METHODS

2.1. Biodiversity data: the French Breeding Bird Survey

Avian communities are sensitive to change (Jiguet et al., 2007), encompass different trophic levels and support numerous ecosystem services (Sekercioglu, 2012; Sekercioglu et al., 2004). We established the avian community patterns at the French metropolitan scale using data collected by the French Breeding Bird Survey (FBBS, STOC EPS - Vigie-Nature, 2018), which is a national standardized monitoring scheme (Jiguet et al., 2011). The FBBS

dataset encompasses large climatic and environmental gradients, i.e., four bioclimatic regions (Atlantic, Alpine, Continental, Mediterranean) and a large LUI gradient (Jiguet et al., 2012). The FBBS dataset also offers a high-quality, large-scale, multi-year and multi-site survey. Within each 2x2 km FBBS survey site, observers conducted 10 evenly distributed point counts for 5 minutes. Within each site, each point was surveyed twice per year during the spring (for details, see Jiguet et al. (2011)). We calculated the relative abundance of each detected species at each sampling point and kept the maximum value observed between the two annual sessions for each species. We then summed the counts from the 10 points within each site to obtain an annual local relative abundance of each species per site. To be consistent with temporal scale of the HANPP dataset (see below) and to account for short-term fluctuations (Jiguet et al., 2011), we selected bird relative abundance from 2004 to 2006.

We chose 1192 different sites surveyed between 2004 and 2006 and located at low altitudes (<800 m), in order to focus on comparable communities and avoid range-restricted, cold-dwelling mountain specialists (Fig. 1). This selection resulted in 2287 communities over 2004-2006, with a total of 263 breeding common bird species recorded in 802 ± 36 sites/year, with an average of 41 ± 9 species per site.

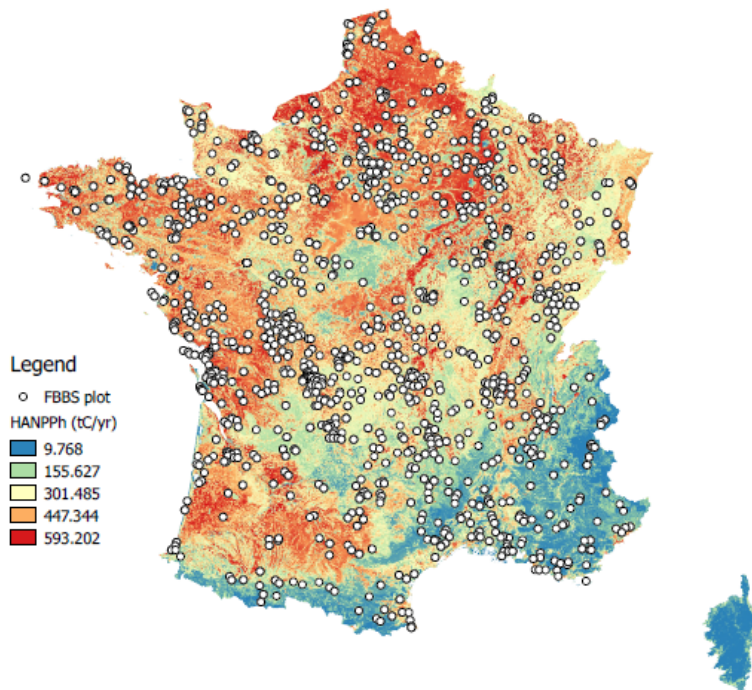


Figure 1: Spatial pattern of harvested NPP (HANPP_{Phary}, tC/yr) across France. Dots represented sites monitored in the French Breeding Bird Survey between 2004 and 2006 (n=1192 sites).

2.2. Functional characterization of bird species

Trait-based approaches are well-suited to assess the response of species to environmental changes (i.e., response traits) and their influence on ecosystem functioning (i.e., effect traits) (Cadotte et al., 2011; Díaz and Cabido, 2001; Gagic et al., 2015; Lavorel and Garnier, 2002). We used eight functional traits related to resources acquisition and habitat preferences and two specialization indices. The eight functional traits were selected following Thuiller et al. (2015) and are related to trophic interactions and resource acquisition (Luck et al., 2012; Sekercioglu, 2011, 2006): body mass, traits related to trophic niche (effect traits) such as diet, feeding behavior, feeding location, activity, and traits related to habitat niche (response traits) such as foraging and nesting habitat for the 263 species. The Species Specialization Index (SSI, Julliard et al., 2006) and the Species Trophic Index (STrI, BWPI, 2006) are two continuous indices in relation to available NPP (variability and quantity) in the ecosystem. The SSI is a continuous habitat specialization index calculated for each species based on its relative abundance across the 18 different habitat classes recorded by the BBS observers (Jiguet et al., 2011). The STrI is the continuous index that represents the proportion of seeds/plants, invertebrates, and vertebrates in a species' diet, weighted by 1, 2 and 3, respectively. Values are then exponentially-transformed to put more weight on species higher in the trophic web. For a full description of each trait and index, see Table A1 in Supplementary Materials.

2.3. Assessing community's composition and functional structure

We used complementary indices to describe the different facets of a bird community structure: species richness (SR) and multidimensional indices for FD (Table A2).

We calculated the Community Specialization Index (CSI, Julliard et al. 2006) and the Community Trophic Index (CTrI, Jiguet et al. 2012), which are SSI and STrI, respectively, averaged at the community level and weighted by species relative abundances. CSI measures the average degree of habitat specialization among the individuals composing the local community. CSI increases with the number of specialized species in a community. CTrI distinguishes between communities with relatively more seed-eaters (e.g., low trophic level, low CTrI), and communities with relatively more insectivorous and carnivorous species (e.g., high trophic level, high CTrI).

We also calculated: Functional Richness (FRic), Functional Evenness (FEve), Functional Divergence (FDiv) and Functional Dispersion (FDis) (Laliberté and Legendre, 2010; Mason

et al., 2005; Villéger et al., 2008). These complementary indices explored different facets of FD and described the distribution of species and their abundances within the functional multidimensional trait space. We first used a Principal Coordinates Analysis (PCoA) to circumvent the constrain that the number of traits must not exceed the number of species in a community and potential correlations among traits. We calculated species dissimilarities thanks to generalization of Gower's distance, relevant in the case of mixed and fuzzy-coded traits (Pavoine et al., 2009). We assessed the quality of the functional space to choose the relevant number of dimensions following Maire et al. (2015). All diversity calculations were performed using the *multidimFD* R function (Villéger, 2018).

Values of FD indices were standardized using the Standard Effect Size (SES, Gotelli & McCabe, 2002) to account for differences in communities across sites, following: $SES(FD) = (FD_{obs} - \mu FD_{exp}) / \sigma FD_{exp}$, with FD being the FD index value observed (FD_{obs}) or expected (FD_{exp}) under an independent-swap null model that removed any trivial effects caused by SR (Gotelli and Entsminger, 2003). Significantly low and high SES(FD) values provided evidence for environmental filtering and limited similarity, respectively (Gotelli and McCabe, 2002). The distribution of expected values was based on 999 randomizations of the community matrix while maintaining species occurrence frequency and SR at each site using the function *randomizeMatrix* in the “picante” package (Kembel et al., 2010).

2.4. Assessing LUI using the HANPP framework

The HANPP concept is an estimator of anthropogenic pressure on ecosystems (Erb et al., 2013). HANPP has been developed as an integrated socio-ecological indicator of LUI (Imhoff et al., 2004) and measures the overall effect of human activities on the flow of biomass and productivity within the ecosystem. HANPP is associated with changes in global biogeochemical cycles (of carbon, water, nitrogen, etc.) as well as in ecosystem functions, services and biodiversity (Krausmann et al., 2009). There are two ways to quantify HANPP which reflect either ecological or societal perspectives. In the ecological perspective, NPP left in an ecosystem after harvests for non-human organisms (NPP_{eco}) is subtracted from the potential NPP of natural land cover that would exist under current climatic conditions but in the absence of human land use (NPP_{pot}), which result from models (Lund-Potsdam-Jena, a dynamic global vegetation model) (eq. 1). It provides a measure of the impact of human activities on the availability of energy in ecosystems.

$$HANPP = NPP_{pot} - NPP_{eco} \quad (\text{eq. 1})$$

In the societal perspective, HANPP is the sum of NPP harvested for socio-economic use (HANPPharv) and productivity changes induced by land use change (HANPPluc) (eq. 2).

$$HANPP = HANPPharv + HANPPluc \quad (\text{eq. 2})$$

HANPPharv itself is calculated as the difference between actual vegetation (NPPact) and the NPPeco (eq. 3).

$$HANPPharv = NPPact - NPPeco \quad (\text{eq. 3})$$

To disentangle the different LUI effects on biodiversity, we used NPPact, NPPeco, HANPPharv and HANPP. Besides, HANPP may decline even if biomass quantity harvest grows due to the vegetation artificially increased (HANPPluc) with agriculture intensification (Haberl et al., 2001; Krausmann, 2001), justify the use of different indices of the HANPP framework. We chose to use the societal perspective of HANPP. Indeed, in the ecological perspective, HANPP values are directly influenced by the modelled values of NPPpot, rather than observed values. Finally, FBBS surveys occur before the harvesting season, using NPPact to estimate the levels of NPP during FBBS monitoring (April-to mid-June) seemed appropriate. HANPP, NPPact, NPPeco and HANPPharv indices, expressed in unit tC/year, were mapped at a 1km resolution for year 2006 (Fig. 1) (Plutzer et al., 2015). HANPP framework indices were extracted and averaged inside a 2km buffer zone around the center of each FBBS site to match with the resolution of bird data following Devictor & Jiguet (2007) and Chiron et al. (2010).

2.5. Exploring climatic and landscape effects on bird communities

At a broad geographical scale, climate and landscape composition and structure are known to have an effect on bird community patterns (Jetz et al., 2007). We also integrated these in the analyses to account for the complex links between HANPP framework and these drivers. We calculated climatic mean temperature (temp), and annual precipitation (prec) during breeding season from E-OBS in 30 arc-seconds resolution (v.15, Haylock et al., 2008), averaged inside the same 2km buffer zone used to average HANPP components. For land cover structure, we calculated the proportion of three land cover types in the same 2km buffer zone for urban (%urban), agricultural (%agri) and semi-natural (%semi) areas, using CORINE raster data at the 250m resolution for the year 2006 (Copernicus Land Monitoring Service, 2018). Then, we calculated land cover diversity (SHDI) with the Shannon index, based on the fifteen land cover categories of the level 2 of CORINE dataset.

2.6. Statistical analysis

We assessed the biodiversity-LUI relationships in a two-step process. First, we tested how each HANPP component influenced bird community structure. But these HANPP components also integrated climatic and landscape variabilities (Lorel and al., submitted). Therefore, we tested the biodiversity-LUI relationship accounting for landscape and climate in a second step. In a first step, we focused on the effect of each HANPP component on the different aspects of bird community structure. We modelled bird community structure patterns using each biodiversity index as a response variable and each HANPP components as explanatory variables separately, with a linear mixed model following a gaussian error distribution (Bates et al., 2015). To account for any non-linearity in the biodiversity-LUI relationship, we included both linear and quadratic terms of the HANPP components. We also added random effects: the site ($n_{\text{site}}=1093$) and the year of sampling ($n_{\text{year}}=3$) to consider replications across years, and biogeographical regions to consider climatic and ecological specificities ($n=4$).

In a second step, we assessed the LUI effect on biodiversity while disentangling the effects of landscape structure and climate, by regressing each biodiversity index against HANPP components, landscape component (percentages of each main land cover and SHDI) and climatic (i.e., temperature and precipitation) variables. Likewise, we used a linear mixed model with both linear and quadratic terms of the explanatory variables and the site, the year of sampling and biogeographical regions as random effects (eq. 4).

$$\text{Biodiversity metrics} \sim \text{LUI metrics} + \text{LUI metrics}^2 \pm (\text{Environmental conditions} + \text{Environmental conditions}^2) + (1|\text{site}) + (1|\text{year}) + (1|\text{regions}) \quad (\text{eq. 4})$$

Because of collinearity between landscape indices and HANPP components, we excluded %semi in the complete model ($\text{cor}_{\text{semi-agri}} = -0.82$; $p < 0.001$, and $\text{cor}_{\text{semi-NPPeco}} = 0.78$; $p < 0.001$, Table A3).

Normality and homoscedasticity of the residuals were checked *a posteriori* for each model. Spatial autocorrelation in the residuals was checked using Moran's I autocorrelation coefficient. Autocorrelation was not detected in any model. For each biodiversity index, the best model was chosen thanks to AIC and dredge selection (Barton, 2016). We estimated the variance explained by the model thanks to the marginal and conditional coefficients of determination for linear mixed model with the Nakagawa & Schielzeth's R^2 (Nakagawa and Schielzeth, 2013). We estimated the relative component importance with a partitioned

variance method adapted for mixed models (Snijders and Bosker, 2012). All statistical analyses were conducted with R software (version R.3.3.2, R Core Team, 2017).

3. RESULTS

3.1. HANPP components were, alternatively, the best LUI predictors of biodiversity patterns

When testing which HANPP component was the most predicting variable of biodiversity indices (without accounting for covariates), HANPP was never selected as the best variable using the AIC selection procedure (Table 1a). NPPeco was selected as the best predictor of CSI, CTrI, FRic and FDis, while HANPPharv was selected for SR and FEve. The quadratic term of NPPact was only selected as the best predictor for FDiv (Fig. 2 and Table A4 for model estimates). When environmental conditions were accounted for, models with HANPPharv were selected as best models for explaining four diversity indices (SR, CSI, FEve, FDis, Table 1b). CTrI was better explained by NPPeco models, whereas FRic, FDiv and FDis were better explained by models with HANPP (Table 1b).

The HANPP components alone permitted to explain a low variance in biodiversity indices variability, ranging from $R^2m=1\%$ for FEve and FDiv, to $R^2m=14\%$ for CSI. The implementation of landscape structure and climatic variables increased these variances explained by 2 in general (Table 1).

For clarity, we will only detailed result with NPPeco and HANPPharv predictors. Additionally, a decrease of NPPeco generally means an increase of HANPPharv, but at low level of HANPPharv, large gradient of NPPeco remains (Fig. 2d).

CHAPITRE V

Table 1: Characterization of best LUI index (HANPP, HANPPharv, NPPeco, or NPPact) explaining biodiversity indices patterns thanks to linear mixed model (LMM). Values, expressed in %, correspond to variance explained, for fixed effect only (R^2_m), and for fixed and random effects (R^2_c). dAIC present the AIC difference with the best model (if dAIC=0, the considered, with one HANPP component, model is the best). Functional diversity components were standardized using standardized effect size to discard any species richness bias. Best models, in terms of AIC, are in bold.

LUI		SR	CSI	CTrI	FRic	FEve	FDiv	FDis
(a) Biodiversity ~ LUI metric + random effects								
R^2_m	HANPP	5,33	7,47	3,39	9,55	1,11	0,11	8,03
	HANPPharv	8,41	4,72	3,23	8,67	1,43	1,02	1,75
	NPPeco	5,01	11,22	5,09	9,96	1,33	0,63	8,03
	NPPact	4,34	14,06	2,48	0,27	0,75	1,79	5,11
R^2_c	HANPP	84,64	92,41	71,19	69,59	14,02	54,47	78,37
	HANPPharv	84,52	90,09	72,60	70,53	14,24	54,79	75,01
	NPPeco	86,04	92,20	71,10	70,61	14,05	54,47	79,78
	NPPact	85,49	89,90	72,61	65,91	14,25	54,65	73,17
dAIC	HANPP	-32,88	-69,26	-23,97	-36,78	-6,85	-22,69	-29,05
	HANPPharv	0	-120,73	-17,98	-64,47	0	-14,57	-104,18
	NPPeco	-21,08	-2,60	0	0	-3,02	-15,55	0
	NPPact	-22,63	0	-28,37	-132,50	-13,46	0	-55,00
(b) Biodiversity ~ LUI metric + landscape + climate + random effects								
R^2_m	HANPP	11,96	19,24	6,07	17,39	1,45	2,65	15,82
	HANPPharv	14,85	23,66	5,71	16,71	2,10	2,51	15,65
	NPPeco	12,13	17,91	8,08	16,80	1,33	2,62	15,64
	NPPact	14,36	20,36	3,44	17,22	1,68	3,07	15,70
R^2_c	HANPP	86,38	91,38	69,85	65,38	14,08	54,60	74,55
	HANPPharv	84,83	90,40	70,72	66,22	14,39	54,59	75,34
	NPPeco	85,71	92,18	69,55	66,38	14,05	54,60	75,17
	NPPact	85,02	91,07	71,47	66,92	15,75	54,68	75,37
dAIC	HANPP	-20,59	-24,34	-24,40	0	-10,17	-1,70	0
	HANPPharv	0	0	-10,42	-9,93	0	-3,32	-2,36
	NPPeco	-23,77	-21,84	0	-10,79	-10,92	-3,66	-2,35
	NPPact	-3,11	-18,90	-35,39	-5,63	-12,60	0	-2,17

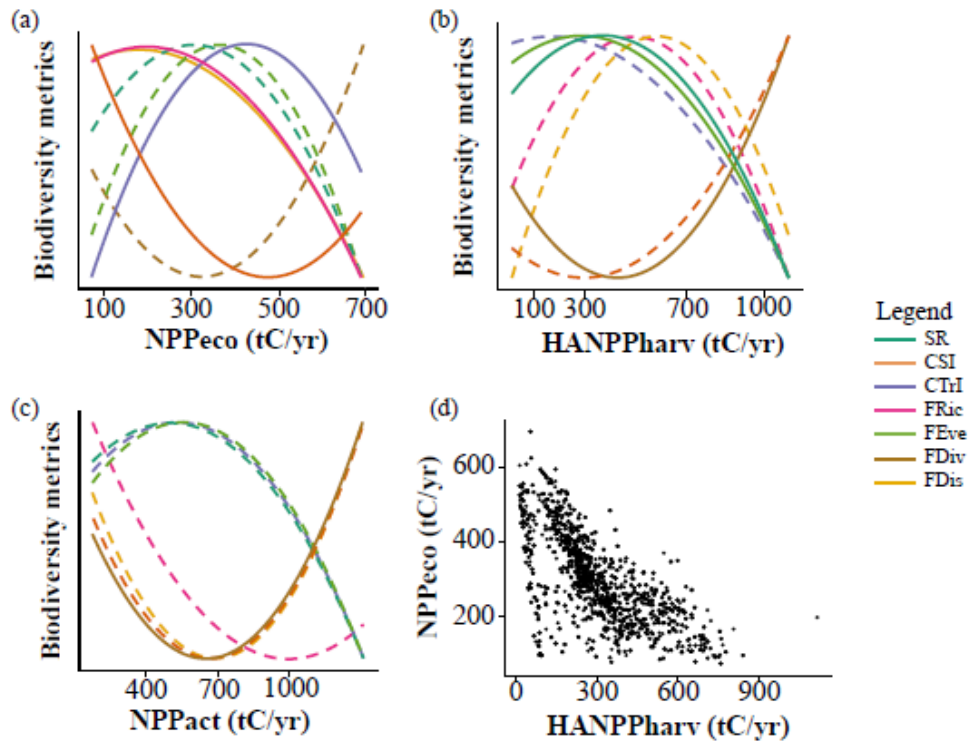


Figure 2: Predicted biodiversity-LUI relationship from only HANPP components modelling (LMM). LUI indices were alternatively represented by (a) NPPeco as available NPP remaining after harvests, (b) HANPPharv as harvests NPP for human needs, (c) NPPact as total existing NPP. LUI metrics were expressed in tons of Carbon per year. (d) Generally, more HANPPharv means less NPPeco through triangular relationship. Best models between LUI metrics were represented by full-lines for each biodiversity metrics, alternative ones were represented by dashed-lines.

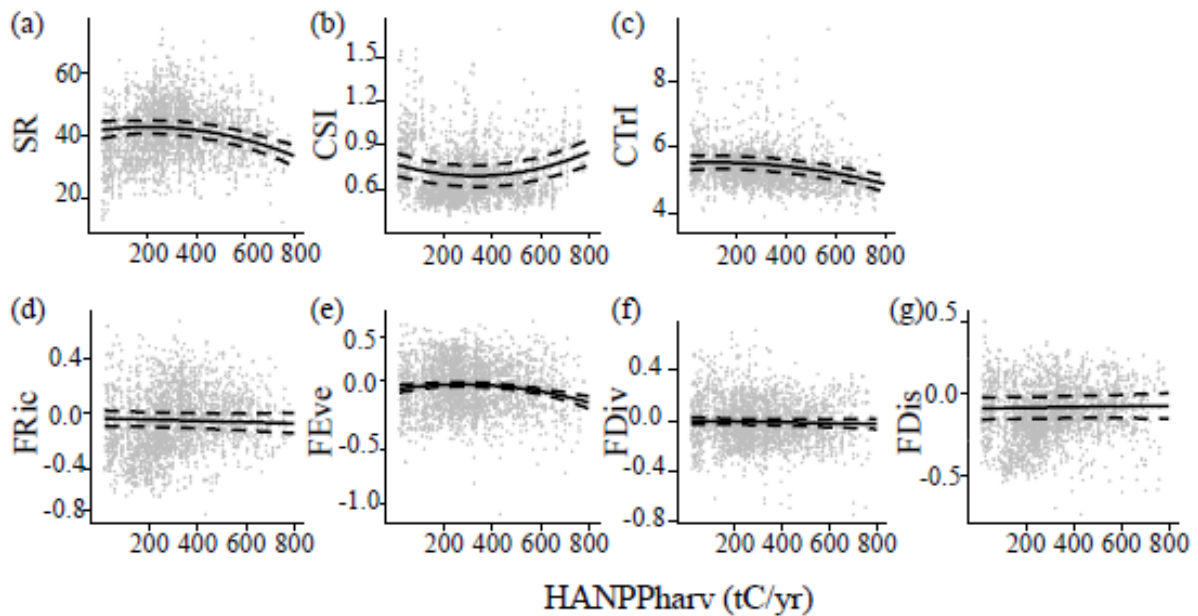


Figure 3: Predicted effect of harvested NPP (HANPPharv), accounting for landscape structure and climatic variables, on (a) species richness (SR), (b) community specialization index (CSI), (c) community trophic index (CTrI), (d) functional richness, (e) functional evenness (FEve), (f) functional divergence and (g) functional dispersion and after model (LMM) selection by AIC. Black lines: model output; dotted lines: model output with 95% confidence intervals; grey points: partial residuals.

3.2. Shapes of biodiversity-LUI relationship

Likewise, the shape of the biodiversity-LUI relationship varied with the biodiversity facets and LUI metrics considered. When environmental conditions were not accounted for, the global shape of response did not change according to LUI metrics (NPPeco, HANPPharv or NPPact): shapes were mainly hump-shaped, but U-shape for CSI and FDiv (Figs. 2a and 2b and FDis in the case of NPPact in Fig. 2c). Most of biodiversity indices reached a peak, such as SR or FEve, or a minimum, such as FDiv or CSI, around 400tC/yr of NPP (NPPeco and HANPPharv) and it was around 700 tC/yr for NPPact. Some shapes were different that this general scheme: CTrI showed a different response, it was maximized at low levels of LUI (for high NPPeco and low HANPPharv, Fig. 2). FRic and FDis were maximized at low levels of NPPeco (hump-shaped) and NPPact (U-shape) and intermediate levels of HANPPharv. High levels of FEve were for intermediate NPPeco values and for low values of HANPPharv, similarly to SR. For HANPPharv context, the most chosen LUI index in model selection, the predicted biodiversity-LUI shapes described above remained unchanged when accounting landscape structure and climate (Fig. 3). Most biodiversity indices responded significantly to HANPPharv increase: a decrease of around 18% of SR, 12% for CTrI and 6.5% for FEve, and an initial decrease of 12% following by an increase of 21% for CSI (Fig. 3).

Landscape structure was the main driver of biodiversity indices, in front of HANPPharv (Fig. 4 and Table 2). HANPPharv, as LUI index, explained most part of the variance of CSI, CTrI and FEve, respectively 51%, 57% and 50% (Fig. 4). Whereas a significant relationship, models with HANPPharv, as explanatory variable, explained a low variance (12%); agricultural proportion was a major driver to explain SR variability. FRic and FDis was mainly driven by agricultural proportion, and by urban proportion and heterogeneity for FDiv. Climate has generally a few explanatory power.

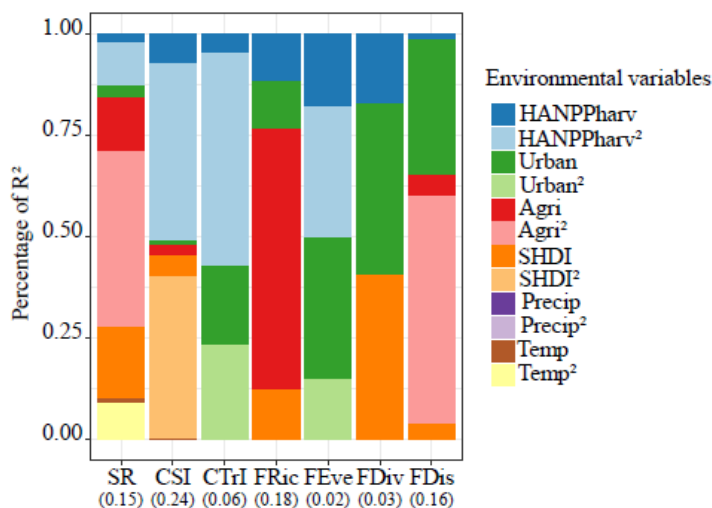


Figure 4: Relative importance of explanatory variables from best final models after AIC selection procedure. Bars showed relative importance in terms of R^2 contribution in explained variance of each HANPPharv, landscape structure and climatic variables. Values were expressed as the percentage of explained variance computed by R^2 for fixed effects. Total R^2 of best models were expressed in brackets below each biodiversity indices.

CHAPITRE V

Table 2: Response of biodiversity indices to HANPPharv, land cover and climate variables using linear mixed model (LMM) accounting for both linear and quadratic (2) effects after model selection based on AIC. “LUI” represented the HANPP component selected as LUI type; “%urb”, “%agri” and “%semi” represented the proportion of urban lands, agricultural lands and semi-natural lands, respectively, in a 2km buffer according to CORINE classification. “SHDI” represents land cover heterogeneity index and finally, “precip” and “temp” represent sum of precipitation and mean temperature during breeding season, respectively. All explanatory variables were scaled (centered-reduced). R²m and R²c correspond to marginal (fixed effects) and conditional (fixed + random effects) r². Values in brackets correspond to 95% confident interval; * depicts significant estimate (0 outside the confidence interval). FD components were standardized using the standardized effect size to discard any species richness bias.

	SR	CSI	CTri	FRic	FEve	FDiv	FDis
Intercept	42.35* [40.35; 44.36]	0.69* [0.62; 0.76]	5.50* [5.30; 5.70]	-0.12* [-0.17; -0.06]	0.02 [-0.00; 0.04]	-0.01 [-0.03; 0.01]	-0.05 [-0.11; 0.02]
HANPPharv	-0.59 [-1.44; 0.26]	-0.01 [-0.03; 0.01]	-0.09* [-0.14; -0.04]	-0.01 [-0.02; 0.01]	-0.01 [-0.02; 0.00]	-0.01 [-0.02; 0.00]	0.00 [-0.01; 0.01]
HANPPharv ²	-0.78* [-1.22; -0.35]	0.02* [0.01; 0.03]	-0.04* [-0.07; -0.01]		-0.02* [-0.02; -0.01]		
%urb	-0.85* [-1.38; -0.33]	0.08* [0.07; 0.08]	0.03 [-0.05; 0.11]	0.03* [0.02; 0.05]	-0.03 [-0.05; 0.00]	0.02* [0.01; 0.03]	0.06* [0.05; 0.07]
%urb ²			-0.03* [-0.05; -0.01]		0.00 [-0.00; 0.01]		
%agri	1.15* [0.37; 1.93]	0.04* [0.03; 0.05]		0.09* [0.08; 0.11]			0.04* [0.03; 0.06]
%agri ²	-1.08* [-1.81; -0.35]						-0.01 [-0.02; 0.00]
SHDI	0.92* [0.25; 1.59]	-0.02* [-0.03; -0.01]		0.03* [0.01; 0.04]		-0.02* [-0.03; -0.01]	0.01 [-0.00; 0.02]
SHDI ²		0.01* [0.00; 0.02]					
Temp	0.12 [-0.18; 0.43]	0.03* [0.01; 0.04]					
Temp ²	-0.36* [-0.53; -0.18]						
Precip							
Precip ²							
Random (site)	51.17	0.02	0.18	0.02	0.01	0.02	0.01
Random (region)	2.08	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00
Random (year)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
AIC	14484.93	-3957.80	2819.71	-1466.85	-551.25	-1920.76	-3087.05
R ² m	14,85	23,66	5,71	16,71	2,10	2,51	15,65
R ² c	84,83	90,40	70,72	66,22	14,39	54,59	75,34

4. DISCUSSION

Our findings showed that HANPP_{harv} was more relevant than NPP_{eco} to predict biodiversity patterns of French bird communities. The shape of the biodiversity-LUI relationship differed depending on biodiversity or LUI indices considered. When accounting for climate and landscape structure, the composition of the landscape seemed to be the main driver of biodiversity.

4.1. The contrasted responses of bird community aspects to HANPP components.

The contrasting responses of biodiversity indices highlight the need to use multi-faceted approaches to fully comprehend the impact of LUI on biodiversity. The amount of functional richness (FRic), the degree of divergence in abundance weighted functional traits (FDiv) and the functional dispersion (FDis) were more dependent on landscape structure and configuration than intensification, in terms of quantity of NPP remaining or extracted, also showed by Santana et al. (2017).

Using NPP without accounting for anthropogenic pressure in a human-dominated ecosystem can be misleading. NPP_{act} could be considered as analogous to the NDVI index used in other studies (Cusens et al., 2012; Duro et al., 2014; Hurlbert, 2004), but we did not only focused on actual NPP: we split this indicator into harvested (HANPP_{harv}) and available NPP (NPP_{eco}) (Haberl et al., 2007). An interesting point concerned the similar shape for some biodiversity indices whereas NPP_{eco} and HANPP_{harv} were the opposite. This finding can be an application of the intermediate disturbance hypothesis (Connell, 1978): maximum biodiversity occurred at intermediate regime of disturbance. High quantity of harvested energy (HANPP_{harv}), that corresponded to low quantity of energy available for biodiversity, usually resulted in a perturbation in terms of tillage, mechanization and a decrease of edible resources which likely did not permit to support diversified and numerous communities. On the opposite way, low energy harvested and high quantity of energy available, contrary to our expectation, also result in a decrease of biodiversity levels. In this case, we can suppose that coexistence mechanisms, such a too strong competition when high levels of energy are available, limit very high biodiversity levels (Evans et al., 2005b). In our study, functional richness and divergence showed a non-significant pattern with LUI.

In contrast to Cusens et al. (2012), a hump-shape relationship between species richness and HANPP_{harv} or NPP_{eco} was found. This is congruent with previous studies using the non-

intensity index, High-Nature Value (HNV, Doxa et al., 2012) where low HNV values occurred in highly intensive systems. With HNV, a steeper concave response was also observed for CSI.

NPPEco was assumed to drive community structure because it limited the quantity of resources availability for biodiversity (Haberl et al., 2007, 2004; Pellissier et al., 2017). We found that HANPP as such was not a good predictor of biodiversity, certainly due to its construction with hypothetic state of NPP developed by the vegetation dynamic model (LPJ model). Overall, we found that biodiversity values were better predicted by HANPPharv, demonstrating the stronger impact of human intensification practices on biodiversity than resources remaining in ecosystem (NPPEco). Increasing HANPPharv is often reached by using inputs such as fertilizers and pesticides, disturbing ecosystem dynamics (Barragán et al., 2011; Kehoe et al., 2015; Laliberté et al., 2013; Tschardt et al., 2012; Young et al., 2005). In our case, crops harvesting that usually occurred during summer after the breeding season of many species, might impact avian communities by limiting the amount of resources available to feed the young of the year. Even if a part of NPP remains after the harvesting season, resources might be polluted by pesticides, or not edible, really available for biodiversity. The imbalance in resources can transform productive lands into traps because of intensification inputs (Cardinale et al., 2009): for example, in a given time, a lot a resource attracts many species in a same area, and a perturbation, e.g. harvests, herbicides, crops simplification, remove this kind of resources or pollute them, perturbing breeding performance or survival (Benton et al., 2003; Holland et al., 2006; Taylor et al., 2006)

4.2. The contradicting homogenization of farmland specialists under land use intensification

Few studies have explored the relative contribution between NPP appropriation, as LUI indices, and others environmental factors (but see Haberl et al., 2005, 2004; Mouchet et al., 2015; Pellissier et al., 2017). Few ones concluded that HANPP or NPPEco had a higher importance than land use heterogeneity for species richness (Haberl et al., 2005, 2004; Pellissier et al., 2017), contrary to our results. Pellissier et al. (2017) also found that NPPEco was a determining factor for CSI and CTrI but their study was restricted to a strongly human-dominated region (Ile-de-France region, France). The NPPEco values were derived from their own calculation thanks to satellite imagery and by inferring the HANPPharv values from harvest factors found in the literature, and not from published HANPP components (Plutzer et

al., 2015). Either at a regional or at a larger scale, LUI and landscape structure are both influenced by climatic conditions (Gillman et al., 2015; Hawkins et al., 2003). Climatic and environmental (e.g., soil organic matter content) conditions shape communities of primary producers which support food webs and many aspects of biodiversity, that are necessary for human well-being (Evans et al., 2005a; Field et al., 2009), and so, landscape cannot be neglected at large spatial scale (Fraser, 1998; Honkanen et al., 2010; Luo et al., 2012).

In accordance with previous studies (Ekroos et al., 2010; Jeliaskov et al., 2016; Pellissier et al., 2017; Teillard et al., 2015; Tschardt et al., 2008), the observed lower levels of species diversity was associated with a decrease in trophic complexity within avian communities. As previously demonstrated with the FBBS, our communities located in intensive ecosystems were composed of some few species that are more habitat specialized species, farmland-granivorous species (Jeliaskov et al., 2016; Morelli et al., 2017a; Pellissier et al., 2017; Teillard et al., 2015). At first sight, this is in contradiction with the biotic homogenization theory with intensification (Doxa et al., 2012; Filippi-Codaccioni et al., 2010b; Le Viol et al., 2012), based on the hypothesis that perturbations tend to favor niche-wide generalist species at the detriment of more specialist species characterized by narrower niche width (Clavel et al., 2010; Devictor et al., 2008). However, when conditions are harsher, only some specialists species could be able to maintain, possibly resulting in a decrease of species diversity and an increase in average specialization of communities. Communities are hence likely more homogeneous between sites with high level of LUI because they are mainly composed of few farmland specialists instead of several generalist species. As biotic homogenization theory, we observed a simplification of communities.

Quantity of harvested energy seemed to reduce the functional dissimilarity between dominant species (granivorous, ground nesters, feed on ground). FEve might be a more relevant proxy of ecosystem stability than other indices as it can be related to a more efficient use of resources by bird communities (Barbaro et al., 2014). Environmental conditions in intensively used farmland areas operate as a habitat filtering leading to a high degree of specialization. In that conditions, farmland avian communities may be less resilient to future environmental changes (Fischer et al., 2006; Mori et al., 2013).

All these findings are consistent with the hypothesis that LUI results in simplifying, homogenizing to a certain extent the functional structure of avian communities (Flynn et al., 2009; Mayfield et al., 2010). A deficit for species with high trophic levels (i.e. predators)

could be due to the depletion of species at lower trophic level such as invertebrates (in abundance and/or diversity) due to pesticides uses, monospecific crops or conventional tillage (Jeliaskov et al., 2016), which disturbs the the stability of ecosystems and the establishment of more complex food webs (Evans et al., 2005a). In the long term, communities may tend to an "intensive-human-adapted" at the expense of the larger functional diversity with a high resilience to disturbance. The depletion of nesting opportunities, particularly for ground nesters can also explain this pattern (Fischer et al., 2011). Only few highly-specialized low-trophic species remain in high HANPP/HANPP_{harv} ecosystems (*Corvus frugilegus*, *Alauda arvensis*, *Sturnus vulgaris*, *Columba palumbus*, *Passer domesticus* and *Delichon urbicum*). They are specialized in farmlands or even built-up areas (granivorous, ground nesters), adapted to extreme conditions of intensive agriculture (high chemical inputs, high NPP harvests, open lands) (Bas et al., 2009; Dross et al., 2018; Filippi-Codaccioni et al., 2010a; Jeliaskov et al., 2016; Princé et al., 2012).

4.3. Perspectives

There is no win-win situation in the biodiversity-LUI trade-off. Similarly to evolutionary ecology, choosing an optimal solution depends on the shape of the curve (Charpentier, 2015). In convex trade-off, like with species richness, community trophic index and functional evenness, the inflexion point of the curve is a stable equilibrium. Likewise, Dross et al (2017) found a steeper slope for high levels of intensification: a slight decrease of harvest in high NPP ecosystems allows a substantial gain biodiversity. According to the shape of curves, a slight decrease of LUI in terms of harvested NPP could offer a stable substantial gain of species number in communities with proportionally more species with higher trophic levels and a regularity of abundance distribution along diverse functional characteristics of communities, also showed by Luck et al. (2013). Thus, it suggests that actions could be concentrated in intensive ecosystem to slightly reduce exploitation to be more effective and beneficial to conserve local biodiversity.

In this study we used several indices of biodiversity in front of several indices of LUI. NPP_{eco}, more than NPP_{act}, could initially be a good predictor of biodiversity pattern because it is linked to productive energy metric turning into biomass by primary consumers. But more that available energy, this is the quantity of harvested energy which drive communities in intensification context. Thus, we propose to use NPP_{eco} only to study the diversity-productivity relationship and HANPP_{harv} could be more relevant to focus on intensification

impacts on biodiversity. In this study, the lower predicting power of HANPP components may be due to the indirect link with NPP as a resource proxy for birds. The multiple biodiversity indices do not respond similarly to LUI gradient, underlying the necessity to consider several facets of community to have a general view of biodiversity. FEve, CSI and CTrI are relevant to detect homogenization or LUI impacts more widely. Initially CSI was created as an indicator of biodiversity state following the fact that perturbation usually tends to decrease CSI due to the relative decline of specialist species that are favored in more stable conditions (niche partitioning): in the context of global changes, specialization was therefore synonymous of an ecosystem type looked for. But in intensive land use ecosystems, an increase of specialization under LUI is not necessarily a conservation issue per se. Indeed, it means that community were composed of proportionally more farmland specialists: the only ones with characteristics/traits to maintain but their trends decrease worldwide with LUI (Donald et al., 2001). So, this study questions the ability of the solely CSI index to detect biotic homogenization and highlights the need to examine together trends in CSI and species richness.

5. CONCLUSION

NPP losses due to harvest have a stronger impact on avian communities than the amount of available NPP, highlighting the direct effect of intensification practices on biodiversity. This study also demonstrates the benefits to estimate several facets of avian communities simultaneously for a better understanding of biodiversity changes driven by LUI. But landscapes structure (composition and configuration) seems to be a better driver than energy quantity; in anthropogenic and intensively used, landscapes such as those studied here (i.e. in countries marked by human footprint, often since several centuries). In anthropogenic landscape context (urban areas or farmland), creating mosaic landscapes at local scale can be considered as more favorable to biodiversity conservation, indirectly increasing energy available too, by favoring various niches, high FD, complex trophic webs, and consequently by supporting ecosystem functions and services (Benton et al., 2003; Santana et al., 2017; Tscharntke et al., 2008). In contrast of intensively used homogenous landscapes, this mosaic is able to procure compensation, complementation and supplementation for resources and habitats (Colding, 2007; Dunning et al., 1992; Fahrig et al., 2011). Rethinking our food production and NPP is necessary to sustain biodiversity by more

expansive practices (Phalan et al., 2011) or by agroecology and ecological intensification (Garibaldi et al., 2017; Kovács-Hostyánszki et al., 2017).

Acknowledgments

We would like to warmly thank the hundreds of volunteers that participated to the French Breeding Bird Survey (STOC EPS programm) coordinated by Frédéric Jiguet. We thank Emmanuelle Porcher for her helpful advices. We thank Wilfried Thuiller for accepting to share functional trait database. We also thank Romain Lorillière for his help in optimizing the calculation of functional indices via R scripts. We acknowledge the E-OBS dataset from the EU-FP6 project ENSEMBLES (<http://ensembles-eu.metoffice.com>) and the data providers in the ECA&D project (<http://www.ecad.eu>).

Funding: This study was supported by a grant from Region Ile-de-France within the DIM-ASTREA program.

Conflict of Interest: The authors declare that they have no conflict of interest.

References

- Abrams, P.A., 1995. Monotonic or Unimodal Diversity-Productivity Gradients: What Does Competition Theory Predict? *Ecology* 76, 2019–2027. doi:10.2307/1941677
- Barbaro, L., Giffard, B., Charbonnier, Y., van Halder, I., Brouckhoff, E.G., 2014. Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. *Divers. Distrib.* 20, 149–159. doi:10.1111/ddi.12132
- Barragán, F., Moreno, C.E., Escobar, F., Halfpeter, G., Navarrete, D., 2011. Negative Impacts of Human Land Use on Dung Beetle Functional Diversity. *PLoS One* 6, e17976. doi:10.1371/journal.pone.0017976
- Barton, K., 2016. MuMin : multi-model inference. R Packag. version 1.15.6 1, 4.
- Bas, Y., Renard, M., Jiguet, F., 2009. Nesting strategy predicts farmland bird response to agricultural intensity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 134, 143–147. doi:10.1016/J.AGEE.2009.06.006
- Bates, D., Machler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* doi:10.18637/jss.v067.i01
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Lett.* 15, 365–377. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* 18, 182–188. doi:10.1016/S0169-5347(03)00011-9
- BWPi, 2006. The birds of the western Palearctic Interactive, BirdGuides Ltd. BirdGuides Ltd., Sheffield, UK.
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotchnick, N., 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J. Appl. Ecol.* 48, 1079–1087. doi:10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x
- Cardinale, B.J., Hillebrand, H., Harpole, W.S., Gross, K., Ptacnik, R., 2009. Separating the influence of resource ‘availability’ from resource ‘imbalance’ on productivity-diversity relationships. *Ecol. Lett.* 12, 475–487. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01317.x
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Díaz, S., Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Díaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–242. doi:10.1038/35012241
- Charpentier, A., 2015. Insights from life history theory for an explicit treatment of trade-offs in conservation biology. *Conserv. Biol.* 29, 738–747. doi:10.1111/cobi.12442
- Chiron, F., Filippi-Codaccioni, O., Jiguet, F., Devictor, V., 2010. Effects of non-cropped landscape diversity on spatial dynamics of farmland birds in intensive farming systems. *Biol. Conserv.* 143, 2609–2616. doi:10.1016/j.biocon.2010.07.003
- Clavel, J., Julliard, R., Devictor, V., 2010. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Front Ecol. Environ.* doi:10.1890/080216
- Colding, J., 2007. ‘Ecological land-use complementation’ for building resilience in urban ecosystems. *Landsc. Urban Plan.* 81, 46–55. doi:10.1016/j.landurbplan.2006.10.016
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302–1307. doi:10.1126/science.199.4335.1302
- Copernicus Land Monitoring Service, 2018. Corine Land Cover 2006, v.18.5.1 [WWW Document]. URL <https://land.copernicus.eu/pan-european/corine-land-cover/clc-2006?tab=download> (accessed 8.15.18).
- Cusens, J., Wright, S.D., McBride, P.D., Gillman, L.N., 2012. What is the form of the productivity-animal-species-richness relationship? a critical review and meta-analysis. *Ecology* 93, 2241–2252. doi:10.1890/11-1861.1
- Devictor, V., Jiguet, F., 2007. Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats. *Agric. Ecosyst. Environ.* 120, 179–184. doi:10.1016/j.agee.2006.08.013
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D., 2008. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 252–261. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., Robson, T.M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 20684–9. doi:10.1073/pnas.0704716104
- Díaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16, 646–655. doi:10.1016/S0169-5347(01)02283-2
- Donald, P.F., Green, R.E., Heath, M.F., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe’s farmland bird populations. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 268. doi:10.1098/rspb.2000.1325
- Doxa, A., Paracchini, M.L., Pointereau, P., Devictor, V., Jiguet, F., 2012. Preventing biotic homogenization of farmland bird communities: The role of High Nature Value farmland. *Agric. Ecosyst. Environ.* 148, 83–88. doi:10.1016/j.agee.2011.11.020
- Dross, C., Jiguet, F., Tichit, M., 2017. Concave trade-off curves between crop production and taxonomic, functional and phylogenetic diversity of birds. *Ecol. Indic.* 79, 83–90. doi:10.1016/j.ecolind.2017.03.046
- Dross, C., Princé, K., Jiguet, F., Tichit, M., 2018. Contrasting bird communities along production

- gradients of crops and livestock in French farmlands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 253, 55–61. doi:10.1016/j.agee.2017.10.025
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* 65, 169–175. doi:10.2307/3544901
- Duro, D.C., Girard, J., King, D.J., Fahrig, L., Mitchell, S., Lindsay, K., Tischendorf, L., 2014. Predicting species diversity in agricultural environments using Landsat TM imagery. *Remote Sens. Environ.* 144, 214–225. doi:10.1016/J.RSE.2014.01.001
- Ekroos, J., Heliölä, J., Kuussaari, M., 2010. Homogenization of lepidopteran communities in intensively cultivated agricultural landscapes. *J. Appl. Ecol.* 47, 459–467. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01767.x
- Erb, K.-H., Haberl, H., Jepsen, M.R., Kuemmerle, T., Lindner, M., Müller, D., Verburg, P.H., Reenberg, A., 2013. A conceptual framework for analysing and measuring land-use intensity. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 5, 464–470. doi:10.1016/j.cosust.2013.07.010
- Evans, K.L., Greenwood, J.J.D., Gaston, K.J., 2005a. Dissecting the species-energy relationship. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272, 2155–2163. doi:10.1098/rspb.2005.3209
- Evans, K.L., Newson, S.E., Storch, D., Greenwood, J.J.D., Gaston, K.J., 2008. Spatial scale, abundance and the species-energy relationship in British birds. *J. Anim. Ecol.* 77, 395–405. doi:10.1111/j.1365-2656.2007.01332.x
- Evans, K.L., Warren, P.H., Gaston, K.J., 2005b. Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 80, 1–25. doi:10.1017/S1464793104006517
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101–112. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x
- Field, R., Hawkins, B.A., Cornell, H. V., Currie, D.J., Diniz-Filho, J.A.F., Guégan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Turner, J.R.G., 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *J. Biogeogr.* 36, 132–147. doi:10.1111/j.1365-2699.2008.01963.x
- Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Clobert, J., Julliard, R., 2010a. Specialist response to proportion of arable land and pesticide input in agricultural landscapes. *Biol. Conserv.* 143, 883–890. doi:10.1016/j.biocon.2009.12.035
- Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Julliard, R., 2010b. Toward more concern for specialisation and less for species diversity in conserving farmland biodiversity. *Biol. Conserv.* 143, 1493–1500. doi:10.1016/j.biocon.2010.03.031
- Fischer, C., Flohre, A., Clement, L.W., Batáry, P., Weisser, W.W., Tscharntke, T., Thies, C., 2011. Mixed effects of landscape structure and farming practice on bird diversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 141, 119–125. doi:10.1016/J.AGEE.2011.02.021
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., Manning, A.D., 2006. Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. *Front. Ecol. Environ.* 4, 80–86. doi:10.1890/1540-9295(2006)004[0080:BEFART]2.0.CO;2
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M., DeClerck, F., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol. Lett.* 12, 22–33. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x
- Fraser, R.H., 1998. Vertebrate species richness at the mesoscale: relative roles of energy and heterogeneity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 7, 215–220. doi:10.1046/j.1466-822X.1998.00294.x
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., Steffan-dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S.G., Tscharntke, T., Weisser, W., Bommarco, R., 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20142620. doi:10.1098/rspb.2014.2620
- Gámez-Virués, S., Perović, D.J., Gossner, M.M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H., Simons, N.K., Klein, A.-M., Krauss, J., Maier, G., Scherber, C., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Steffan-Dewenter, I., Weiner, C.N., Weisser, W., Werner, M., Tscharntke, T., Westphal, C., 2015. Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nat. Commun.* 6, 8568. doi:10.1038/ncomms9568
- Garibaldi, L.A., Gemmill-Herren, B., D'Annolfo, R., Graeb, B.E., Cunningham, S.A., Breeze, T.D., 2017. Farming Approaches for Greater Biodiversity, Livelihoods, and Food Security. *Trends Ecol. Evol.* 32, 68–80. doi:10.1016/J.TREE.2016.10.001
- Gaston, K.J., 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405, 220–7. doi:10.1038/35012228
- Gillman, L.N., Wright, S.D., Cusens, J., McBride, P.D., Malhi, Y., Whittaker, R.J., 2015. Latitude, productivity and species richness. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 107–117. doi:10.1111/geb.12245
- Gotelli, N.J., Entsminger, G.L., 2003. Swap Algorithms in Null Model Analysis. *Ecology* 84, 532–535. doi:10.1890/0012-9658(2003)084[0532:SAINMA]2.0.CO;2
- Gotelli, N.J., McCabe, D.J., 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M.Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83, 2091–2096. doi:10.1890/0012-9658(2002)083[2091:SCOAMA]2.0.CO;2
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* 86, 902–910. doi:10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x
- Haberl, H., Erb, K.-H., Krausmann, F., Loibl, W., Schulz, N., Weisz, H., 2001. Changes in ecosystem processes induced by land use: Human appropriation of

- aboveground NPP and its influence on standing crop in Austria. *Global Biogeochem. Cycles* 15, 929–942. doi:10.1029/2000GB001280
- Haberl, H., Erb, K.H., Krausmann, F., Gaube, V., Bondeau, A., Plutzar, C., Gingrich, S., Lucht, W., Fischer-Kowalski, M., 2007. Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in earth's terrestrial ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 12942–12947. doi:10.1073/pnas.0704243104
- Haberl, H., Plutzar, C., Erb, K.-H., Gaube, V., Pollheimer, M., Schulz, N.B., 2005. Human appropriation of net primary production as determinant of avifauna diversity in Austria. *Agric. Ecosyst. Environ.* 110, 119–131. doi:10.1016/j.agee.2005.03.009
- Haberl, H., Schulz, N.B., Plutzar, C., Erb, K.H., Krausmann, F., Loibl, W., Moser, D., Sauberer, N., Weisz, H., Zechmeister, H.G., Zülka, P., 2004. Human appropriation of net primary production and species diversity in agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 102, 213–218. doi:10.1016/j.agee.2003.07.004
- Hawkins, B. a, Field, R., Cornell, H. V, Currie, D.J., Guegan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E., Turner, J.R.G., 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84, 3105–3117. doi:10.1890/03-8006
- Haylock, M.R., Hofstra, N., Klein Tank, A.M.G., Klok, E.J., Jones, P.D., New, M., 2008. A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. *J. Geophys. Res.* 113, D20119. doi:10.1029/2008JD010201
- Holland, J.M., Hutchison, M.A.S., Smith, B., Aebischer, N.J., 2006. A review of invertebrates and seed-bearing plants as food for farmland birds in Europe. *Ann. Appl. Biol.* 148, 49–71. doi:10.1111/j.1744-7348.2006.00039.x
- Honkanen, M., Roberge, J.-M., Rajasärkkä, A., Mönkkönen, M., 2010. Disentangling the effects of area, energy and habitat heterogeneity on boreal forest bird species richness in protected areas. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 61–71. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00491.x
- Hooper, D.U.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J.J., Chapin, F.S., Ewel, J.J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3–35. doi:10.1890/04-0922
- Hurlbert, A.H., 2004. Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecol. Lett.* 7, 714–720. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00630.x
- Imhoff, M., Bounoua, L., Ricketts, T., Loucks, C., Harriess, R., Lawrence, W.T., 2004. Global patterns in human consumption of net primary production. *Nature* 429, 870–873. doi:10.1038/nature02685.Published
- Jeliazkov, A., Mimet, A., Chargé, R., Jiguet, F., Devictor, V., Chiron, F., 2016. Impacts of agricultural intensification on bird communities: New insights from a multi-level and multi-facet approach of biodiversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 216, 9–22. doi:10.1016/j.agee.2015.09.017
- Jetz, W., Wilcove, D.S., Dobson, A.P., 2007. Projected Impacts of Climate and Land-Use Change on the Global Diversity of Birds. *PLoS Biol.* 5, e157. doi:10.1371/journal.pbio.0050157
- Jiguet, F., Brotons, L., Devictor, V., 2011. Community responses to extreme climatic conditions. *Curr. Zool.* 57, 406–413. doi:10.1093/czoolo/57.3.406
- Jiguet, F., Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica* 44, 58–66. doi:10.1016/j.actao.2011.05.003
- Jiguet, F., Gadot, A.-S., Julliard, R., Newson, S.E., Couvet, D., 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Glob. Chang. Biol.* 13, 1672–1684. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01386.x
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., Couvet, D., 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecol. Lett.* 9, 1237–44. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00977.x
- Kehoe, L., Kuemmerle, T., Meyer, C., Levers, C., Václavík, T., Kreft, H., 2015. Global patterns of agricultural land-use intensity and vertebrate diversity. *Divers. Distrib.* 21, n/a-n/a. doi:10.1111/ddi.12359
- Kembel, S.W.W., Cowan, P.D.D., Helmus, M.R.R., Cornwell, W.K.K., Morlon, H., Ackerly, D.D.D., Blomberg, S.P.P., Webb, C.O.O., 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26, 1463–1464. doi:10.1093/bioinformatics/btq166
- Kovács-Hostyánszki, A., Espíndola, A., Vanbergen, A.J., Settele, J., Kremen, C., Dicks, L. V., Kovács-Hostyánszki, A., Espíndola, A., Vanbergen, A.J., Settele, J., Kremen, C., Dicks, L. V., 2017. Ecological intensification to mitigate impacts of conventional intensive land use on pollinators and pollination. *Ecol. Lett.* 20, 673–689.
- Krausmann, F., 2001. Land use and industrial modernization: an empirical analysis of human influence on the functioning of ecosystems in Austria 1830–1995. *Land use policy* 18, 17–26. doi:10.1016/S0264-8377(00)00042-9
- Krausmann, F., Haberl, H., Erb, K.-H., Wiesinger, M., Gaube, V., Gingrich, S., 2009. What determines geographical patterns of the global human appropriation of net primary production? *J. Land Use Sci.* 4, 15–33. doi:10.1080/17474230802645568
- Kuemmerle, T., Erb, K., Meyfroidt, P., Müller, D., Verbarg, P.H., Estel, S., Haberl, H., Hostert, P., Jepsen, M.R., Kastner, T., Levers, C., Lindner, M., Plutzar, C., Verkerk, P.J., van der Zanden, E.H., Reenberg, A., 2013. Challenges and opportunities in mapping land use intensity globally. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 5, 484–493. doi:10.1016/j.cosust.2013.06.002
- Labiberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305. doi:10.1890/08-2244.1

- Laliberté, E., Norton, D.A., Scott, D., 2013. Contrasting effects of productivity and disturbance on plant functional diversity at local and metacommunity scales. *J. Veg. Sci.* 24, 834–842. doi:10.1111/jvs.12044
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545–556. doi:10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x
- Le Viol, I., Jiguet, F., Brotons, L., Herrando, S., Lindström, A., Pearce-Higgins, J.W., Reif, J., Van Turnhout, C., Devictor, V., Lindström, Å., Pearce-Higgins, J.W., Reif, J., Van Turnhout, C., Devictor, V., 2012. More and more generalists: two decades of changes in the European avifauna. *Biol. Lett.* 8, 780–782. doi:10.1098/rsbl.2012.0496
- Luck, G.W., Lavorel, S., McIntyre, S., Lumb, K., 2012. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *J. Anim. Ecol.* 81, 1065–76. doi:10.1111/j.1365-2656.2012.01974.x
- Luck, G.W.G., Carter, A., Smallbone, L.L., 2013. Changes in Bird Functional Diversity across Multiple Land Uses: Interpretations of Functional Redundancy Depend on Functional Group Identity. *PLoS One* 8, e63671. doi:10.1371/journal.pone.0063671
- Luo, Z., Tang, S., Li, C., Fang, H., Hu, H., Yang, J., Ding, J., Jiang, Z., 2012. Environmental effects on vertebrate species richness: testing the energy, environmental stability and habitat heterogeneity hypotheses. *PLoS One* 7, e35514. doi:10.1371/journal.pone.0035514
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., Villéger, S., 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 728–740. doi:10.1111/geb.12299
- Mason, N.W., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111, 112–118.
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S., Vesk, P.A., 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 423–431. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00532.x
- McGill, B.J., Dornelas, M., Gotelli, N.J., Magurran, A.E., 2015. Fifteen forms of biodiversity trend in the anthropocene. *Trends Ecol. Evol.* doi:10.1016/j.tree.2014.11.006
- Morelli, F., Jiguet, F., Sabatier, R., Dross, C., Princé, K., Tryjanowski, P., Tichit, M., 2017a. Spatial covariance between ecosystem services and biodiversity pattern at a national scale (France). *Ecol. Indic.* 82, 574–586. doi:10.1016/j.ecolind.2017.04.036
- Morelli, F., Møller, A.P., Nelson, E., Benedetti, Y., Tichit, M., Šimová, P., Jerzak, L., Moretti, M., Tryjanowski, P., 2017b. Cuckoo as indicator of high functional diversity of bird communities: A new paradigm for biodiversity surrogacy. *Ecol. Indic.* 72, 565–573. doi:10.1016/J.ECOLIND.2016.08.059
- Mori, A.S., Furukawa, T., Sasaki, T., 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biol. Rev.* 88, 349–364. doi:10.1111/brev.12004
- Mouchet, M., Levers, C., Zupan, L., Kuemmerle, T., Plutzer, C., Erb, K., Lavorel, S., Thuiller, W., Haberl, H., 2015. Testing the Effectiveness of Environmental Variables to Explain European Terrestrial Vertebrate Species Richness across Biogeographical Scales. *PLoS One* 10, e0131924. doi:10.1371/journal.pone.0131924
- Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* 4, 133–142. doi:10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M.J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M.L.K., Alhusseini, T., Ingram, D.J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D.L.P., Martin, C.D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H.R.P., Purves, D.W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S.L., Weiher, E., White, H.J., Ewers, R.M., Mace, G.M., Scharlemann, J.P.W., Purvis, A., 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520, 45–50. doi:10.1038/nature14324
- Pakeman, R.J., 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *J. Ecol.* 99, 1143–1151.
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.-B., Gachet, S., Daniel, H., 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118, 391–402. doi:10.1111/j.1600-0706.2008.16668.x
- Pellissier, V., Mimet, A., Fontaine, C., Svenning, J.-C., Couvet, D., 2017. Relative importance of the land-use composition and intensity for the bird community composition in anthropogenic landscapes. *Ecol. Evol.* 7, 10513–10535. doi:10.1002/ece3.3534
- Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., Green, R.E., 2011. Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science* 333, 1289–91. doi:10.1126/science.1208742
- Plutzer, C., Kroisleitner, C., Haberl, H., Fetzel, T., Bulgheroni, C., Beringer, T., Hostert, P., Kastner, T., Kuemmerle, T., Lauk, C., Levers, C., Lindner, M., Moser, D., Müller, D., Niedertscheider, M., Paracchini, M.L., Schaphoff, S., Verburg, P.H., Verkerk, P.J., Erb, K.-H., 2015. Changes in the spatial patterns of human appropriation of net primary production (HANPP) in Europe 1990–2006. *Reg. Environ. Chang.* 16, 1225–1238. doi:10.1007/s10113-015-0820-3
- Princé, K., Moussus, J.-P., Jiguet, F., 2012. Mixed effectiveness of French agri-environment schemes for nationwide farmland bird conservation. *Agric. Ecosyst. Environ.* 149, 74–79. doi:10.1016/J.AGEE.2011.11.021
- R Core Team, 2017. R: A language and environment for statistical computing. *R Found. Stat. Comput.*

- Rader, R., Bartomeus, I., Tylianakis, J.M., Laliberté, E., 2014. The winners and losers of land-use intensification: pollinator community disassembly is non-random and alters functional diversity. *Divers. Distrib.* 20, 908–917. doi:10.1111/ddi.12221
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Leroy Poff, N., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770–4. doi:10.1126/science.287.5459.1770
- Santana, J., Reino, L., Stoate, C., Moreira, F., Ribeiro, P.F., Santos, J.L., Rotenberry, J.T., Beja, P., 2017. Combined effects of landscape composition and heterogeneity on farmland avian diversity. *Ecol. Evol.* 7, 1212–1223. doi:10.1002/ECE3.2693
- Sekercioglu, C.H., 2012. Bird functional diversity and ecosystem services in tropical forests, agroforests and agricultural areas. *J. Ornithol.* 153, 153–161. doi:10.1007/s10336-012-0869-4
- Sekercioglu, C.H., 2011. Functional Extinctions of Bird Pollinators Cause Plant Declines. *Science* (80-.). 331, 1019–1020. doi:10.1126/science.1202389
- Sekercioglu, C.H., 2006. Increasing awareness of avian ecological function. *Trends Ecol. Evol.* 21, 464–71. doi:10.1016/j.tree.2006.05.007
- Sekercioglu, C.H., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101, 18042–18047. doi:10.1073/pnas.0408049101
- Snijders, T.A.B., Bosker, R.J. (Roel J., 2012. Multilevel analysis : an introduction to basic and advanced multilevel modeling, 2nd edn. ed. Sage Publication.
- STOC EPS - Vigie-Nature, 2018. Base de données du programme Suivi Temporel des Oiseaux Communs/ National breeding bird survey database for France. [WWW Document]. Muséum Natl. d'Histoire Nat. Paris, Fr. URL <http://vigienature.mnhn.fr/page/suivi-temporel-des-oiseaux-communs-stoc>
- Storch, D., Ska Bohdalkov, E., Okie, J., Bohdalková, E., Okie, J., 2018. The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity–diversity relationship. *Ecol. Lett.* 21, 920–937. doi:10.1111/ele.12941
- Taylor, R.L., Maxwell, B.D., Boik, R.J., 2006. Indirect effects of herbicides on bird food resources and beneficial arthropods. *Agric. Ecosyst. Environ.* 116, 157–164. doi:10.1016/J.AGEE.2006.01.012
- Teillard, F., Jiguet, F., Tichit, M., 2015. The Response of Farmland Bird Communities to Agricultural Intensity as Influenced by Its Spatial Aggregation. *PLoS One* 10, e0119674. doi:10.1371/journal.pone.0119674
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31, 79–92. doi:10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x
- Thuiller, W., 2007. Biodiversity: climate change and the ecologist. *Nature* 448, 550–2. doi:10.1038/448550a
- Thuiller, W., Maiorano, L., Mazel, F., Guilhaumon, F., Ficetola, F., Lavergne, S., Renaud, J., Roquet, C., Mouillot, D., Ficetola, G.F., Lavergne, S., Renaud, J., Roquet, C., Mouillot, D., 2015. Conserving the functional and phylogenetic trees of life of European tetrapods. *Philos. Trans. R. Soc. B* 370, 20140005. doi:10.1098/rstb.2014.0005
- Tscharntke, T., Clough, Y., Jackson, L., Motzke, I., Perfecto, I., Vandermeer, J., Whitbread, A., 2012. Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biol. Conserv.* 151, 53–59. doi:10.1016/j.biocon.2012.01.068
- Tscharntke, T., Sekercioglu, C.H., Dietsch, T. V., Sodhi, N.S., Hoehn, P., Tylianakis, J.M., 2008. Landscapes constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology* 89, 944–951. doi:10.1890/07-0455.1
- Villéger, S., 2018. Computing Functional Diversity Indices [WWW Document]. URL <http://villeger.sebastien.free.fr/Rscripts.html> (accessed 8.20.18).
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–2301. doi:10.1890/07-1206.1
- Wright, D.H., 1983. Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. *Oikos* 41, 496–506. doi:10.2307/3544109
- Young, J., Watt, A., Nowicki, P., Alard, D., Clitherow, J., Henle, K., Johnson, R., Laczko, E., McCracken, D., Matouch, S., Niemela, J., Richards, C., 2005. Towards sustainable land use: identifying and managing the conflicts between human activities and biodiversity conservation in Europe. *Biodivers. Conserv.* 14, 1641–1661. doi:10.1007/s10531-004-0536-z

SUPPLEMENTARY MATERIALS

Table A1: Functional traits and specialization indices used in this study. STri and SSI values were extracted from Julliard et al. (2006) and BWPi (2006). The functional traits were retrieved from Thuiller et al. (2015)

Trait or index	Type of variable	Coding or unit
Species Specialization Index (SSI)	Continuous	dimensionless
Species Trophic Index (STri)	Continuous (exponential transformed)	dimensionless
Body mass	Continuous	mg
Diet	Categorical (seed, nuts, grain /frugivory /vegetative parts, invertebrates, fish, small mammals, large mammals, herptiles, vertebrates (unspec.), small birds, large birds, large bones, carrion)	Fuzzy coding (0/1)
Feeding behaviour	Categorical (pursuit (air/aquatic), sally, foliage, glean, pounce, graze, pick, peck, stab, dig., overturn objects, probe, filter)	Fuzzy coding (0/1)
Feeding habitat	Categorical (water surface, water (unspec.), mud, canopy, shrub, vegetation (unspec.), air)	Fuzzy coding (0/1)
Activity	Categorical (nocturnal, crepuscule, diurnal)	Fuzzy coding (0/1)
Foraging habitat	Categorical (wet grassland, fens, tundra, dry grassland, rocky slope, fast lotic, still or slow lotic, near-shore marine, salt marsh, mud or silt flat, sand or gravel beach, reed marsh, conifer forest, deciduous forest, mixed forest, mediterranean or oak, open or low forest, forest edge, shrub, bush or brush, urban, garden, high air)	Fuzzy coding (0/1)
Nesting position	Categorical (elevated /tree hole /ground)	Fuzzy coding (0/1)
Nesting habitat	Categorical (wet grassland, fens, tundra, dry grassland, banks of sand or mud, near water, lakeshore, island, sand or gravel beach, reed marsh, conifer forest, deciduous forest, mixed forest, mediterranean or oak, open or low forest, shrub, bush or brush, urban, garden, rock faces, outcrops, structures)	Fuzzy coding (0/1)

References:

- BWPi, 2006. The birds of the western Palearctic Interactive, BirdGuides Ltd. BirdGuides Ltd., Sheffield, UK.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., Couvet, D., 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecol. Lett.* 9, 1237–44. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00977.x
- Thuiller, W., Maiorano, L., Mazel, F., Guilhaumon, F., Ficetola, F., Lavergne, S., Renaud, J., Roquet, C., Mouillot, D., Ficetola, G.F., Lavergne, S., Renaud, J., Roquet, C., Mouillot, D., 2015. Conserving the functional and phylogenetic trees of life of European tetrapods. *Philos. Trans. R. Soc. B* 370, 20140005. doi:10.1098/rstb.2014.0005

CHAPITRE V

Table A2: Overview of biodiversity indices used in this study.

Index	Description	Reference
Species Richness (SR)	Number of species in community	
Community Specialisation Index (CSI)	Average of the SSI ¹ of the community weighted by species local abundance in a given site	(Julliard et al., 2006)
Community Trophic Index (CTrI)	Average of the STri ² of the community weighted by species local abundance in a given site	(BWPI, 2006)
Functional Richness (FRic)	Amount of functional space occupied by the community delineated the Convex Hull Volume	(Villéger et al., 2008)
Functional Evenness (FEve)	Evenness of abundance distribution in functional trait space	
Functional Divergence (FDiv)	Species deviance from the mean distance to the centre of gravity weighted by its relative abundance	
Functional Dispersion (FDis)	Mean abundance weighted distribution of species to the centroid of the community in the functional trait space	(Laliberté and Legendre, 2010)

¹ Species Specialization Index (SSI) is the variance of average densities among 18 habitat classes;

² Species Trophic Index is determined on the basis of the three diet proportions (vegetables, invertebrates and vertebrates, with weights of 1, 2 and 3, respectively) of each species and then exponential-transformed.

Reference:

- BWPI, 2006. The birds of the western Palearctic Interactive, BirdGuides Ltd. BirdGuides Ltd., Sheffield, UK.
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., Couvet, D., 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecol. Lett.* 9, 1237–44. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00977.x
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305. doi:10.1890/08-2244.1
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–2301. doi: 10.1890/07-1206.1

CHAPITRE V

Table A3: Pearson’s correlation coefficients between biodiversity metrics, HANPP components, climatic and landscape variables. SR stands as species richness. CSI: Community Specialization Index, CTrI: Community Trophic Index, FRic: Functional Richness, FEve: Functional Evenness, FDiv: Functional Divergence, FDis: Functional Dispersion. FRic, FEve, FDis and FDis were transformed using the standardized effect size (SES) to discard any species richness bias. “HANPP”, “HANPPharv”, “NPPeco” and “NPPact” were expressed in tC/year, averaged inside a 2km buffer around FBBS sites. “%urb”, “%agri” and “%semi” represented the proportion of urban lands, agricultural lands and semi-natural lands, respectively, in a 2km buffer according to CORINE classification. “Temp” and “Precip” stand for averaged values of the mean temperature and the total of precipitations during the breeding season in the 2km buffer. Statistical threshold: ****: $p < .0001$, ***: $p < .001$, **: $p < .01$, *: $p < .05$

	SR	CSI	CTrI	FRic	FEve	FDiv	FDis	Temp	Precip	HANPP	HANPPharv	NPPact	NPPeco	%urb	%agri	%semi
CSI	-0.03															
CTrI	0.16 ****	0.10 ****														
FRic	0.24 ****	0.22 ****	0.10 ****													
FEve	0.05 *	-0.18 ****	0.00 ****	-0.09 ****												
FDiv	-0.05 *	0.23 ****	-0.01 ****	-0.17 ****	0.08 **											
FDis	0.15 ****	0.32 ****	0.12 ****	0.61 ****	-0.03 ****	0.20 ****										
Temp	-0.02 ****	0.25 ****	0.17 ****	0.07 **	0.02 ****	0.01 ****	0.06 **									
Precip	0.07 **	-0.21 ****	-0.07 **	-0.18 ****	0.02 ****	0.03 ****	-0.19 ****	-0.49 ****								
HANPP	0.10 ****	0.10 ****	-0.24 ****	0.27 ****	-0.04 ****	-0.04 *	0.23 ****	-0.22 ****	0.12 ****							
HANPPharv	0.08 **	-0.06 **	-0.24 ****	0.20 ****	-0.06 **	-0.07 **	0.12 ****	-0.40 ****	0.09 ****	0.75 ****						
NPPact	0.05 *	-0.31 ****	-0.09 ****	-0.01 ****	-0.02 ****	-0.07 **	-0.11 ****	-0.49 ****	0.19 ****	0.15 ****	0.72 ****					
NPPeco	-0.06 **	-0.24 ****	0.25 ****	-0.30 ****	0.06 **	0.02 ****	-0.29 ****	0.05 *	0.07 **	-0.92 ****	-0.68 ****	0.0 3				
%urb	-0.16 ****	0.37 ****	-0.12 ****	0.07 **	-0.08 **	0.10 ****	0.27 ****	0.14 ****	-0.09 ****	0.26 ****	-0.14 ****	-0.50 ****	-0.32 ****			
%agri	0.25 ****	-0.02 ****	-0.10 ****	0.35 ****	0.02 ****	-0.12 ****	0.19 ****	-0.15 ****	0.02 ****	0.64 ****	0.61 ****	0.26 ****	-0.60 ****	-0.33 ****		
%semi	-0.17 ****	-0.22 ****	0.15 ****	-0.42 ****	0.03 ****	0.05 *	-0.37 ****	0.06 **	0.05 *	-0.78 ****	-0.52 ****	0.03 ****	0.78 ****	-0.26 ****	-0.82 ****	
SHDI	0.25 ****	-0.12 ****	0.07 **	0.17 ****	0.05 *	-0.09 ****	0.16 ****	0.08 ****	-0.06 **	0.04 ****	-0.08 ****	-0.13 ****	-0.02 ****	0.11 ****	0.11 ****	-0.17 ****

CHAPITRE V

Table A4: Comparison of the response of biodiversity indices to HANPP components (HANPP, NPPeco, HANPPPharv, NPPact) using linear mixed model (LMM) accounting for both linear and quadratic (²) effects. All explanatory variables were scaled (centered-reduced). Values in brackets correspond to 95% confident interval; * depicts significant estimate (0 outside the confidence interval). FD components were standardized using the standardized effect size to discard any species richness bias.

Explanatory variables	Response variable	Intercept	LUI	LUI ²	Var site	Var region	Var year	R ² m	R ² c
HANPP	SR	41.97 ^{***} [40.55; 43.38]	-0.42 [-0.99; 0.15]	-1.62 ^{***} [-2.05; -1.19]	58.86	1.05	0.00	5,33	84,64
	CSI	0.73 ^{***} [0.61; 0.85]	0.06 ^{***} [0.05; 0.07]	0.02 ^{***} [0.01; 0.03]	0.02	0.01	0.00	7,47	92,41
	CTri	5.50 ^{***} [5.29; 5.72]	-0.11 ^{***} [-0.15; -0.08]	-0.05 ^{***} [-0.08; -0.03]	0.19	0.04	0.00	3,39	71,19
	FRic	-0.07 [-0.16; 0.01]	0.06 ^{***} [0.05; 0.07]	-0.02 ^{**} [-0.03; -0.01]	0.03	0.01	0.00	9,55	69,59
	FEve	0.02 ^{**} [0.01; 0.04]	-0.02 ^{***} [-0.03; -0.01]	-0.02 ^{***} [-0.03; -0.01]	0.01	0.00	0.00	1,11	14,02
	FDiv	-0.01 [-0.04; 0.01]	-0.00 [-0.01; 0.01]	0.00 [-0.00; 0.01]	0.02	0.00	0.00	0,11	54,47
	FDis	-0.03 [-0.12; 0.06]	0.05 ^{***} [0.04; 0.06]	-0.01 [*] [-0.02; -0.00]	0.02	0.01	0.00	8,03	78,37
HANPPPharv	SR	42.56 ^{***} [41.95; 43.17]	1.70 ^{***} [1.17; 2.22]	-1.86 ^{***} [-2.21; -1.52]	57.04	0.00	0.00	8,41	84,52
	CSI	0.68 ^{***} [0.62; 0.75]	-0.01 [-0.03; 0.00]	0.03 ^{***} [0.02; 0.04]	0.02	0.00	0.00	4,72	90,09
	CTri	5.53 ^{***} [5.28; 5.79]	-0.04 [-0.09; 0.00]	-0.06 ^{***} [-0.08; -0.03]	0.19	0.06	0.00	3,23	72,60
	FRic	-0.06 [-0.15; 0.04]	0.07 ^{***} [0.06; 0.09]	-0.03 ^{***} [-0.04; -0.02]	0.03	0.01	0.00	8,67	70,53
	FEve	0.02 ^{**} [0.01; 0.04]	-0.00 [-0.01; 0.01]	-0.02 ^{***} [-0.02; -0.01]	0.01	0.00	0.00	1,43	14,24
	FDiv	-0.03 [-0.06; 0.00]	-0.02 ^{**} [-0.03; -0.00]	0.01 ^{**} [0.00; 0.02]	0.02	0.00	0.00	1,02	54,79
	FDis	-0.06 [-0.12; 0.00]	0.02 ^{***} [0.01; 0.04]	-0.01 [-0.01; 0.00]	0.02	0.00	0.00	1,75	75,01
NPPeco	SR	42.17 ^{***} [38.72; 45.61]	0.46 [-0.08; 0.99]	-1.70 ^{***} [-2.12; -1.29]	57.64	9.71	0.00	5,01	86,04
	CSI	0.72 ^{***} [0.60; 0.83]	-0.07 ^{***} [-0.08; -0.06]	0.03 ^{***} [0.02; 0.03]	0.02	0.01	0.00	11,22	92,20
	CTri	5.52 ^{***} [5.30; 5.73]	0.13 ^{***} [0.10; 0.16]	-0.06 ^{***} [-0.09; -0.04]	0.18	0.04	0.00	5,09	71,10
	FRic	-0.05 [-0.15; 0.05]	-0.05 ^{***} [-0.07; -0.04]	-0.03 ^{***} [-0.04; -0.02]	0.02	0.01	0.00	9,96	70,61
	FEve	0.02 [*] [0.00; 0.04]	0.02 ^{***} [0.01; 0.03]	-0.02 ^{***} [-0.03; -0.01]	0.01	0.00	0.00	1,33	14,05
	FDiv	-0.02 [-0.05; 0.00]	-0.01 [-0.02; 0.00]	0.01 ^{**} [0.00; 0.02]	0.02	0.00	0.00	0,63	54,47
	FDis	-0.02 [-0.12; 0.09]	-0.04 ^{***} [-0.05; -0.03]	-0.02 ^{***} [-0.02; -0.01]	0.02	0.01	0.00	8,03	79,78
NPPact	SR	40.45 ^{***} [37.50; 43.40]	-0.53 [*] [-1.05; -0.01]	-0.98 ^{***} [-1.23; -0.73]	57.78	7.14	0.00	4,34	85,49
	CSI	0.69 ^{***} [0.63; 0.75]	-0.03 ^{***} [-0.04; -0.02]	0.03 ^{***} [0.02; 0.03]	0.02	0.00	0.00	14,06	89,90
	CTri	5.53 ^{***} [5.27; 5.78]	-0.02 [-0.05; 0.01]	-0.05 ^{***} [-0.06; -0.03]	0.19	0.06	0.00	2,48	72,61
	FRic	-0.14 ^{***} [-0.19; -0.09]	-0.01 [-0.02; 0.00]	0.00 [-0.01; 0.01]	0.03	0.00	0.00	0,27	65,91
	FEve	0.01 [-0.00; 0.03]	-0.01 [-0.02; 0.00]	-0.01 ^{***} [-0.01; -0.00]	0.01	0.00	0.00	0,75	14,25
	FDiv	-0.02 [-0.05; 0.00]	-0.01 [-0.02; 0.00]	0.01 ^{***} [0.01; 0.02]	0.02	0.00	0.00	1,79	54,65
	FDis	-0.10 ^{***} [-0.15; -0.06]	-0.02 ^{***} [-0.03; -0.01]	0.01 ^{***} [0.01; 0.02]	0.02	0.00	0.00	5,11	73,17

CHAPITRE V

Table A5: Comparison of the response of biodiversity indices to HANPP components (HANPP, NPPeco, HANPPharv, NPPact), land cover and climate variables using linear mixed model (LMM) accounting for both linear and quadratic (²) effects after model selection based on AIC. “*LUI*” represented the HANPP component selected as LUI type; “%*urb*”, “%*agri*” and “%*semi*” represented the proportion of urban lands, agricultural lands and semi-natural lands, respectively, in a 2km buffer according to CORINE classification. “*SHDI*” represents land cover heterogeneity index and finally, “*precip*” and “*temp*” represent sum of precipitation and mean temperature during breeding season, respectively. All explanatory variables were scaled (centered-reduced). R²m and R²c correspond to marginal (fixed effects) and conditional (fixed + random effects) r². Values in brackets correspond to 95% confident interval; * depicts significant estimate (0 outside the confidence interval). FD components were standardized using the standardized effect size to discard any species richness bias.

LUI type		Intercept	LUI	LUI ²	%urb	%urb ²	%agri	%agri ²	SHDI	SHDI ²	Temp	Temp ²	Precip	Precip ²	R ² m	R ² c
HANPP	SR	41.15* [37.38; 44.91]	-1.41* [-2.34; -0.49]		-0.42 [-1.13; 0.29]		1.56* [0.60; 2.52]	-1.10* [-1.84; -0.37]	1.11* [0.43; 1.79]	-0.26 [-0.65; 0.14]	1.02* [0.46; 1.58]	-0.36* [-0.54; -0.18]			0.12	0.86
	CSI	0.72* [0.63; 0.82]			0.08* [0.07; 0.09]		0.04* [0.03; 0.05]		-0.03* [-0.04; -0.02]	0.01* [0.01; 0.02]	0.02* [0.01; 0.03]				0.19	0.91
	CTRI	5.46* [5.29; 5.62]	-0.10* [-0.14; -0.07]	-0.04* [-0.07; -0.02]	-0.04* [-0.07; -0.01]						0.08* [0.04; 0.11]				0.06	0.71
	FRic	-0.15* [-0.19; -0.10]	-0.02 [-0.04; 0.00]	0.02* [0.01; 0.03]	0.05* [0.03; 0.06]		0.11* [0.09; 0.13]		0.03* [0.02; 0.04]						0.18	0.65
	FEve	0.02* [0.01; 0.04]	-0.01* [-0.02; -0.00]	-0.02* [-0.02; -0.01]	-0.01* [-0.02; -0.00]										0.01	0.14
	FDiv	-0.01 [-0.03; 0.01]	-0.01 [-0.02; 0.00]		0.03* [0.02; 0.04]				-0.02* [-0.03; -0.01]						0.03	0.55
	FDIs	-0.06 [-0.11; 0.00]	-0.01 [-0.03; 0.00]		0.06* [0.05; 0.08]		0.05* [0.04; 0.07]	-0.01 [-0.02; 0.00]	0.01 [-0.00; 0.02]						0.17	0.74
NPPeco	SR	41.60* [38.38; 44.82]	0.92* [0.07; 1.77]	-0.37 [-0.86; 0.12]	-0.63 [-1.35; 0.09]		1.12* [0.18; 2.06]	-1.04* [-1.78; -0.30]	1.07* [0.37; 1.77]		1.05* [0.48; 1.61]	-0.37* [-0.55; -0.19]			0.12	0.86
	CSI	0.74* [0.63; 0.85]	-0.03* [-0.04; -0.01]		0.07* [0.05; 0.08]		0.02* [0.01; 0.04]		-0.02* [-0.03; -0.01]	0.02* [0.01; 0.02]					0.18	0.92
	CTRI	5.46* [5.31; 5.61]	0.14* [0.11; 0.17]	-0.06* [-0.08; -0.03]							0.08* [0.04; 0.12]				0.08	0.70
	FRic	-0.11* [-0.17; -0.06]	0 [-0.02; 0.02]		0.04* [0.02; 0.05]		0.09* [0.07; 0.11]		0.03* [0.01; 0.04]						0.18	0.65
	FEve	0.02* [0.00; 0.04]	0.02* [0.01; 0.03]	-0.02* [-0.03; -0.01]											0.01	0.14
	FDiv	-0.01 [-0.03; 0.01]	0 [-0.02; 0.01]		0.02* [0.00; 0.03]		-0.01 [-0.03; 0.01]		-0.02* [-0.03; -0.01]						0.03	0.55

CHAPITRE V

	FDis	-0.05 [-0.11; 0.01]	0 [-0.01; 0.02]	0.06* [0.05; 0.07]	0.04* [0.03; 0.06]	-0.01 [-0.02; 0.00]	0.01 [-0.00; 0.02]					0.15	0.76		
HANPhary	SR	42.35* [40.35; 44.36]	-0.59 [-1.44; 0.26]	-0.78* [-1.22; -0.35]	-0.85* [-1.38; -0.33]	1.15* [0.37; 1.93]	-1.08* [-1.81; -0.35]	0.92* [0.25; 1.59]	0.12 [-0.18; 0.43]	-0.36* [-0.53; -0.18]			0.15	0.85	
	CSI	0.69* [0.62; 0.76]	-0.01 [-0.03; 0.01]	0.02* [0.01; 0.03]	0.08* [0.07; 0.08]	0.04* [0.03; 0.05]		-0.02* [-0.03; -0.01]	0.01* [0.00; 0.02]	0.03* [0.01; 0.04]			0.24	0.90	
	CTRI	5.50* [5.30; 5.70]	-0.09* [-0.14; -0.04]	-0.04* [-0.07; -0.01]	0.03 [-0.05; 0.11]	-0.03* [-0.05; -0.01]							0.06	0.71	
	FRic	-0.12* [-0.17; -0.06]	-0.01 [-0.02; 0.01]		0.03* [0.02; 0.05]	0.09* [0.08; 0.11]		0.03* [0.01; 0.04]					0.18	0.65	
	FEve	0.02 [-0.00; 0.04]	-0.01 [-0.02; 0.00]	-0.02* [-0.02; -0.01]	-0.03 [-0.05; 0.00]	0 [-0.00; 0.01]							0.02	0.14	
	FDiv	-0.01 [-0.03; 0.01]	-0.01 [-0.02; 0.00]		0.02* [0.01; 0.03]			-0.02* [-0.03; -0.01]					0.03	0.55	
	FDis	-0.05 [-0.11; 0.02]	0 [-0.01; 0.01]		0.06* [0.05; 0.07]	0.04* [0.03; 0.06]	-0.01 [-0.02; 0.00]	0.01 [-0.00; 0.02]					0.16	0.75	
	NPact	SR	41.97* [39.64; 44.31]	-0.84* [-1.52; -0.16]	-0.63* [-0.96; -0.30]	-1.32 [-2.70; 0.06]	0.19 [-0.19; 0.57]	0.93* [0.23; 1.63]	-1.07* [-1.80; -0.33]	1.15* [0.44; 1.85]	-0.12 [-0.53; 0.28]	0.12 [-0.19; 0.44]	-0.35* [-0.52; -0.17]	0.14	0.85
CSI		0.71* [0.63; 0.80]	0 [-0.01; 0.01]	0.01* [0.00; 0.01]	0.07* [0.05; 0.08]		0.04* [0.03; 0.05]		-0.02* [-0.03; -0.01]	0.01* [0.01; 0.02]	0.02* [0.01; 0.03]		0.21	0.91	
CTRI		5.51* [5.28; 5.74]	0 [-0.03; 0.04]	-0.05* [-0.06; -0.03]							0.07* [0.02; 0.11]		0.06	0.69	
FRic		-0.10* [-0.16; -0.04]	0 [-0.01; 0.01]	-0.01* [-0.02; -0.00]	0.05* [0.03; 0.06]		0.09* [0.08; 0.10]		0.02* [0.01; 0.03]				0.18	0.65	
FEve		-0.01 [-0.04; 0.03]	-0.03* [-0.04; -0.01]		-0.03* [-0.04; -0.02]								0.02	0.16	
FDiv		-0.02 [-0.05; 0.01]	-0.01 [-0.02; 0.01]	0.01* [0.00; 0.01]	0.01 [-0.01; 0.02]		-0.01* [-0.02; -0.00]		-0.01* [-0.02; -0.00]				0.04	0.55	
FDis		-0.05 [-0.11; 0.02]	0 [-0.01; 0.01]		0.06* [0.05; 0.07]		0.04* [0.03; 0.05]	-0.01 [-0.02; 0.00]	0.01 [-0.00; 0.02]					0.16	0.75

VI. SYNTHESE GENERALE

SYNTHESE GENERALE

La conciliation des besoins humains, de la préservation des écosystèmes et de la biodiversité sont au centre des préoccupations (*cf.* les journées de la Fondation pour la recherche sur la biodiversité (2018); ou la lettre ouverte de 200 chercheurs et personnalités publiée dans le journal *Le Monde* (2018)), impliquant les simples citoyens, les scientifiques, les acteurs du territoire et les décideurs politiques. Peu, voire pas, d'espaces restent vierges d'activités humaines, ces contraintes sélectionnant les espèces et altérant les processus écologiques. Le cadre conceptuel d'HANPP a été conçu pour répondre à cette nécessité de quantifier l'impact humain sur les écosystèmes, et pas uniquement les systèmes agricoles, en prenant en compte la multi-dimensionalité de l'intensification des usages des sols. Les impacts de cette intensité des usages sur la biodiversité sont un fait avéré (Allan et al., 2015; Elmqvist et al., 2013; Kleijn et al., 2009; Pereira et al., 2010; Tscharntke et al., 2012) et la compréhension des mécanismes sous-jacents est un champ de recherche en pleine expansion dans lequel cette thèse se situe.

A. PLACE DU CADRE METHODOLOGIQUE D'HANPP PARMI LES INDICATEURS D'INTENSITE

A.1. RAPPELS DE LA PROBLEMATIQUE ET DES RESULTATS

Le premier axe d'étude questionnait la pertinence des indicateurs liée à HANPP vis-à-vis d'autres indicateurs existants d'intensité d'usage des sols (chapitre III). Ce premier axe est centré sur le milieu agricole, car étant le plus concerné par les problématiques d'intensification, le plus documenté également et donc permettant la comparaison avec d'autres indices d'intensification existants. Les résultats de mes analyses suggèrent que les deux indices testés, IC/ha (Teillard et al., 2012) et HNV (Pointereau et al., 2007), ne sont pas redondants avec les indicateurs d'HANPP. Cependant, les plus fortes valeurs d'HANPP semblent correspondre en premier lieu aux communes ayant une forte proportion de surfaces agricoles ou urbaines, avant même le niveau d'intensité en intrants ou la naturalité du paysage. L'ensemble de ces trois paramètres –composition, intensité, configuration – permet d'expliquer une bonne part de la variabilité spatiale d'HANPP. La variabilité des composantes d'HANPP intègre donc à la fois des dimensions distinctes de l'intensité comme les intrants ou le système, montrant sa complémentarité et sa place dans le champ des indicateurs d'intensité d'usage des sols. Par ailleurs, l'étude de la covariation des différents indicateurs d'intensification a permis de mettre en lumière un gradient d'intensité nord-sud et différents

systèmes agricoles identifiés comme étant des monocultures intensives dans la moitié centre-nord, de la polyculture-élevage intensive (élevage hors-sol, vaches laitières) dans la partie nord-ouest, et dans l'est, et enfin de la polyculture-élevage plus extensive dans toute la moitié sud.

A.2. CONSEQUENCES ET PERSPECTIVES

Les différentes dimensions de l'intensification intègrent l'intensité en intrants, en extrants et l'intensité du système (Erb et al., 2013; Kuemmerle et al., 2013). Une majeure partie de la littérature n'a considéré l'intensification que sous une seule de ces dimensions, et quasiment exclusivement concernant le milieu agricole, ne permettant pas des conclusions générales (Erb et al., 2013). Mon étude est la première à confronter HANPP (et ses composantes), en tant qu'indicateur d'intensité d'usage des sols, à d'autres indicateurs éprouvés et disponibles à une échelle nationale afin de lier ces indicateurs aux trois dimensions de l'intensification. Les indices IC/ha (Teillard et al., 2012) et HNV (Pointereau et al., 2007) ont été définis pour quantifier le degré d'intensification agricole et son impact sur la biodiversité. IC/ha est un indicateur lié à l'intensité d'intrants tandis que HNV, la naturalité du milieu, est liée à l'intensité du système. La finalité de l'intensification agricole est l'augmentation des rendements, mais elle ne le résume pas. De la même manière, mes résultats ont mis en évidence que l'information apportée par les indicateurs d'HANPP ne se résume pas à la dimension « intrants » ou bien à la dimension « système ». Chaque indicateur du cadre d'HANPP est associé plus fortement à l'une des trois dimensions de l'intensité (Figure VI-4) :

- NPPeco est surtout associé à la dimension « **système** », preuve en est son affinité à HNV plutôt qu'à IC/ha. La présence d'éléments non récoltés, comme les haies, bosquets et les prairies contribue à rendre disponible une plus grande part de la NPP.

- HANPPharv est le moins lié à ces deux variables d'intensité agricole prises indépendamment, mais répond plus fortement à leur interaction. L'augmentation de la part d'énergie récoltée, que l'on pourrait assimiler à la dimension « **extrants** », est permise dans un milieu d'une grande intensité en termes d'intrants (IC/ha fort) et de système (HNV faible).

- Par sa construction, HANPP intègre donc la dimension « **système** » (anti-corrélation avec NPPeco), la dimension « **extrants** » (corrélation avec HANPPharv) et dans une moindre mesure la dimension « **intrants** » (HANPPpluc pouvant résumer les changements d'utilisation des sols et leur optimisation (fertilisation et irrigation)).

Mes résultats ont montré une concordance spatiale entre les différentes dimensions de l'intensité. L'utilisation des indicateurs d'HANPP a permis de retrouver les grands gradients d'intensification connus en France (Agreste, 2009; Perrot et al., 2013), révélant des systèmes agricoles divers selon la variation d'intensité des différentes dimensions employées (intrants, extrants, système). L'utilisation d'un seul indice d'intensité ou d'une seule dimension n'aurait pas permis de mettre en évidence ces différentes pressions sur les régions. **Cette famille d'indicateurs est donc pertinente pour distinguer les caractéristiques de l'intensification à large échelle.**

Ce travail de thèse a aussi confronté, pour la première fois, les indicateurs du cadre conceptuel et méthodologique HANPP à d'autres indicateurs d'intensité d'usage des sols. Les précédentes études comparatives se plaçaient plutôt dans les champs sociologiques et économiques, en comparant les variations d'HANPP avec la densité de population ou le PIB (Haberl et al., 2012; Krausmann et al., 2009). HANPP estimant l'impact de l'Homme sur l'environnement, il a également été comparé à l'indice de l'empreinte écologique carbonée de l'Homme ("Human footprint", Haberl et al., 2004). Seuls Wrba et al. (2004) adoptèrent une approche plus environnementale et montrèrent qu'HANPP était fortement lié à la proportion de milieu urbain et à l'hémérobie d'un paysage. Mes résultats concordent avec ceux de l'équipe de Wrba, en ce qu'ils suggèrent également qu'une grande part de la variabilité est expliquée par la composition du paysage. Cependant, ce lien à la composition du paysage peut être renforcé artificiellement par la méthode de construction même de l'indicateur, basé sur la classification de couverture des sols CORINE. Afin d'éviter ce raisonnement circulaire, j'ai fait le choix d'ajuster les modèles de biodiversité en prenant en compte ces éléments paysagers (cf. chapitres IV et V). L'usage des sols n'est évidemment pas défini seulement par son intensification, il faut également intégrer la composition et la configuration du paysage (Seppelt et al., 2016). HANPP et ses composantes se révèlent être un **cadre méthodologique intégrateur de l'utilisation des sols** de manière globale, en plus de prendre en compte les différentes dimensions de l'intensité.

B. RELATIONS ENTRE COMMUNAUTES ET AUTRES INDICATEURS DE LUI : APPORTS DU CADRE CONCEPTUEL D'HANPP

B.1. RAPPELS DE LA PROBLEMATIQUE ET DES RESULTATS

Mon deuxième axe avait pour objectif d'explorer le lien entre les ressources disponibles après appropriation par l'homme (NPPEco) et différents paramètres populationnels et

communautaires de chiroptères insectivores, i.e. l'abondance des espèces, la richesse taxonomique des communautés et la masse moyenne des espèces agrégée à l'échelle de la communauté (chapitre IV). Ces paramètres étaient mesurés à partir de la détection d'activité de chasse des espèces, utilisée comme un estimateur de leur abondance, qui varie donc fortement dans l'espace en fonction de la disponibilité des ressources trophiques (territoires de chasse). Ainsi la relation étroite mise en évidence entre ces paramètres et l'énergie restante disponible après appropriation (NPPeco) était-elle attendue. La pente des relations richesse-abondance et masse-abondance varie avec le niveau d'énergie et selon l'habitat.

Dans mon troisième axe, je me suis intéressée à l'effet de l'intensité d'usage des sols sur la structuration des communautés d'oiseaux (chapitre V). Le taxon des oiseaux, par son grand nombre d'espèces et de traits, constitue un excellent candidat à l'étude de l'impact de l'intensification des différentes facettes de la diversité fonctionnelle – richesse, régularité, divergence, trait agrégé. L'intensité de l'usage des sols a été décomposée selon trois composantes, HANPP, NPPeco et HANPPharv, pour évaluer quelle était la composante impactant le plus les communautés. J'ai mis en évidence que la quantité d'énergie prélevée (HANPPharv) impacte plus fortement ces facettes de la diversité que l'énergie appropriée ou l'énergie disponible, une fois pris en compte les éléments paysagers. Mes résultats suggèrent un phénomène de simplification biotique se traduisant par la diminution du nombre d'espèces, du niveau trophique moyen, de la régularité fonctionnelle et l'augmentation de l'indice de spécialisation des communautés le long d'un gradient d'intensité. Trois facettes de la diversité fonctionnelle, la richesse, la divergence et la dispersion ne semblent pas impactées par le gradient d'intensification. Les formes de ces relations suggèrent la nécessité de cibler les régions dont les récoltes sont les plus productives pour des actions visant à restaurer efficacement la biodiversité locale.

B.2. CONSEQUENCES ET PERSPECTIVES

B.2.1. ADEQUATION DES RELATIONS ENTRE COMMUNAUTES D'OISEAUX COMMUNS (STOC-EPS) ET DIMENSIONS D'INTENSITE

Du fait de leur large répartition spatiale, leur grande diversité, et leur sensibilité aux modifications de l'environnement (Jiguet et al., 2007), les communautés aviaires sont particulièrement utilisées comme modèle pour étudier l'effet de l'intensité agricole, en intégrant une ou plusieurs dimensions.

B.2.1.1. AVEC LES DIMENSIONS « INTRANTS » ET « SYSTEMES »

Estimer les impacts de l'intensité d'usage des sols sur la préservation de la biodiversité et des habitats est l'une des thématiques clé de la recherche en conservation. Une étape cruciale pour que cette thématique de recherche avance est la conception et le choix d'indicateurs d'intensification pertinents. Les travaux de Doxa et al. (2010), pour l'indice HNV, et de Teillard et al. (2015), pour l'indice IC/ha, ont mis en évidence les concordances et les divergences dans la relation de plusieurs indices de composition des communautés à ces indicateurs (Figure VI-1). Ces deux études sont particulièrement intéressantes pour mes travaux car elles sont basées sur le même jeu de données, i.e. le STOC-EPS, ont une couverture temporelle similaire (2001-2008 pour HNV, 2006-2008 pour IC/ha, 2004-2006 pour HANPP) et utilisent des indicateurs développés à l'échelle nationale. Dans les deux cas, les chercheurs ont montré que le nombre d'espèces était minimisé à des niveaux intermédiaires de naturalité (Figure VI-1.a) ou de quantité d'intrants injectés (estimée par la valeur monétaire dans IC/ha, Figure VI-1.d). Par ailleurs, Teillard et al. (2015) ont observé que l'augmentation du degré d'intensification correspond à la diminution du niveau trophique moyen des communautés (Figure VI-1.e). En revanche, l'indice de spécialisation des communautés (CSI) répond de manière divergente selon l'indice d'intensité considéré : les communautés sont composées proportionnellement par plus d'espèces généralistes (faibles valeurs de CSI) à un niveau intermédiaire de naturalité ou HNV (relation convexe, en U, Figure VI-1.c), tandis que des valeurs intermédiaires d'intrants (IC/ha) semblent favoriser les spécialistes (relation légèrement gaussienne, quasi linéaire, Figure VI-1.f). L'indicateur HNV semble bien discriminer les spécialistes des milieux agricoles (faible HNV), des milieux plus semi-naturels (fort HNV) tandis que l'on tend vers une spécialisation aux milieux agricoles croissante avec l'augmentation d'intrants (fort IC/ha). Cette distinction peut s'expliquer par le fait que l'analyse de Teillard et al. (2015) ne s'est concentrée que sur des espèces d'oiseaux de milieux agricoles, et non sur des espèces communes comme dans l'analyse de Doxa et al. (2010), ou la nôtre.

En 2010, une étude a montré que les communautés tendent à être proportionnellement plutôt composées de spécialistes avec la diminution des pratiques agricoles (le nombre de pesticides appliqués) et l'augmentation de la proportion de terres arables (Filippi-Codaccioni et al., 2010a). La dimension « intrants » affecterait les spécialistes des milieux agricoles, relaxant la compétition avec les autres espèces tandis que la dimension « système » et de large habitats agricoles favoriseraient les abondances des espèces spécialistes de ces milieux à faible échelle (Connor et al., 2000).

Une autre étude a essayé de prendre en compte différents composants de l'intensification agricole en deux dimensions. En premier lieu selon la simplification du paysage (augmentation de la proportion de milieu agricole et diminution de la diversité des milieux présents) et ensuite avec l'intensification des pratiques (augmentation des intrants chimiques : insecticides, fongicides, herbicides, fertilisants), pouvant appartenir respectivement à la dimension « système » et « intrants ». Dans cette étude, Jeliazkov et al. (2016) ont montré que la dimension « système » de l'intensité impactait la diversité taxonomique des communautés aviaires et promouvait les espèces spécialistes des milieux agricoles. La dimension « intrants » a un impact significatif en promouvant les espèces granivores mais, comme précédemment, en diminuant les espèces spécialistes. Ces résultats sont similaires à Chiron et al. (2014), visible seulement à plus large échelle (1500m), mais en opposition avec les résultats de Teillard et al. (2015). Cette différence peut s'expliquer par le fait que l'indicateur IC/ha intègre d'autres éléments qualifiés d'intrants (irrigation, produits vétérinaires, etc.). Herzon et al. (2018) ont par ailleurs montré un effet très négatif des terres arables sur la spécialisation à l'habitat en Russie de l'Ouest, contrairement à cet effet d'hyperspécialisation observé dans le milieu intensif français. Cela peut s'expliquer par une intensification moindre, ou plus récente du système.

Par ailleurs, notre étude a été faite à échelle nationale, contrairement à celles de Chiron et al. (2014) et de Jeliazkov et al. (2016), qui étaient focalisées sur trois régions françaises seulement, voire une seule dans le cas de Filippi-Codaccioni et al. (2010a) (i.e. région Seine et Marne).

Concernant la relation entre indicateurs d'HANPP et la structure des communautés, mes travaux ont montré des résultats convergents : l'intensité des usages de sols entraîne une diminution du nombre d'espèces, qui sont plutôt granivores et spécialistes des milieux agricoles (chapitre V, Figure VI-4). Cependant, la divergence majeure concerne la forme de ces relations. Dans le cas de la richesse spécifique, elle présente une relation en U majoritairement négative dans les deux études citées des indicateurs IC/ha et HNV, tandis qu'elle a plutôt une relation légèrement concave et négative pour HANPP_{harv}. Dans le cas de l'indice de spécialisation des communautés (CSI), la relation correspond à l'hypothèse de perturbation intermédiaire pour IC/ha, contrairement à la forme de la relation avec HNV ; linéaire pour la dimension « système » de l'étude de Jeliazkov et al. (2014a) Similairement à Teillard et al., les formes de relations sont opposées entre indice de spécialisation et niveau trophique : les communautés en milieu intensif sont majoritairement composées d'espèces spécialistes granivores plutôt qu'insectivores. Cependant, là où les réponses sont convexes

pour HANPPharv, elles sont concaves pour IC/ha, et inversement. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer cette variabilité dans la forme des relations : mes travaux et ceux de Doxa et al. intègrent une large gamme d'espèces communes ($n > 100$) tandis que les travaux de Teillard et al. sont restreints à un petit nombre d'espèces agricoles ($n = 22$). Cette différence de richesse spécifique pourrait expliquer la forme convexe du CSI, mettant en évidence une sur-représentation des espèces spécialistes des milieux agricoles à forte intensification et une sur-représentation des espèces spécialistes des milieux semi naturels et forestiers à faible niveau d'intensification, ce que ne détecte pas l'étude de Teillard et collaborateurs. Cette différence de la relation pourrait aussi être expliquée par la dimension d'intensité utilisée : IC/ha est un indicateur d'intrants agricoles se basant sur la valeur monétaire des intrants rapportée à la surface agricole utile ; HNV se base sur la présence d'éléments paysagers naturels, et de pratiques culturales extensives. Mon premier axe a permis de montrer qu'HANPPharv était expliqué par l'interaction de ces deux indices (chapitre III). HANPPharv intègre d'une certaine manière ces deux dimensions de l'intensité afin d'optimiser l'intensité d'extrants, et propose donc une vision plus générale de l'effet de l'intensité agricole sur les communautés d'oiseaux.

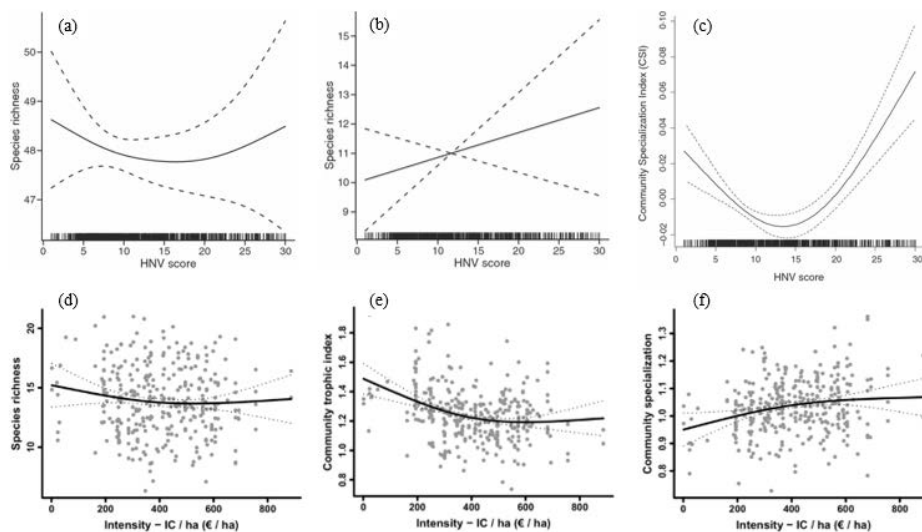


Figure VI-1 : Relation entre les dimensions de l'intensification, la taille (a, d) et la composition (b, c, e, f) des communautés aviaires. HNV : High Nature Value (a-c). IC/ha : Input Cost per hectare (d-f). Species richness : richesse spécifique (a) ou richesse des spécialistes de milieux agricoles (b, d). Community specialization ou CSI : indice de spécialisation des communautés (c, f). Community trophic index : niveau trophique des communautés (e). Lignes pleines : valeurs de l'indicateur prédites par un GAM. Lignes en pointillés : intervalle de confiance de 95%. Figure adaptée de Doxa et al. (2010) et Teillard et al. (2015).

En dehors du strict milieu agricole, la littérature comprend aussi de nombreuses études examinant l'effet de l'intensité, essentiellement à travers la dimension « système ». Ainsi Devictor et al. (2008b) ont montré que plus une espèce était spécialiste, plus la réponse à la

SYNTHESE GENERALE

fragmentation (pertes et discontinuités d'habitats) et la perturbation (variation d'utilisation d'usage des sols dans le temps et l'espace), sans milieu prédéfini, était négative, causant un changement de composition des communautés reflétant une homogénéisation biotique (Olden and Rooney, 2006) et un déclin généralisé des espèces ubiquistes (Krauss et al., 2003; Steffan-Dewenter and Tschamtkke, 2000).

Enfin, basé sur la part d'énergie disponible pour les écosystèmes, Pellissier et al. (2017) ont montré que l'intensité avait un effet plus important que la composition/configuration du milieu. Cet effet est plus marqué concernant le nombre d'espèces et la spécialisation, et faiblement marqué concernant le niveau trophique et l'abondance, surtout dans les milieux agricoles et urbains (les variations des indices biologiques étudiés semblent moins liées à la composition du milieu ou à l'intensité en milieux forestiers). La diminution de l'énergie disponible, du fait de l'intensité des usages, diminue la richesse et le niveau trophique mais favorise la spécialisation. Cependant ces relations ont des pentes très faibles (Figure VI-2), qui pourraient entre autres être expliquées par le fait que leur étude est focalisée sur le bassin parisien, un milieu fortement anthropisé et donc avec une faible variabilité d'intensité d'usage des sols.

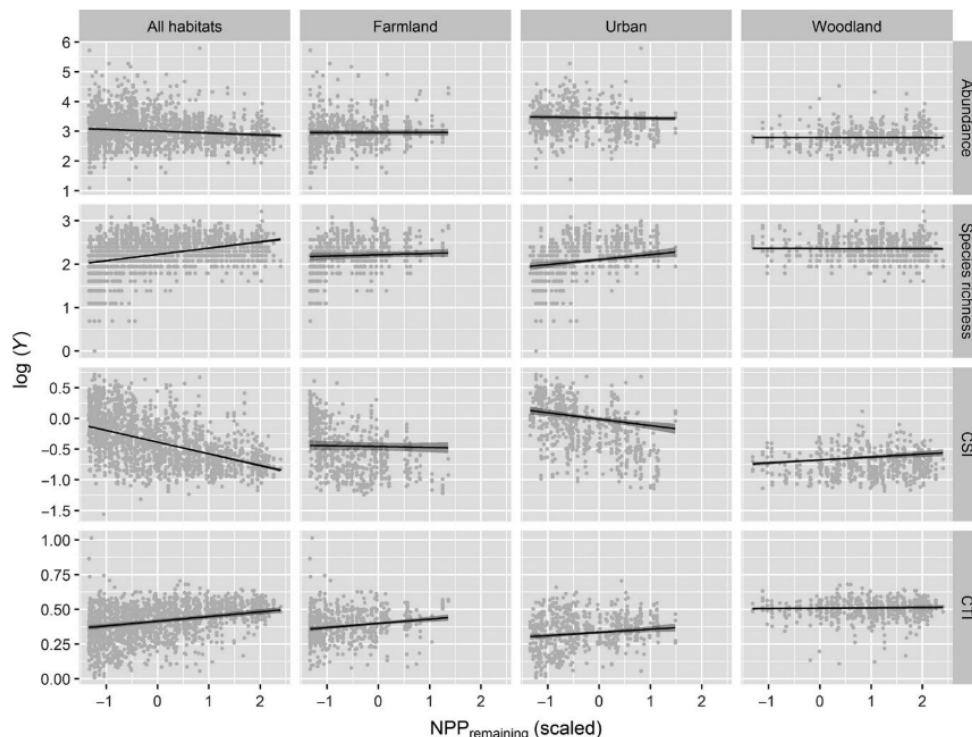


Figure VI-2 : Variation de quatre indices de communautés (abondance, richesse, niveau trophique (CTI) et spécialisation d'habitat (CSI)) log-transformés avec l'énergie disponible ($NPP_{\text{remaining}}$) dont les valeurs ont été centrées-réduites, selon tous les milieux et pour chaque type (agricole, urbain et forestier) séparément. Les points représentent les relevés et les lignes les relations obtenues par modélisation. Les parties ombrées grises correspondent à l'erreur standard. Source : (Pellissier et al., 2017)

B.2.1.2. AVEC LA DIMENSION « EXTRANTS »

L'intensité d'usage des sols peut également se voir à travers la dimension des extrants, notamment à l'aide d'HANPPharv, indicateur expliquant la plus grande part de variabilité des communautés aviaires (chapitre V). Outre l'utilisation de fertilisants, la production de lait, ou la densité du détail, Donal et al. (2001) ont montré que le rendement en céréales, et donc la dimension « extrants », affectait fortement les variations des tendances d'abondances de population d'oiseaux à l'échelle européenne (surtout les pays de l'ouest).

HANPPharv mesure l'intensité d'extrants à travers la quantité de NPP qui est récoltée ou détruite durant les récoltes, servant, entre autres, à l'alimentation humaine et animale. A l'instar du débat *land-sharing vs land sparing* (Phalan et al., 2011), l'accent est mis sur la productivité, les rendements, comme par exemple l'étude menée par Dross et al. (2018), qui ont évalué l'impact de l'intensité de production d'un milieu agricole sur les communautés d'oiseaux (du STOC-EPS). L'originalité de leur étude réside en la distinction de la production animale et végétale. Il en résulte des relations assez contrastées entre ces deux types de production. Le gradient de production végétale agricole semble favoriser linéairement des communautés plus pauvres en espèces et dominées par des granivores spécialistes des milieux agricoles (Figure VI-3, 1^{ère} ligne). A l'inverse, ce sont plutôt des communautés homogénéisées dominées par des généralistes qui sont favorisées par la production animale (Figure VI-3, 2^{ème} ligne).

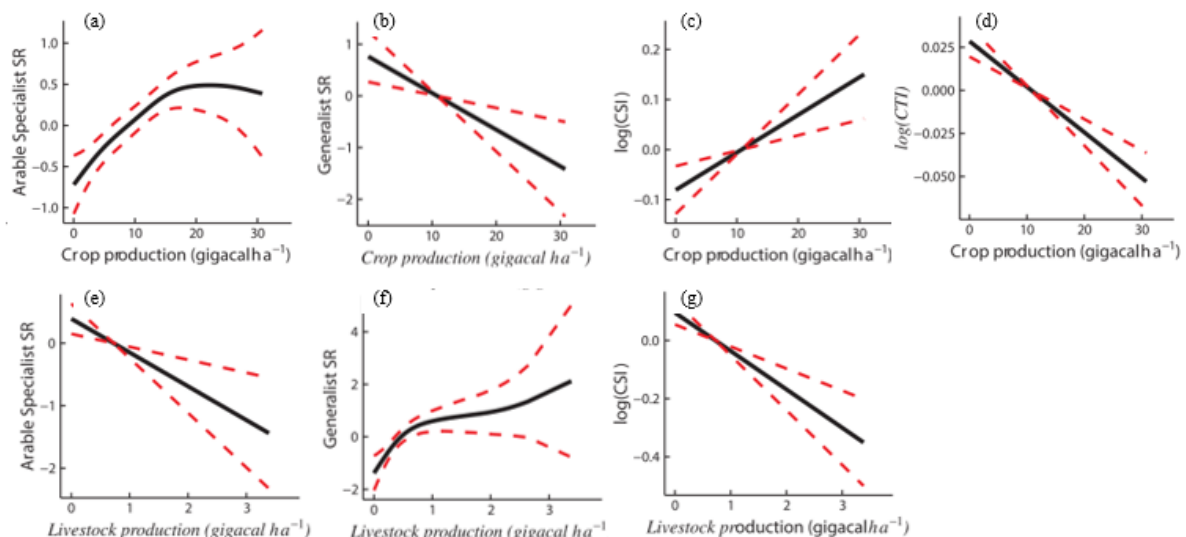


Figure VI-3 : Relation entre l'intensité de production (ou extrants) culturale (a-d) ou animale (e-g) et la composition des communautés aviaires. Arable Specialist SR : richesse en espèces agricoles (a,e). Generalist SR : richesse en espèces généralistes (b,f). log(CSI) : indice de spécialisation des communautés log-transformé (c,g). log(CTI) : niveau trophique moyen de la communauté log-transformé (d). Lignes pleines : valeurs de l'indicateur prédites par un GAMM. Lignes en pointillés : intervalle de confiance de 95%. Figure adaptée de Dross et al. (2018).

Quelle que soit la dimension utilisée et hormis la forme de la courbe, les résultats sont en partie similaires aux miens (chapitre V). Le déficit en invertébrés comme ressources alimentaires dans ces milieux intensifs, dû aux pesticides (Boatman et al., 2004; Hallmann et al., 2014) ou encore à la perte des bandes enherbées et haies (Wilson et al., 1999), peut expliquer le fait que les espèces agricoles soient plus granivores. La sur-représentation des généralistes induite par la production animale peut être expliquée par l'hétérogénéité spatiale nécessaire pour faire paître et nourrir les animaux, augmentant la potentialité des niches et donc la coexistence d'espèces (Benton et al., 2003; Perović et al., 2015). Les indicateurs d'HANPP tiennent compte de la biomasse énergétique végétale nécessaire pour la fourniture alimentaire des élevages de manière indifférenciée mais leurs valeurs disponibles actuellement ne permettent pas de distinguer la production animale de la production végétale, expliquant ainsi que la réponse d'HANPP_{harv} est plus similaire de celle de la production végétale (chapitre V).

A travers la comparaison d'études décrivant les trois dimensions de l'intensité – intrants (Filippi-Codaccioni et al., 2010a; Jeliaskov et al., 2016; Teillard et al., 2015), extrants (Dross et al., 2018), et systèmes (Devictor et al., 2008b; Doxa et al., 2010; Filippi-Codaccioni et al., 2010a; Jeliaskov et al., 2016; Pellissier et al., 2017) – à partir du même jeu de données STOC-EPS, j'ai pu montrer que des divergences existaient pour les facettes étudiées (richesse, CSI, CTrI) quant à la forme de la relation. Bien que la complexité des indicateurs HANPP puisse rendre plus complexe l'interprétation de leur valeur, ils apportent une vision plus globale, permettant d'étudier la relation biodiversité-habitat-intensification et les mécanismes sous-jacents, indépendamment du milieu considéré.

C. QUELLES SONT LES FACETTES DE BIODIVERSITE IMPACTEES PAR L'INTENSIFICATION ?

L'intensité d'usage des sols impacte les habitats (semi-)naturels de différentes façons. Au cours de mes travaux de thèse, je me suis intéressée à la manière dont l'énergie, sous forme de NPP, est prélevée ou disponible dans les écosystèmes. Dans le chapitre III, j'ai montré que l'intensification se traduisait par des corrélations fortement négatives entre énergie prélevée (HANPP_{harv}), également appropriée (HANPP) et énergie disponible (NPP_{eco}) dans les cas où les changements d'usages des sols n'augmentent pas artificiellement la productivité (HANPP_{luc}>0). Or, la biodiversité doit disposer de ressources suffisantes pour se développer et se maintenir. Pour cette raison, j'ai choisi de travailler essentiellement avec les indices NPP_{eco} et HANPP_{harv} pour mettre en évidence l'impact de l'appropriation de la NPP à

l'échelle de populations et communautés de chiroptères (chapitre IV) puis à l'échelle de communautés aviaires (chapitre V).

Le cadre conceptuel d'HANPP, et plus précisément sa composante écologique NPPEco, permet de quantifier l'énergie disponible dans les écosystèmes pour soutenir la biodiversité. Notre deuxième axe s'est porté sur l'effet de cette énergie disponible sur l'activité de chasse des chiroptères (chapitre IV). L'intensification diminue l'énergie disponible et donc les zones favorables à l'alimentation. La quantité d'NPPEco, disponible quel que soit le milieu considéré, dépend du degré d'intensification, elle varie entre ces milieux mais également à l'intérieur d'un même milieu (forestier, urbain, agricole). L'activité de chasse des chiroptères étant un estimateur de leurs abondances, directement liée à la ressource, nous avons montré que l'intensité diminuait l'abondance des individus de différentes espèces et la richesse spécifique des communautés, et que ces relations étaient significatives et négatives quel que soit le milieu considéré et d'autant plus que celui-ci est plus intensif (moins d'énergie disponible) (chapitre IV). J'ai également évalué l'effet de ce déficit énergétique sur un aspect fonctionnel : la masse. J'ai montré que la diminution de l'énergie est liée à une sous-représentation des grandes (lourdes) espèces de chiroptères au sein des communautés.

C.1. RICHESSE ET ABONDANCE

Les chiroptères, détectés lors de leur activité de chasse ne présentent pas de seuil dû à une densité dépendance : ce sont des espèces dont l'activité de chasse reflète directement la ressource alimentaire et donc les zones favorables à cette ressource, c'est-à-dire, à l'échelle étudiée, pour une large part, à grande énergie disponible. A l'inverse, les oiseaux sont des espèces territoriales, surtout au moment où les relevés du STOC-EPS sont effectués, en pleine période de reproduction et de nidification. Il y a donc une densité dépendance forte ne permettant qu'un nombre limité d'individus et d'espèces dans le milieu.

L'hypothèse MIH sous-jacente à celle de la relation Espèce-Energie

La littérature scientifique soutient que toute diminution de l'énergie disponible entraînera une diminution d'abondance d'une population ou d'une communauté (Dobson et al., 2015; Mönkkönen et al., 2006; Šímová et al., 2011; Storch et al., 2018). Plus la taille d'une population est faible, plus grande sera sa probabilité d'extinction (MacArthur and Wilson, 1967). Pour la première fois, l'effet de l'énergie disponible après appropriation de l'homme sur l'abondance des populations a été testé sur un modèle mammifère (exclusivement insectivore) (mais voir (Hortal et al. (2008); Mazel et al. (2014) avec la relation espèces-aire). Nous avons montré que l'augmentation de l'énergie disponible, sous

forme de NPP, était liée à une augmentation des abondances de la majorité des espèces de chiroptères. Cependant cet effet est médié par le type de milieu. Alors que cet effet positif est significatif sur l'abondance d'une majorité d'espèces, l'abondance totale ou la richesse dans les milieux anthropisés (agricoles et urbains), il est beaucoup moins évident en forêt car seulement positif sur l'abondance de deux des neuf espèces testées de chiroptères (et l'effet est négatif pour deux espèces). Cette différence d'effet entre milieux plus ou moins anthropisés et caractérisés par des niveaux moyens d'énergie différents (fort en forêts versus faible en milieux agricoles) est également mise en évidence par Pellissier et collaborateurs (2018) chez les oiseaux. L'effet de l'énergie est plus souvent détecté à l'échelle locale en milieu urbain (chez 4/7 espèces à l'échelle du point versus 2/7 à l'échelle de 1km de rayon), mais plutôt à l'échelle paysagère en milieu agricole (chez 2/7 espèces à l'échelle du point versus 5/7 à l'échelle de 1km de rayon), suggérant une dépendance à l'échelle d'analyse. Cette différence peut s'expliquer par l'échantillonnage. Les activités de chiroptères sont enregistrées dans un rayon de 25m, donc à l'échelle locale du point, l'activité dépend des sites avec plus d'énergie disponible, comme par exemple les parcs urbains (Threlfall et al., 2011). Par contre, à l'échelle paysagère (à 1km), les sites avec plus d'énergie peuvent correspondre à un milieu urbain entouré de milieux forestiers ou semi-naturels : ainsi la gamme de variation de l'énergie à l'échelle du paysage pourrait expliquer moins bien la distribution de l'activité des chiroptères. Tandis qu'en milieu agricole, plus d'énergie disponible correspond à des agrosystèmes moins intensifs, avec une plus grande abondance de proies, résultant de pratiques moins intensives, de la persistance d'éléments semi-naturels comme les haies, patches forestiers qui peuvent favoriser l'activités des chiroptères et être détectés à l'échelle paysagère (Wickramasinghe et al., 2003 ; Frey-Ehrenbold et al., 2013 ; Lacoeyille et al., 2016). Nous avons également montré que la relation richesse-abondance était plutôt linéaire à faible niveau d'énergie alors qu'elle semble atteindre un plateau pour les forts niveaux d'énergie disponible, en partie en accord avec les résultats de Seoane et al. (2017). Cette équipe a en effet montré que la richesse augmentait avec l'abondance selon une courbe monotonique non linéaire, et dépendait du milieu. De nombreuses études sont en accord avec ces résultats et similaires du point de vue de la résolution et de l'étendue spatiale pour de nombreux taxons ; les oiseaux (Karl L. Evans et al., 2006; Jonsson et al., 2011; Seoane et al., 2017), les invertébrés (Kaspari et al., 2000), et les plantes (Currie et al., 2004). L'intensification, en diminuant la quantité d'énergie disponible, diminue ainsi le nombre d'individus engendrant un nombre d'espèces plus restreint au sein de la communauté, par effet d'échantillonnage. Cela peut être directement lié à la disponibilité et à la qualité des

ressources. En milieu intensif, agricole par exemple, l'utilisation de pesticides sur les champs impacte le milieu environnant, dont la NPP qui ne sera pas récoltée. Cette NPP polluée peut avoir un effet délétère sur les populations d'arthropodes visées ou non (Hallmann et al., 2017; Pisa et al., 2015), proies directes des populations de chiroptères. La corrélation abondance-espèce diminue, quel que soit le milieu considéré, quand l'énergie disponible diminue, due à la raréfaction des ressources alimentaires et aux perturbations anthropiques (coupes d'arbres, fragmentation des milieux) (Heim et al., 2015; Meyer et al., 2016). Cependant, mon étude ne teste pas une causalité : je n'ai pas montré que la diminution de l'abondance causait une diminution du nombre d'espèces, mais plutôt une covariation entre énergie-abondance et espèce.

Au niveau communautaire, nos résultats concordent avec un des phénomènes les plus étudiés pour expliquer les patrons de diversité : la relation énergie-espèce (SER) qui stipule que l'augmentation de l'énergie disponible (NPP) augmente la richesse. Et dans un contexte d'intensification, une diminution de l'énergie disponible diminue la richesse, des communautés de chiroptères (chapitre IV), comme des oiseaux (chapitre V). Ces résultats sont concordants avec de nombreux travaux basés sur cette NPP appropriée, et ce, quel que soit l'échelle considérée. A l'échelle nationale, Haberl et al. (2004a) ont montré que les flux d'énergie étaient corrélés avec la richesse spécifique de nombreux groupes taxonomiques (plantes, orthoptères, gastéropodes, araignées, fourmis et carabes) : l'augmentation d'HANPP décroît la richesse, tandis que la quantité d'NPP_{eco} l'augmente toujours de manière linéaire. La richesse des oiseaux nicheurs est bien mieux expliquée par les composantes écologiques (NPP_{eco}), que par l'hétérogénéité du paysage ou d'autres composantes d'HANPP (Haberl et al., 2005), mais selon une relation quadratique. Au niveau européen, l'énergie disponible (NPP) est une fois encore la variable la efficace pour décrire les variations de la richesse spécifique de plusieurs groupes taxonomiques (Zupan, 2014), tandis que l'impact humain (HANPP) semble significativement impactant pour les amphibiens seulement (Mouchet et al., 2015). A l'échelle mondiale, enfin, une étude s'est également intéressée à l'effet de l'intensité, montrant que HANPP, parmi treize autres variables d'intensité, était une des plus corrélées à la richesse des oiseaux, mammifères et amphibiens (Kehoe et al., 2015).

Regardant HANPP à travers l'énergie disponible (NPP_{eco}), ou appropriée (HANPP, HANPP_{harv}), les conclusions sont généralisables. Mais une fois encore la nature de la distribution varie, étant soit linéaire, soit unimodale, et pouvant refléter des mécanismes sous-

jacents différents. Une diminution de l'énergie diminue de manière quasi proportionnelle la richesse des mammifères (chapitre IV), tandis que la richesse des oiseaux diminue également mais selon une relation légèrement concave (chapitre V) (Figure VI-4). La différence pourrait s'expliquer par l'échantillonnage : les communautés aviaires sont beaucoup plus riches, permettant d'obtenir un plateau, ce qui est moins évident avec l'étude de la richesse de seulement 10 taxons de chiroptères. On peut également supposer que la différence de forme de relation pourrait s'expliquer par leurs régimes alimentaires: en effet, les chiroptères en France se nourrissent exclusivement d'arthropodes (Vaughan, 1997), tandis que les oiseaux couvrent une plus grande variété de régimes alimentaires. En période de reproduction, l'avifaune peut être insectivore stricte et/ou granivore (Holland et al., 2006). La diminution de l'énergie sous forme de NPP va impacter tout le réseau trophique, des producteurs aux consommateurs (comme les arthropodes), et les espèces avec une amplitude alimentaire plus grande pourraient avoir des ressources alternatives (Teillard et al., 2014). Ces liens trophiques sous-tendent l'hypothèse que la diminution de la richesse le long d'un gradient décroissant de production (NPP) n'est pas expliqué par le nombre d'individus seul et que d'autres mécanismes sont à l'œuvre pour faciliter la coexistence d'espèces comme par exemple la spécialisation et des caractéristiques plus fonctionnelles liées à la niche trophique ou d'habitat (Hurlbert and Jetz, 2010).

C.2. MASSE MOYENNE ET PRODUCTIVITE

Mes résultats ont montré que la quantité d'énergie disponible avait un effet positif sur les communautés et notamment à travers la masse (chapitre IV). La masse est reconnue comme un facteur déterminant des structures trophiques dont dépendent la densité des populations et les interactions proies-prédateurs (Arim et al., 2010). Elle condense ainsi une grande quantité d'informations biologiques utiles pour explorer la stabilité des réseaux trophiques, les flux d'énergie et la réponse aux perturbations (Woodward et al., 2005). En accord avec Herzon et al. (2018), j'ai montré qu'avec la diminution de l'énergie disponible, la composition des communautés tend vers une sous-représentation des espèces de grandes tailles : les espèces les plus abondantes dans ces communautés sont caractérisées par des tailles plus faibles (Figure VI-4). Ainsi même un déficit en énergie primaire se répercute sur l'ensemble du réseau trophique jusque des espèces insectivores (Briand and Cohen, 1987). Cela peut s'expliquer par un nœud intermédiaire au sein de ce réseau, les arthropodes, unique ressource de ces chiroptères et consommateurs de cette NPP. Il est attendu que des espèces plus grandes aient besoin de plus de ressources énergétiques se traduisant par une plus forte diversité spécifique

et régularité des abondances en proies (Arim et al., 2010). L'intensité d'usage des sols filtre donc les espèces ayant des besoins énergétiques plus réduits et donc une masse réduite comme cela a pu être montré chez les oiseaux (Fischer et al., 2007). Enfin, la masse détermine les traits des espèces impactant les interactions liées à la recherche alimentaire par exemple et les dynamiques de population (Brose, 2010), incitant à explorer les liens entre diversité fonctionnelle et intensité.

C.3. DIVERSITE FONCTIONNELLE

Une des originalités de ce travail réside dans l'intégration des traits fonctionnels pour tester la relation « espèce-énergie » dans un contexte d'intensification. L'utilisation d'un trait fonctionnel moyenné à la communauté permet de mettre en évidence une variation dans la dominance d'une valeur de ce trait au sein de la communauté face à une diminution de l'énergie restante ou, le corollaire, une augmentation de l'énergie prélevée, comme cela a été détaillé dans la section B.2.1 (Figure VI-4). Le déficit en ressources alimentaires disponibles peut expliquer le basculement vers des communautés composées de plus d'espèces petites, de plus d'espèces granivores que d'espèces insectivores (Fischer et al., 2007). Cela peut résulter d'une combinaison de facteurs : d'une part, à une diminution des populations de proies (e.g. arthropodes) liée à la diminution de NPP, mais également à cause de l'effet négatif de l'intensification du travail du sol et des pesticides sur ces populations (Geiger et al., 2010; Gibbons et al., 2015; Hallmann et al., 2017, 2014), d'autre part, du fait que les granivores peuvent utiliser les graines des champs en plus des graines sauvages pour compléter leurs besoins. Ainsi, les espèces les plus abondantes dans ces milieux intensifs où la quantité d'énergie prélevée est importante tendent à être granivores et spécialistes de ces milieux agricoles. Bien qu'elles soient majoritaires par rapport à d'autres espèces (généralistes et spécialistes d'autres milieux), ces espèces subissent aussi l'impact de l'intensification (monoculture, destruction des nids au sol à la récolte, intrants divers) (Heldbjerg et al., 2018; Stanton et al., 2018).

Une approche fonctionnelle, par trait moyenné et pondéré par les abondances, est adaptée pour l'étude d'une caractéristique biologique et des espèces dominantes. Mais elle renseigne peu sur la structure de la communauté ni sur la relation d'autres caractéristiques biologiques selon la pression étudiée. Par conséquent, j'ai utilisé d'autres indicateurs pour prendre en compte les différentes facettes de la diversité fonctionnelle (FRic, FEve, FDiv, FDis), et étudier la redondance ou la complémentarité des espèces au sein d'une même communauté.

SYNTHESE GENERALE

Similairement à d'autres études, j'ai démontré que l'intensité des usages des sols a un effet négatif sur la diversité fonctionnelle (Dross et al., 2017; Flynn et al., 2009; Laliberté et al., 2010; Zupan et al., 2015), et plus particulièrement sur la régularité fonctionnelle. Avec l'augmentation de l'intensification, cette régularité décroît. Cela résulte de la combinaison de deux phénomènes : la disparition de certaines valeurs de traits et une répartition plus inégale des abondances sur les valeurs restantes, se traduisant par des fonctions laissées vacantes, en raison d'un filtrage environnemental exercé par l'intensification d'usage du sol (Fischer et al., 2007; Mason et al., 2005). Pakeman (2011) a montré que la perturbation (labour et fauche) peut agir si fortement qu'elle va favoriser la coexistence d'espèces similaires (dans leur façon de répondre à la perturbation), augmentant la régularité fonctionnelle. Cependant il est possible que des espèces soient très similaires pour certains traits et pas pour d'autres. Et les traits pris en compte étant différents entre les plantes et les oiseaux, nos résultats peuvent diverger.

Enfin, l'absence d'effet notable sur les indices de richesse, de divergence et de dispersion fonctionnelles n'était pas attendu. La littérature ne permet pas non plus de déterminer si ces absences de réponse sont attendues ou non. Dans la majorité des cas, la régularité fonctionnelle (FEve) réagit avec divers gradients d'intensité ou de perturbation, mais cela s'accompagne souvent d'une relation similaire pour la divergence ou la dispersion et à l'inverse, d'une absence de relation pour la richesse fonctionnelle (Baraloto et al., 2012; Barbaro et al., 2014; Gerisch et al., 2012; Luck et al., 2013; Magnago et al., 2014). Au contraire, il peut y avoir une absence de relation pour tous les indices, exceptés pour la richesse fonctionnelle (carabes : Audino et al., 2014; Barragán et al., 2011; plantes : Niu et al., 2014; pollinisateurs : Rader et al., 2014). Une étude a même montré que seule la régularité fonctionnelle des chiroptères ne présentait pas de relation avec l'intensification agricole (Wordley et al., 2017). Enfin, il existe des études ne montrant aucune relation pour aucun des indices de diversité fonctionnelle (arbres : Finegan et al., 2015; insectes prédateurs : Rusch et al., 2014), alors que des relations fonctionnelles étaient trouvées quand les indices ne prenaient en compte qu'un seul trait. Ces résultats ne permettant alors pas de supporter l'hypothèse d'une complémentarité de niche comme processus déterminant les assemblages d'espèces. Parmi ces études, l'absence de significativité du résultat semble indépendante du taxon ou du milieu considéré. Cette absence de significativité peut également s'interpréter comme l'utilisation de traits inappropriés, de mesures de la diversité inappropriée, la relation testée peut manquer de puissance statistique, ou enfin, il est possible que la diversité fonctionnelle ne soit pas impactée (Petchey and Gaston, 2006). Si le choix des traits ou le type

SYNTHESE GENERALE

de mesure utilisé dans mes travaux était inapproprié, aucune des facettes de la diversité fonctionnelle n'aurait répondu. D'autant que le nombre de données est important, avec une grande variabilité, permettant une grande puissance statistique. Ces absences de relations peuvent s'expliquer par des réponses à d'autres gradients et stress environnementaux non liés à la quantité d'énergie prélevée dans le système, ou bien à une absence de complémentarité de niche (Mason et al., 2013).

SYNTHESE GENERALE

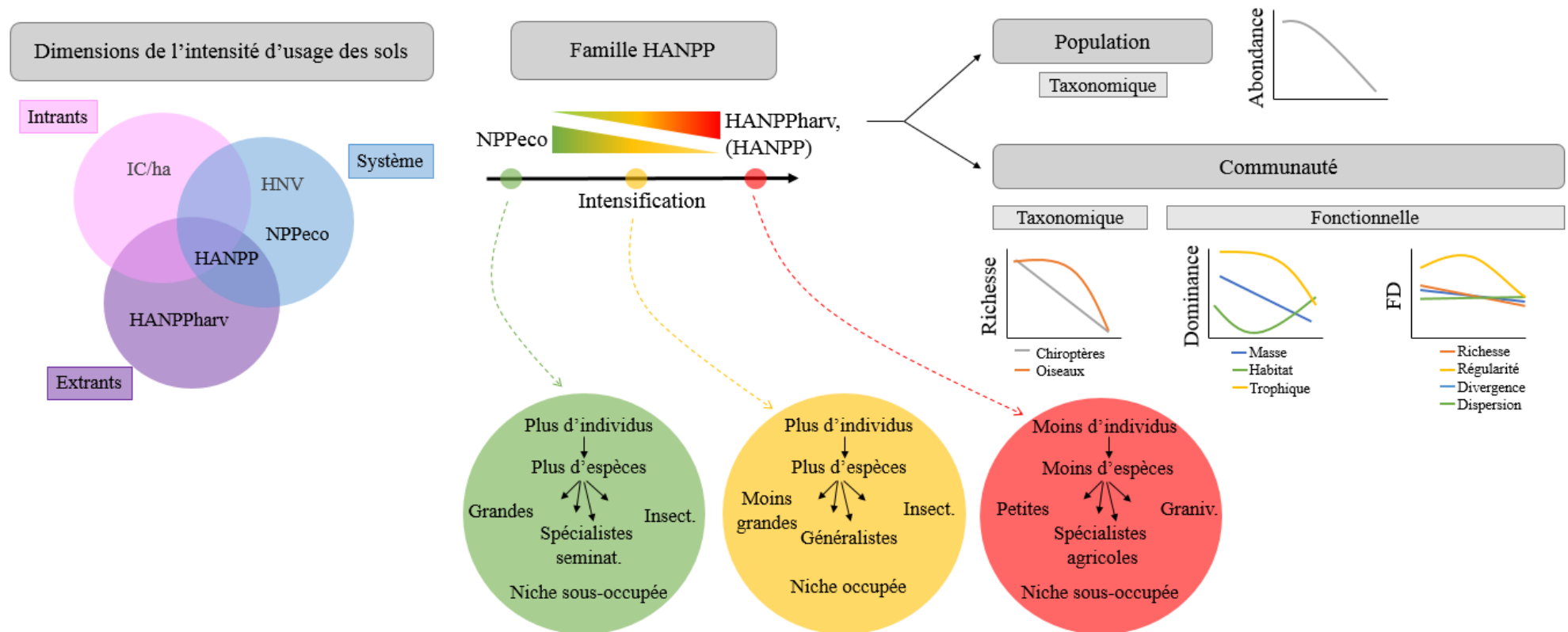


Figure VI-4 : Représentation synthétique des conclusions de ma thèse. Le cadre conceptuel de HANPP propose un ensemble d'indicateurs qui intègrent à la fois la dimension d'intensité du système avec NPPeco, d'intensité d'extrants avec HANPPPharv (et pour partie l'intensité d'intrants avec HANPPPluc). Il peut être vu comme un indicateur pertinent de l'intensité d'usage des sols. Dans un contexte d'intensification, la part d'énergie disponible (NPPeco) diminue de manière proportionnelle à l'augmentation de l'énergie prélevée (HANPPPharv), ayant un effet sur la biodiversité à plusieurs niveaux. Au niveau populationnel, la densité des individus décroît. La diminution des effectifs au niveau populationnel pourrait être en relation avec la diminution du nombre d'espèce au niveau communautaire. Selon des aspects plus fonctionnels, l'intensification effectue un filtrage en favorisant les abondances d'espèces plus petites à défauts des grandes, en favorisant les espèces spécialistes (des milieux agricoles), en diminuant la proportion d'espèces insectivores, et en favorisant des communautés dont les abondances de traits ne sont pas distribuées de manière régulière au sein de la niche fonctionnelle. L'intensité d'usage des sols, en diminuant l'énergie disponible se traduit donc par un appauvrissement des communautés.

D. L'HYPOTHESE DE PERTURBATION INTERMEDIAIRE

L'intensité d'usage des sols est une forme de perturbation, de stress intrinsèque à un type d'habitat, les relations concaves de certaines facettes de la diversité sont souvent attribuées à l'hypothèse de perturbation intermédiaire (« *Intermediate disturbance hypothesis* », IDH, Connell (1978)) qui implique que la diversité soit favorisée à un niveau intermédiaire de fréquence ou de magnitude de la perturbation (Figure VI-4). Cette théorie, longtemps acceptée, est aujourd'hui controversée (Fox, 2013) : ce pic attendu est rarement trouvé dans les études empiriques testant cette hypothèse, potentiellement, en raison de données récoltées ne couvrant pas l'intégralité de la gamme de variation de la perturbation et/ou de biodiversité. De manière plus théorique, cette théorie est réfutée pour trois raisons : 1) la perturbation réduit la densité des espèces en affaiblissant la compétition et prévenant ainsi les exclusions compétitives qui pourraient survenir ; 2) les intensités intermédiaires de perturbations interrompent l'exclusion compétitive en réduisant temporairement la densité de toutes les espèces, permettant ainsi à toutes les espèces d'augmenter par la suite et d'empêcher le système d'atteindre un équilibre ; 3) les espèces sont en général soumises à des fluctuations des conditions environnementales qui changent l'identité de l'espèce dominante, qui n'aura pas le temps d'exclure les autres, permettant la coexistence du plus grand nombre. Ces arguments sont valables mais ces mécanismes sont basés sur des changements temporels et non spatiaux. Ainsi, selon un gradient spatial de variabilité de la perturbation, l'appropriation de l'énergie, l>IDH reste valable, même si d'autres facteurs peuvent entrer en jeu. A fort niveau de productivité (NPP_{eco}), il existerait une forte **compétition interspécifique**, expliquant ainsi cette décélération de la courbe, et une diminution de la richesse globale (pastille verte, Figure VI-4). A l'inverse, à fort niveau de perturbation (HANPP_{harv}), un **filtre environnemental** agirait en ne permettant le maintien que des espèces ayant les caractéristiques écologiques et fonctionnelles adaptées et restreintes, diminuant ainsi la richesse (pastille rouge, Figure VI-4).

La régularité fonctionnelle est maximisée pour des niveaux intermédiaires d'intensité, traduisant une amélioration ou une augmentation des fonctions écosystémiques dans des milieux non extrêmes (avec peu ou trop d'énergie prélevée) (Mason et al., 2005). Un degré élevé de régularité fonctionnelle indique une utilisation plus efficace des ressources disponibles (Hillebrand et al., 2008). Ces milieux intermédiaires en énergie prélevée (env.

380 tC/an) correspondent majoritairement à des milieux agricoles avec de faibles intrants (inf. à 300 €/ha) et une grande variabilité du degré de naturalité (entre 10 et 20) (chapitre II), ce sont des milieux faiblement urbains, avec la présence d'éléments semi-naturels répartis dans l'ensemble de la France. Les communautés de ces milieux sont plus riches en espèces, avec des abondances plus élevées localement (chapitre IV), proportionnellement composées d'espèces plus petites (chapitre IV), et avec des espèces généralistes d'habitats proportionnellement plus abondantes (chapitre V). Ces communautés sont proportionnellement composées d'espèces de haut niveau trophique (insectivores, carnivores) (pastille jaune, Figure VI-4). Cette diversité des régimes alimentaires est liée à une plus grande diversité des comportements de recherches alimentaires et de milieux où rechercher cette ressource. Enfin cette hétérogénéité des milieux offrirait une plus grande diversité de milieux de nidification augmentant le nombre d'espèces (chapitre V). Ces potentialités limiteraient les exclusions compétitives, complexifieraient le réseau trophique, indiquant ainsi une certaine stabilité de l'écosystème et l'établissement de services de régulation (des phytophages par exemple), utile à l'Homme.

Ainsi, une grande régularité fonctionnelle devrait contribuer au maintien de réseaux écologiques complexes ainsi que d'une diversité de fonctions et de services écosystémiques. Les niveaux intermédiaires d'intensité d'usage des sols créent une hétérogénéité des ressources à l'échelle paysagère qui favorise la stabilité des interactions proies-prédateurs (Cooper et al., 2012). Par conséquent, un paysage spatialement hétérogène semble représenter une solution de compromis entre conservation de diversité taxonomique et fonctionnelle et usages intensifs des sols (Tews et al., 2004). Cette mosaïque de milieux permise par un prélèvement non intensif des ressources végétales, procure ainsi des compensations, complémentations et suppléments à la fois des ressources et des habitats, maximisant la biodiversité (Colding, 2007; Dunning et al., 1992; Fahrig et al., 2011)

E. VERS UNE AUTRE FORME D'HOMOGENEISATION BIOTIQUE

L'homogénéisation biotique fait référence au processus par lequel les similitudes génétiques, taxonomiques et/ou fonctionnelles entre les communautés d'une région augmentent avec le temps. C'est un processus complexe qui peut résulter des invasions biologiques, des extinctions dues aux altérations environnementales et qui s'intéresse à la

manière dont la génétique des espèces, leur identité ou les caractéristiques fonctionnelles changent dans le temps et l'espace (Olden and Rooney, 2006). En terme fonctionnel, l'homogénéisation biotique correspond souvent à un glissement des communautés, des espèces spécialistes vers des espèces ubiquistes, souvent généralistes (Devictor et al., 2008a; Gámez-Virués et al., 2015; Gossner et al., 2016; Le Viol et al., 2012). Les mêmes espèces, ou entités fonctionnelles sont retrouvées partout, suite à l'effet de différents facteurs : (1) la dégradation ou destruction d'habitat entraînant la disparition des espèces inféodées en particulier à cet habitat ; (2) la plus grande flexibilité et capacité d'adaptation des espèces ubiquistes ; (3) la modification des interactions inter-espèces (compétition, facilitation) suite aux changements globaux, dont l'intensification.

Contrairement aux études précédemment citées, les résultats présentés dans ce manuscrit ne montrent pas une diminution des espèces spécialistes au profit d'espèces généralistes, mais plutôt une simplification des communautés le long d'un gradient d'intensité d'usage des sols. Cette intensification provoque une pression sur les écosystèmes et la biodiversité par deux principales voies : le manque de ressource et les conditions du milieu (pesticides, travail du sol, etc.) (chapitres IV et V). L'intensification impose un filtrage important des traits (pastille rouge, Figure VI-4). Les milieux les plus intensifs en termes d'énergie prélevée correspondent aux milieux agricoles, et plus précisément aux grandes cultures homogènes et plaines céréalières du nord de la France (chapitre III). Dans ces milieux, par manque de ressources (prélevées, et impactées par les intrants phytosanitaires), les populations sont moins denses, liées à un nombre restreint d'espèces dans les communautés. L'effet des pesticides sur les arthropodes a probablement diminué les populations de proies. Cela induit par réaction une diminution de l'abondance des espèces insectivores, et par conséquent une raréfaction proportionnellement plus rapide des espèces de plus grande taille (chapitre IV). Cela favorise –jusqu'à un certain point- les espèces granivores (chapitre V) car bénéficiant de ressources alternatives comme les graines des champs, dans les exploitations gérées très intensivement. A terme, ces graines étant enrobées d'engrais et de fongicides, cela peut avoir un effet négatif sur la *fitness* de ces espèces. La simplification du milieu, liée à cette intensification, engendre des grandes étendues culturelles homogènes, limite les potentialités des espèces (en termes de colonisation, de maintien, de diversité de traits), et les espèces nichant dans les arbres ou arbustes disparaissent, faute d'habitats favorables.

F. PRECONISATIONS : QUELS INDICES D'INTENSITE POUR ETUDIER QUELLES FACETTES BIOLOGIQUES ?

L'utilisation d'un seul indicateur conduira inexorablement à une estimation partielle de l'intensification et de la biodiversité, ne permettant pas d'avoir une vision globale du système.

F.1. CHOIX DES INDICES D'INTENSIFICATION

Comme le montrent Dross et al. (2018) en Europe, et en général dans les systèmes agricoles intensifs développés depuis plusieurs décennies, l'étude de deux facteurs de la même dimension (les extrants) conduit à des conclusions très différentes amenant à séparer la production animale et végétale et donc à mettre en place des mesures différenciées selon ces types de production. Ces préconisations ne sont pas forcément valables dans d'autres régions, moins impactées pour avec une intensification plus récente (Herzon et al., 2018). Ils conseillent d'adopter une stratégie de partage des terres dans les espaces de production agricole pour favoriser les populations d'oiseaux agricoles (Phalan et al., 2011). A l'inverse une stratégie de séparation des terres est proposée pour protéger les oiseaux agricoles dans les milieux de productions animales, milieux qui semblent néanmoins convenir aux populations spécialistes des prairies. L'intensification peut se voir à travers une diminution de l'énergie disponible pour la biodiversité, ou à travers une pression accrue sur l'écosystème en raison de la quantité et d'énergie prélevée, de la fréquence et des moyens de prélèvement de l'énergie. Le choix d'une variable plutôt qu'une autre dépend ainsi de l'objectif de l'étude :

- **Pour une évaluation de la réponse de la biodiversité à une diminution des ressources**, l'utilisation de l'indicateur faisant état de l'énergie disponible dans les écosystèmes (NPPeco) est tout à fait pertinent et disponible à une plus faible résolution et à plus grande étendue (Haberl et al., 2005; Pellissier et al., 2017), que, par exemple, l'indice de haute valeur naturelle (HNV) (Aue et al., 2014; Doxa et al., 2012; Morelli et al., 2014). Pour estimer la disponibilité des ressources, les chercheurs calculaient eux-mêmes la NPP (Finegan et al., 2015), ou utilisaient des estimateurs de cette NPP, comme par exemple le NDVI (Dobson et al., 2015; Dubos et al., 2018; Evans et al., 2005a)

- **Pour une quantification de l'impact humain plus directement à travers le prélèvement qui est fait**, l'utilisation de l'indicateur d'énergie prélevé (HANPPharv) serait plus adéquate que l'indicateur d'appropriation humaine de l'énergie (HANPP). En effet, HANPPharv est calculé à partir de données statistiques réelles issues de banques de

données, sans avoir recours à une modélisation hypothétique de l'état de la végétation en l'absence de l'Homme comme NPP0. En raison de leur disponibilité à large échelle et fine résolution, ces indicateurs sont pertinents pour l'étude comparative des effets du prélèvement humain sur la NPP à différents endroits du globe. Kehoe et al. (2015) ont ainsi montré qu'à l'échelle globale, HANPP estimait aussi bien la richesse que le rendement en maïs ou la densité de bétail. L'intensification agricole a pour but d'augmenter les rendements, ainsi, si c'est cette finalité qui est recherchée, HANPPharv est tout à fait adéquat, plutôt que de récolter les informations des rendements auprès des exploitants. Cela ajoute des difficultés liées au droit de réserve, à la taille des exploitations, et à l'harmonisation des données pour permettre des comparaisons opportunes (Dross, 2017).

- De nombreuses études se sont concentrées plutôt sur les moyens mis en œuvre pour parvenir à l'intensification, notamment la mécanisation et **les intrants**. Dans cette optique, l'indicateur du Coût d'Intrants par hectare intègre une large gamme d'intrants, des pesticides à l'irrigation (Teillard et al., 2012). Il n'est disponible qu'à l'échelle des Petites Régions Agricoles françaises.

L'utilisation d'indicateurs intégrateurs et agrégés comme les indicateurs de HANPP est idéale pour étudier les effets globaux que peut avoir l'intensification des usages sur la biodiversité. Cependant, le nombre et la complexité des phénomènes synthétisés par ces indicateurs peut rendre difficile l'interprétation de leur valeur, surtout à l'échelle locale. Il peut s'avérer nécessaire de bien séparer les dimensions de l'intensification voire compléter l'utilisation de ces indicateurs par d'autres paramètres caractérisant le paysage notamment (hétérogénéité du paysage, présence de patchs naturels, *etc.*). Par ailleurs, la distinction des dimensions de l'intensification peut faciliter l'identification de leviers d'actions effectifs (par ex. production végétale ou animale, quantité de pesticides ou travail du sol).

F.2. CHOIX DES INDICES DE BIODIVERSITE

Tout comme l'intensification d'usage des sols, la biodiversité est trop complexe et multivariée pour être évaluée à l'aide d'un seul indicateur (Cadotte et al., 2009; Devictor et al., 2010b; Díaz et al., 2007; Gagic et al., 2015; Mazel et al., 2014; Meynard et al., 2011). La mesure de la richesse spécifique est la mesure la plus simple à quantifier et la plus employée pour étudier la biodiversité (Gaston, 2000; Magurran, 2013). En

conservation, les mesures visant à favoriser la biodiversité ont généralement pour objectif d'augmenter le nombre d'espèces et le nombre d'individus par espèce plutôt que de maximiser la diversité phylogénétique ou fonctionnelle (Devictor et al., 2010b).

- Pour étudier la **diversité taxonomique** : il est intéressant de prendre en compte le nombre d'espèce, l'abondance des populations mais également comment les espèces se répartissent selon leurs abondances à travers des indices de diversité de Shannon par exemple.

Que la richesse varie ou pas, cela se traduit souvent par des modifications des assemblages des communautés du fait d'un filtrage environnemental. L'utilisation d'indices de diversité fonctionnelle est alors pertinent pour accéder aux effets des espèces sur et/ou par leur environnement, les fonctions et services écosystémiques (Gagic et al., 2015)

- **L'utilisation d'indices univariés** permet de s'intéresser à une fonction en particulier et est pertinente pour déterminer quel(s) trait(s) influence(nt) le plus un processus écologique ou répond(ent) le plus fortement à une pression. L'utilisation d'indices comme les CMW ont notamment permis de mettre en évidence des phénomènes d'homogénéisation biotique liée au déclin relatif des spécialistes par exemple (Filippi-Codaccioni et al., 2010b; Herzon et al., 2018; Le Viol et al., 2012; Princé et al., 2013).

- **L'utilisation d'indices multivariés** permet de prendre en compte les compromis entre traits et de mieux évaluer la multifonctionnalité des communautés pour déterminer les mécanismes d'assemblage comme la compétition ou le filtre environnemental. Ils permettent également de mieux comprendre comment sont structurées les communautés.

- Il est souvent opportun de combiner l'usage d'**indices basés sur la moyenne et la variance ensemble** pour accéder à la structuration des assemblages des communautés car ils se complètent l'un l'autre, ainsi des indices CWM peuvent avoir des variations significatives le long d'un gradient alors que des indices multivariés ne répondront pas (Finegan et al., 2015; Rusch et al., 2014).

F.3. OPTIMISATION DES BESOINS HUMAINS ET PRESERVATION DE LA BIODIVERSITE

J'ai mis en évidence que les milieux les moins bénéfiques à la biodiversité étaient les milieux à forte appropriation humaine, et dans une moindre mesure, les milieux les plus riches en ressources (*cf.* chapitre II, Figure II-4). Dans ce dernier cas, l'emprise humaine est faible, ces milieux sont soumis à de fortes interactions intra et interspécifiques. Des

processus d'exclusions compétitives et de sélection par le milieu (par ex. cœur forestier) peuvent expliquer cette relative diminution de la diversité fonctionnelle et taxonomique (Barbaro et al., 2014; Barbaro and van Halder, 2009). A l'inverse, les milieux les plus intensifs correspondent à des milieux agricoles, et plus précisément les grands systèmes céréaliers intensifs de la partie centrale nord de la France. Bien que les relations entre intensité et biodiversité soient négatives, la forme des relations permet une lueur d'optimisme. Les relations sont légèrement concaves. Cela nous indique que la perte de biodiversité à travers ses différentes facettes est graduelle le long du gradient d'intensité, puis chute brusquement à des niveaux importants d'intensité d'usage des sols. La réponse de la diversité fonctionnelle indiquerait une perte des espèces redondantes au début du gradient d'intensification, suivie par une perte des espèces uniques fonctionnellement à haut niveau d'intensité (Flynn et al., 2009). Néanmoins, il est possible d'intensifier les efforts de conservation dans les zones intensives de manière conséquente tout en maintenant un niveau de production suffisant pour répondre aux besoins humains de manière durable sans épuisement des sols. Même si encore peu applicables à grandes échelles, des pistes sont évoquées et à différents niveaux d'organisation, comme à travers la réduction des herbicides et du labour (Barré et al., 2018a, 2018b). Sans forcément changer la composition ou la structure du paysage, mesures lourdes pour les agriculteurs, les différents acteurs réfléchissent à des pistes sur la labellisation de pratiques en faveur de la biodiversité (Amstel et al., 2007), ou à des compensations suite à des changements de pratiques (agriculture plus polyvalente, sous couverts, etc.) (Jenny et al., 2013).

A fort niveau d'intensité, mes résultats suggèrent qu'une légère diminution de l'énergie appropriée/prélevée (passant de $>800\text{tC/an}$ à $\pm 700\text{tC/an}$) pourrait induire un gain, à la fois taxonomique et fonctionnel. Néanmoins, cette diminution d'intensité appropriée peut s'interpréter de deux façons : ce gradient spatial peut indiquer une diminution de productivité pour un paysage identique, ou bien un paysage plus mosaïque avec moins de récoltes. Ce gain potentiel serait contexte dépendant et nécessiterait des mesures d'applications locales.

Cependant, ces changements ne seront réellement efficaces qu'avec une prise de conscience collective de l'impact humain sur les écosystèmes et une remise en question de notre système de consommation ; en favorisant qualité plutôt que quantité. Des mesures potentielles seraient d'arrêter l'expansion agricole, en réduisant le « gaspillage » alimentaire et en modifiant le mode de consommation. La production pourrait doubler, via les changements de pratiques, tout en réduisant les impacts négatifs sur

l'environnement et la santé pour être à même de subvenir aux futurs besoins de 9 milliards de personnes (Foley et al., 2011; Godfray et al., 2010). Un changement des habitudes alimentaires via une diminution de la quantité de viande permettrait la diminution de la densité des élevages, se traduisant par une diminution de 40% des émissions azotées, des gaz à effets de serres, une meilleure santé, et les surfaces végétales (cultures et prairies) allouées au bétail pourraient être détournées pour compléter les besoins humains (Westhoek et al., 2014). L'intensification écologique (IE), ou agriculture écologiquement intensive (AEI), consiste en l'augmentation de la production agricole via l'optimisation maximale du nombre de processus ou de fonctions écosystémiques utilisés à l'hectare avant d'avoir à recourir aux intrants issus de l'industrie chimique (Griffon, 2006). Elle pourrait être une solution à développer plus largement pour penser les agroécosystèmes dans leurs multifonctionnalités, soutenus par la nature et durables (Bommarco et al., 2013; Gurr et al., 2016; Kovács-Hostyánszki et al., 2017; Pywell et al., 2015).

G. LIMITES METHODOLOGIQUES

G.1. APPROCHE CORRELATIVE

Ce manuscrit est basé sur la détection de corrélations entre différents indicateurs et non sur l'examen des mécanismes écologiques étudiés expérimentalement ou par modélisation. On ne peut qu'inférer ces mécanismes et les prédictions faites doivent être utilisées avec précautions car il est très difficile d'anticiper les évolutions des paramètres mis en jeu. Nous pouvons cependant identifier des types de milieux plus favorables ou permettant un meilleur compromis entre intensification et préservation de biodiversité afin de cibler des mesures de protection et de conciliation production-préservation de biodiversité. Cette approche ne permet pas des prédictions en dehors du gradient actuel de variabilité et donc de projections dans le futur quant à l'efficacité de mesures sociétales (agroécologie, décroissance économique, réduction de l'étalement urbain, etc.)

G.2. ECHELLES D'ETUDES SPATIO-TEMPORELLES

G.2.1. DIFFERENCES D'ECHELLE ENTRE LES ETUDES

L'ensemble des analyses a été réalisé à différentes échelles et repose sur des données de différentes résolutions, rendant ces différents travaux difficilement comparables. La première étude a porté sur l'intensité mesurée à l'échelle de la commune

(chapitre III) tandis que la seconde s'est faite au niveau local (point) jusqu'à une échelle d'1km (chapitre IV) et à 2km pour les oiseaux (chapitre V).

La comparaison des indicateurs d'intensification a été effectuée à l'échelle de la commune, jugée plus pertinente dans le cas de mise en place de mesures de gestion (chapitre III). En dehors du système agricole, et dans une moindre mesure du milieu urbain, il est peu fait référence à l'intensification (Erb et al., 2013). Cette lacune dans la littérature scientifique se traduit par un déficit d'indicateurs d'intensité dans ces milieux (forestiers, milieux humides, urbains, etc.), expliquant la focalisation de notre premier axe sur le système agricole. Il pourrait cependant être intéressant de répliquer cette analyse dans d'autres types de milieux. Ainsi, le milieu forestier pourrait être analysé de manière similaire grâce à l'indicateur HNV_{forest} , actuellement en cours de développement (European Environment Agency, 2014), ou grâce au développement d'indicateurs sur la fertilisation des forêts gérées (McMurtrie et al., 1990). La mise en place d'un indicateur mesurant l'intensité de fauche par exemple permettrait d'accéder à l'intensification des milieux semi-naturels et prairiaux. Enfin l'intensification du milieu urbain pourrait s'appréhender grâce à un niveau d'imperméabilisation des sols, de façon décorrélée d'une subdivision de la classification CORINE, ou bien via la création d'un indicateur qui prendrait en compte le nombre de bâtiments élevés à destination d'habitation ou professionnels, des friches bétonnées, des voies de circulation, etc.

G.2.2. LE PROBLEME DE L'ASPECT TEMPOREL

Les études sur les populations de chiroptères et les communautés aviaires ont ici été effectuées, entre 0 et 2km de résolution, proche de la résolution d'HANPP (1km). Cependant, les échanges d'individus entre populations et communautés ou leur évolution temporelle n'ont pas été pris en compte, considérant les populations de manière statique, sans prendre en compte les dynamiques de populations, et donc l'importance potentielle d'autres facteurs. Cependant ces aspects seraient à considérer plus dans des études locales plutôt qu'à large échelle.

Enfin, l'agrégation temporelle des données varie. Les données d'HANPP correspondent à des moyennes annuelles tandis que les données biodiversité correspondent à une saison (le printemps pour le STOC-EPS et l'été pour Vigie-Chiro). L'intensification est susceptible d'avoir une variabilité saisonnière (période de récolte par exemple). L'utilisation d'une valeur agrégée à l'année masque cette variabilité et peut biaiser l'étude de la relation entre la biodiversité et l'intensification.

Dans l'étude sur les oiseaux, l'absence de significativité de la relation entre les richesses, divergence et dispersion et l'HANPP_{harv} peut en partie être due à ce décalage temporel. En effet, la valeur annuelle de l'HANPP_{harv} est probablement très dépendante de la quantité récoltée au cours de l'été. Or, les données STOC-EPS sont acquises au cours du printemps, avant les récoltes. On peut faire l'hypothèse cependant que la quantité récoltée a une influence sur la croissance et la survie des jeunes de l'année, à défaut d'être représentative de l'intensification lors de la saison de reproduction. Seul le calcul de valeurs saisonnières pourrait permettre d'explorer l'impact de ce décalage temporel sur la significativité de la relation biodiversité-intensification.

H. PERSPECTIVES

Ce manuscrit contribue à renforcer le socle méthodologique pour estimer l'impact de l'intensification sur la biodiversité. Au-delà de la consolidation méthodologique, les études sur les oiseaux et les chiroptères ouvrent sur plusieurs perspectives dont l'évolution future de la relation intensification-biodiversité et l'étude des répercussions de l'intensification le long du réseau trophique.

H.1. SCENARIOS DE CHANGEMENTS ENVIRONNEMENTAUX

Mes travaux consistaient en une analyse spatiale de la relation intensification-biodiversité, sans prise en compte des variations temporelles de cette relation. Or, il serait intéressant de déterminer comment la prise en compte de l'intensification dans sa temporalité modifie les tendances des différentes facettes de biodiversité afin de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à ces relations. La construction de scénarios environnementaux selon différents régimes socio-économiques d'utilisation des sols pourrait ainsi permettre de mieux appréhender les réponses de biodiversité pour déterminer des stratégies de conservation optimales pour l'avenir. Des scénarios sont déjà disponibles comme le projet ALARM (Spangenberg et al., 2012), qui à l'horizon 2050, 2080 ou 2100 propose des contraintes environnementales modérées (en supposant une continuation de notre mode de consommation), sévères (en supposant une très forte croissance économique) ou légères (prise de conscience citoyenne, réduction de l'intensification). Les changements climatiques sont également connus comme ayant un impact majeur sur les communautés (Bellard et al., 2012; Princé et al., 2013). Il sera toutefois nécessaire de réfléchir à la combinaison de ces scénarios et de scénarios de changement d'usage des sols et climat, en combinant par exemple les scénarios du GIEC

ou de l'IPCC, à l'image du projet VOLANTE (<http://www.volante-project.eu/>). On peut supposer que la tendance observée de la déprise agricole va continuer, laissant de vastes zones abandonnées, laissées à la reforestation. On peut donc s'attendre à des changements dans les communautés biologiques au cours du temps suivant les étapes de successions de couverture de sols. Dans ces zones, on peut s'attendre dans un premier temps à un partitioning de niche, rendu possible par la mosaïque d'habitats, augmentant à la fois la diversité taxonomique et fonctionnelle. Mais la fermeture du milieu pourrait également à terme mener à une spécialisation vers les espèces spécialistes de ces milieux forestiers.

H.2. SCENARIOS MULTI-TROPHIQUES

Au cours de mes travaux de thèse, je me suis intéressée à deux taxons spécifiques : les oiseaux et les chiroptères. J'ai émis l'hypothèse que les changements impactant ces deux taxons pouvaient refléter plus largement l'état de la biodiversité. Cependant il serait intéressant de regarder, à travers des analyses spatio-temporelles, les tendances de réponses conjointes à l'intensification entre divers taxons, permettant une approche de multidiversité (Allan et al., 2014). Au-delà de la diversité taxonomique, l'analyse de variations entre réseaux trophiques sous différents régimes d'intensification pourrait être également intéressante. S'affranchissant de l'espèce, les taxons pourraient n'être caractérisés que par leurs traits fonctionnels, en lien avec l'acquisition des ressources. Une stratégie pour tester cette hypothèse serait de construire un réseau trophique, des producteurs aux consommateurs pour ensuite déterminer quel niveau trophique, ou quelle fonction écosystémique serait le plus impacté par l'intensification. Plusieurs pistes sont ainsi envisagées. La première consisterait à utiliser la qualité et la quantité des jeux de données offertes par les programmes de sciences participatives (plantes, faune du sol, insectes pollinisateurs, prédateurs, etc.), si l'on parvient à s'affranchir des différences de protocoles, d'échelle spatio-temporelles et de résolution des données. Une modélisation de la distribution des espèces pourrait être effectuée pour chaque espèce afin de reconstruire un réseau local. La modélisation de la distribution des espèces pourrait également être effectuée à partir de données d'atlas (Archaux et al., 2018; Thuiller et al., 2015), à la place ou en complément de la modélisation des distributions à partir des données de suivis participatifs. En fonction de l'intensification, on pourrait s'attendre à des changements dans le réseau trophique, avec par exemple une diminution des consommateurs primaires, qui par des cascades d'effets, impacterait de façon drastique les hauts niveaux trophiques (consommateurs secondaires, tertiaires, etc.), qui seraient

SYNTHESE GENERALE

alors les plus fragiles (à la manière l'augmentation de la concentration des produits chimiques le long du réseau trophique). Il pourrait être intéressant d'examiner la diversité des liens trophiques. Avec l'intensification, il serait attendu moins de liens entre les espèces, en termes de diversité, mais également de redondance. L'étude du réseau fournirait ainsi des pistes intéressantes sur la stabilité du système et sur les niveaux trophiques « clés de voute » du réseau.

VII. BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

- Abadie, J.-C.C., Machon, N., Muratet, A., Porcher, E., 2011. Landscape disturbance causes small-scale functional homogenization, but limited taxonomic homogenization, in plant communities. *J. Ecol.* 99, 1134–1142. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01851.x
- Abrams, P.A., 1995. Monotonic or Unimodal Diversity-Productivity Gradients: What Does Competition Theory Predict? *Ecology* 76, 2019–2027. doi:10.2307/1941677
- Agreste, 2009. La statistique, l'évaluation et la prospective agricole - Zonages [WWW Document]. Ministère l'agriculture, l'agroalimentaire la forêt. URL <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/definitions-et-methodes/zonages/> (accessed 4.30.15).
- Allan, E., Bossdorf, O., Dormann, C.F., Prati, D., Gossner, M.M., Tschardtke, T., Blüthgen, N., Bellach, M., Birkhofer, K., Boch, S., Böhm, S., Börschig, C., Chatzinotas, A., Christ, S., Daniel, R., Diekötter, T., Fischer, C., Friedl, T., Glaser, K., Hallmann, C., Hodac, L., Hölzel, N., Jung, K., Klein, A.M., Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Krauss, J., Lange, M., Morris, E.K., Müller, J., Naeke, H., Pasalic, E., Rillig, M.C., Rothenwöhrer, C., Schall, P., Scherber, C., Schulze, W., Socher, S.A., Steckel, J., Steffan-Dewenter, I., Türke, M., Weiner, C.N., Werner, M., Westphal, C., Wolters, V., Wubet, T., Gockel, S., Gorke, M., Hemp, A., Renner, S.C., Schöning, I., Pfeiffer, S., König-Ries, B., Buscot, F., Linsenmair, K.E., Schulze, E.-D., Weisser, W.W., Fischer, M., 2014. Interannual variation in land-use intensity enhances grassland multidiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 111, 308–13. doi:10.1073/pnas.1312213111
- Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., Böhm, S., Grassein, F., Hölzel, N., Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Morris, E.K., Oelmann, Y., Prati, D., Renner, S.C., Rillig, M.C., Schaefer, M., Schlöter, M., Schmitt, B., Schöning, I., Schruppf, M., Solly, E., Sorkau, E., Steckel, J., Steffen-Dewenter, I., Stempfhuber, B., Tschapka, M., Weiner, C.N., Weisser, W.W., Werner, M., Westphal, C., Wilcke, W., Fischer, M., 2015. Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecol. Lett.* 18, 834–843. doi:10.1111/ele.12469
- Amstel, M. van, Neve, W. de, Kraker, J. de, Glasbergen, P., 2007. Assessment of the Potential of Ecolabels to Promote Agrobiodiversity. *Ambio*. doi:10.2307/25547811
- Andersen, E., Baldock, D., Bennett, H., Beaufoy, G., Bignal, E., Brouwer, F., Elbersen, B., Eiden, G., Godeschalk, F., Jones, G., McCracken, D., Nieuwenhuizen, W., van Eupen, M., Hennekens, S., Zervas, G., 2003. Developing a High Nature Value Farming area indicator.
- Archaux, F., Lorel, C., Villemey, A., 2018. Landscape drivers of butterfly and burnet moth diversity in lowland rural areas. *Landsc. Ecol.* doi:10.1007/s10980-018-0697-x
- Arim, M.M., Abades, S.R.S.R., Laufer, G., Loureiro, M., Marquet, P.A., 2010. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos* 119, 147–153. doi:10.1111/j.1600-0706.2009.17768.x
- Armengot, L., José-María, L., Blanco-Moreno, J.M., Bassa, M., Chamorro, L., Xavier Sans, F., 2011. A novel index of land use intensity for organic and conventional farming of Mediterranean cereal fields. *Agron. Sustain. Dev.* doi:10.1007/
- Audino, L.D., Louzada, J., Comita, L., 2014. Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity? *Biol. Conserv.* 169, 248–257. doi:10.1016/J.BIOCON.2013.11.023
- Aue, B., Diekötter, T., Gottschalk, T.K., Wolters, V., Hotes, S., 2014. How High Nature Value (HNV) farmland is related to bird diversity in agro-ecosystems – Towards a versatile tool for biodiversity monitoring and conservation planning. *Agric. Ecosyst. Environ.* 194, 58–64. doi:10.1016/j.agee.2014.04.012
- Azam, C., Le Viol, I., Julien, J.-F., Bas, Y., Kerbiriou, C., 2016. Disentangling the relative effect

- of light pollution, impervious surfaces and intensive agriculture on bat activity with a national-scale monitoring program. *Landscape Ecol.* 31, 2471–2483. doi:10.1007/s10980-016-0417-3
- Balmford, A., Crane, P., Dobson, A., Green, R.E., Mace, G.M., 2005. The 2010 challenge: data availability, information needs and extraterrestrial insights. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 360, 221–8. doi:10.1098/rstb.2004.1599
- Bar-On, Y.M., Phillips, R., Milo, R., 2018. The biomass distribution on Earth. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 115, 6506–6511. doi:10.1073/pnas.1711842115
- Baraloto, C., Hérault, B., Paine, C.E.T., Massot, H., Blanc, L., Bonal, D., Molino, J.-F., Nicolini, E.A., Sabatier, D., 2012. Contrasting taxonomic and functional responses of a tropical tree community to selective logging. *J. Appl. Ecol.* 49, 861–870. doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02164.x
- Barbaro, L., Giffard, B., Charbonnier, Y., van Halder, I., Brockerhoff, E.G., 2014. Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. *Divers. Distrib.* 20, 149–159. doi:10.1111/ddi.12132
- Barbaro, L., van Halder, I., 2009. Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography (Cop.)*. 32, 321–333. doi:10.1111/j.1600-0587.2008.05546.x
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–7. doi:10.1038/nature09678
- Barragán, F., Moreno, C.E., Escobar, F., Halfpeter, G., Navarrete, D., 2011. Negative Impacts of Human Land Use on Dung Beetle Functional Diversity. *PLoS One* 6, e17976. doi:10.1371/journal.pone.0017976
- Barré, K., Le Viol, I., Julliard, R., Chiron, F., Kerbiriou, C., 2018a. Tillage and herbicide reduction mitigate the gap between conventional and organic farming effects on foraging activity of insectivorous bats. *Ecol. Evol.* 8, 1496–1506. doi:10.1002/ece3.3688
- Barré, K., Le Viol, I., Julliard, R., Kerbiriou, C., 2018b. Weed control method drives conservation tillage efficiency on farmland breeding birds. *Agric. Ecosyst. Environ.* 256, 74–81. doi:10.1016/J.AGEE.2018.01.004
- Bas, Y., Bas, D., Julien, J.-F., 2017. Tadarida: A Toolbox for Animal Detection on Acoustic Recordings. *J. Open Res. Softw.* 5. doi:10.5334/jors.154
- Bas, Y., Renard, M., Jiguet, F., 2009. Nesting strategy predicts farmland bird response to agricultural intensity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 134, 143–147. doi:10.1016/J.AGEE.2009.06.006
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Lett.* 15, 365–377. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x
- Benton, T.G., Bryant, D.M., Cole, L., Crick, H.Q.P., 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. *J. Appl. Ecol.* 39, 673–687. doi:10.1046/j.1365-2664.2002.00745.x
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* 18, 182–188. doi:10.1016/S0169-5347(03)00011-9
- Bergman, C., 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe. *Göttinger Stud.* 3, 595–708.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F.,

- Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., Van Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M., Edwards, P.J., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes : a pan-European study. *J. Appl. Ecol.* 45, 141–150. doi:10.1111/j.1365-2664.2007.01393.x
- Birkhofer, K., Smith, H.G., Weisser, W.W., Wolters, V., Gossner, M.M., 2015. Land-use effects on the functional distinctness of arthropod communities. *Ecography (Cop.)*. n/a-n/a. doi:10.1111/ecog.01141
- Boatman, N.D., Brickle, N.W., Hart, J.D., Milsom, T.P., Morris, A.J., Murray, A.W.A., Murray, K.A., Robertson, P.A., 2004. Evidence for the indirect effects of pesticides on farmland birds. *Ibis (Lond. 1859)*. 146, 131–143. doi:10.1111/j.1474-919X.2004.00347.x
- Bock, C.E., Root, T.L., 1981. The Christmas bird count and avian ecology.
- Bommarco, R., Kleijn, D., Potts, S.G., 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends Ecol. Evol.* 28, 230–238. doi:10.1016/J.TREE.2012.10.012
- Bondeau, A., Smith, P.C., Zaehle, S., Schaphoff, S., Lucht, W., Cramer, W., Gerten, D., Lotze-campen, H., Müller, C., Reichstein, M., Smith, B., 2007. Modelling the role of agriculture for the 20th century global terrestrial carbon balance. *Glob. Chang. Biol.* 13, 679–706. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01305.x
- Bonney, R., Cooper, C.B., Dickinson, J., Kelling, S., Phillips, T., Rosenberg, K. V., Shirk, J., 2009. Citizen Science: A Developing Tool for Expanding Science Knowledge and Scientific Literacy. *Bioscience* 59, 977–984. doi:10.1525/bio.2009.59.11.9
- Bonney, R., Shirk, J.L., Phillips, T.B., Wiggins, A., Ballard, H.L., Miller-Rushing, A.J., Parrish, J.K., 2014. Next steps for citizen science. *Science (80-.)*. 343, 1436–1437. doi:10.1126/science.1251554
- Borlaug, N., 2007. Feeding a hungry world. *Science* 318, 359. doi:10.1126/science.1151062
- Boserup, E., 1965. The condition of agricultural growth. *Econ. Agrar. Chang. under Popul. Press.*
- Boyles, J.G., Cryan, P.M., McCracken, G.F., Kunz, T.H., 2011. Economic Importance of Bats in Agriculture. *Science (80-.)*. 329, 679–682. doi:10.1126/science.1188594
- Briand, F., Cohen, J.E., 1987. Environmental correlates of food chain length. *Science* 238, 956–60.
- Brookfield, H.C., 1972. Intensification and disintensification in Pacific agriculture: A theoretical approach. *Pac. Viewp.* 13, 30–48.
- Brose, U., 2010. Body-mass constraints on foraging behaviour determine population and food-web dynamics. *Funct. Ecol.* 24, 28–34. doi:10.1111/j.1365-2435.2009.01618.x
- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E.L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L.-F., Blanchard, J.L., Brey, T., Carpenter, S.R., Blandenier, M.-F.C., Cushing, L., Dawah, H.A., Dell, T., Edwards, F., Harper-Smith, S., Jacob, U., Ledger, M.E., Martinez, N.D., Memmott, J., Mintenbeck, K., Pinnegar, J.K., Rall, B.C., Rayner, T.S., Reuman, D.C., Ruess, L., Ulrich, W., Williams, R.J., Woodward, G., Cohen, J.E., 2006. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology* 87, 2411–2417. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[2411:CBRINF]2.0.CO;2
- Brown, J.H., 1981. Two decades of Homage to Santa Rosalia: Toward a general theory of diversity. *Am. Zool.* doi:10.2307/3882740
- Buckley, L.B., Jetz, W., 2008. Linking global turnover of species and environments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 105, 17836–41. doi:10.1073/pnas.0803524105
- Butchart, S.H.M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson,

- J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Hernández Morcillo, M., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vié, J.-C., Watson, R., Strien, A. van, Scharlemann, J.P.W., Almond, R.E.A., Baillie, J.E.M., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., Carpenter, K.E., Carr, G.M., Chanson, J., Chenery, A.M., Csirke, J., Davidson, N.C., Dentener, F., Foster, M., Galli, A., Galloway, J.N., Genovesi, P., Gregory, R.D., Hockings, M., Kapos, V., Lamarque, J.-F., Leverington, F., Loh, J., McGeoch, M.A., McRae, L., Minasyan, A., Morcillo, M.H., Oldfield, T.E.E., Pauly, D., Quader, S., Revenga, C., Sauer, J.R., Skolnik, B., Spear, D., Stanwell-Smith, D., Stuart, S.N., Symes, A., Tierney, M., Tyrrell, T.D., Vié, J.-C., Watson, R., 2010. Global Biodiversity: Indicators of recent declines, *Science*. American Association for the Advancement of Science. doi:10.1126/science.1187512
- BWPI, 2006. The birds of the western Palearctic Interactive, BirdGuides Ltd. BirdGuides Ltd., Sheffield, UK.
- Cadotte, M.W., Arnillas, C.A., Livingstone, S.W., Yasui, S.L.E., 2015. Predicting communities from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* doi:10.1016/j.tree.2015.07.001
- Cadotte, M.W., Carscadden, K., Mirotchnick, N., 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J. Appl. Ecol.* 48, 1079–1087. doi:10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x
- Cadotte, M.W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., Oakley, T.H., 2009. Using Phylogenetic, Functional and Trait Diversity to Understand Patterns of Plant Community Productivity. *PLoS One* 4, e5695. doi:10.1371/journal.pone.0005695
- Cadotte, M.W., Davies, J.T., 2010. Rarest of the rare: advances in combining evolutionary distinctiveness and scarcity to inform conservation at biogeographical scales. *Divers. Distrib.* 16, 376–385. doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00650.x
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., A.Wardle, D., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Corrigendum: Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 489, 326–326. doi:10.1038/nature11373
- Carson, R., 1962. *Silent Spring*, Crest Book. ed.
- Carvalho, L.G., Veldtman, R., Shenkute, A.G., Tesfay, G.B., Pirk, C.W.W., Donaldson, J.S., Nicolson, S.W., 2011. Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. *Ecol. Lett.* 14, 251–259. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01579.x
- Cavailles, J., Normandin, D., 1993. Déprise agricole et boisement: Etat des lieux, enjeux et perspectives dans le cadre de la réforme de la PAC, *Rev. For. Fr.*
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., Garcia, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci. Adv.* 1, e1400253–e1400253. doi:10.1126/sciadv.1400253
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Díaz, S., Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., Díaz, S., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–42. doi:10.1038/35012241
- Chaplin-Kramer, R., Sharp, R.P., Mandle, L., Sim, S., Johnson, J., Butnar, I., Milà I Canals, L., Eichelberger, B.A., Ramler, I., Mueller, C., McLachlan, N., Yousefi, A., King, H., Kareiva, P.M., 2015. Spatial patterns of agricultural expansion determine impacts on biodiversity and carbon storage. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 112, 7402–7. doi:10.1073/pnas.1406485112
- Charbonnier, Y., Barbaro, L., Theillout, A., Jactel, H., 2014. Numerical and Functional Responses

- of Forest Bats to a Major Insect Pest in Pine Plantations. *PLoS One* 9, e109488. doi:10.1371/journal.pone.0109488
- Charpentier, A., 2015. Insights from life history theory for an explicit treatment of trade-offs in conservation biology. *Conserv. Biol.* 29, 738–747. doi:10.1111/cobi.12442
- Chase, J.M., Leibold, M. a, 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* 416, 427–430. doi:10.1038/416427a
- Chiron, F., Chargé, R., Julliard, R., Jiguet, F., Muratet, A., 2014. Pesticide doses, landscape structure and their relative effects on farmland birds. "Agriculture, Ecosyst. Environ." 185, 153–160. doi:10.1016/j.agee.2013.12.013
- Clarke, A., Gaston, K.J., 2006. Climate, energy and diversity. *Proceedings. Biol. Sci.* 273, 2257–66. doi:10.1098/rspb.2006.3545
- Cleveland, C.J., Betke, M., Federico, P., Frank, J.D., Hallam, T.G., Horn, J., López, J.D., McCracken, G.F., Medellín, R.A., Moreno-Valdez, A., Sansone, C.G., Westbrook, J.K., Kunz, T.H., 2006. Economic value of the pest control service provided by Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *Front. Ecol. Environ.* 4, 238–243. doi:10.1890/1540-9295(2006)004[0238:EVOTPC]2.0.CO;2
- Colding, J., 2007. 'Ecological land-use complementation' for building resilience in urban ecosystems. *Landsc. Urban Plan.* 81, 46–55. doi:10.1016/j.landurbplan.2006.10.016
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302–10. doi:10.1126/science.199.4335.1302
- Connor, E.F., Courtney, A.C., Yoder, J.M., 2000. Individuals-area relationships: the relationship between animal population density and area. *Ecology* 81, 734–748. doi:10.1890/0012-9658(2000)081[0734:IARTRB]2.0.CO;2
- Cooper, J.K., Li, J., Montagnes, D.J.S., 2012. Intermediate fragmentation per se provides stable predator-prey metapopulation dynamics. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01808.x
- Copernicus Land Monitoring Service, 2018. Corine Land Cover 2006, v.18.5.1 [WWW Document]. URL <https://land.copernicus.eu/pan-european/corine-land-cover/clc-2006?tab=download> (accessed 8.15.18).
- Cornwell, W.K., Schilck, D.W., Ackerly, D.D., 2006. A Trait-based Test for Habitat Filtering: Convex Hull Volume. *Ecology* 87, 1465–1471. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2
- Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H. V., Field, R., Guegan, J.-F., Hawkins, B.A., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Oberdorff, T., O'Brien, E., Turner, J.R.G., 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecol. Lett.* 7, 1121–1134. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00671.x
- Currie, D.J., The, S., Naturalist, A., Jan, N., 1991. Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. *Am. Nat.* 137, 27–49. doi:10.1086/285144
- Cusens, J., Wright, S.D., McBride, P.D., Gillman, L.N., 2012. What is the form of the productivity-animal-species-richness relationship? a critical review and meta-analysis. *Ecology* 93, 2241–2252. doi:10.1890/11-1861.1
- DeFries, R.S., Field, C.B., Fung, I., Collatz, G.J., Bounoua, L., 1999. Combining satellite data and biogeochemical models to estimate global effects of human-induced land cover change on carbon emissions and primary productivity. *Global Biogeochem. Cycles* 13, 803–815. doi:10.1029/1999GB900037
- Deguines, N., Jono, C., Baude, M., Henry, M., Julliard, R., Fontaine, C., 2014. Large-scale trade-off between agricultural intensification and crop pollination services. *Front. Ecol. Environ.* 12, 212–217. doi:10.1890/130054
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger,

- S., Mouquet, N., 2010a. Defining and measuring ecological specialization. *J. Appl. Ecol.* 47, 15–25. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01744.x
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A., Couvet, D., 2008a. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 17, 252–261. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00364.x
- Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F., 2008b. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117, 507–514. doi:10.1111/j.0030-1299.2008.16215.x
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., Mouquet, N., 2010b. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecol. Lett.* 13, 1030–40. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x
- Devictor, V., Whittaker, R.J., Beltrame, C., 2010c. Beyond scarcity: citizen science programmes as useful tools for conservation biogeography. *Divers. Distrib.* 16, 354–362. doi:10.1111/j.1472-4642.2009.00615.x
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., Robson, T.M., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 20684–9. doi:10.1073/pnas.0704716104
- Díaz, S., Cabido, M., 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 16, 646–655. doi:10.1016/S0169-5347(01)02283-2
- Dobson, L.L., Sorte, F.A. La, Manne, L.L., Hawkins, B.A., 2015. The diversity and abundance of North American bird assemblages fail to track changing productivity. *Ecology* 96, 1105–1114. doi:10.1890/14-0057.1
- Domroese, M.C., Johnson, E.A., 2017. Why watch bees? Motivations of citizen science volunteers in the Great Pollinator Project. *Biol. Conserv.* 208, 40–47. doi:10.1016/J.BIOCON.2016.08.020
- Donal, P.F., Gree, R.E., Heath, M.F., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc. Biol. Sci.* 268, 25–9. doi:10.1098/rspb.2000.1325
- Donald, P.F., Green, R.E., Heath, M.F., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 268. doi:10.1098/rspb.2000.1325
- Dormann, C.F., Schweiger, O., Augenstein, I., Bailey, D., Billeter, R., de Blust, G., DeFilippi, R., Frenzel, M., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Liira, J., Maelfait, J.-P., Schmidt, T., Speelmans, M., van Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M., 2007. Effects of landscape structure and land-use intensity on similarity of plant and animal communities. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 774–787. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00344.x
- Doxa, A., Bas, Y., Paracchini, M.L., Pointereau, P., Terres, J.-M., Jiguet, F., 2010. Low-intensity agriculture increases farmland bird abundances in France. *J. Appl. Ecol.* 47, 1348–1356. doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01869.x
- Doxa, A., Paracchini, M.L., Pointereau, P., Devictor, V., Jiguet, F., 2012. Preventing biotic homogenization of farmland bird communities: The role of High Nature Value farmland. *Agric. Ecosyst. Environ.* 148, 83–88. doi:10.1016/j.agee.2011.11.020
- Dross, C., 2017. Stratégies d ' utilisation des sols agricoles pour concilier production et oiseaux spécialistes des milieux agricoles.
- Dross, C., Jiguet, F., Tichit, M., 2017. Concave trade-off curves between crop production and taxonomic, functional and phylogenetic diversity of birds. *Ecol. Indic.* 79, 83–90. doi:10.1016/j.ecolind.2017.03.046
- Dross, C., Princé, K., Jiguet, F., Tichit, M., 2018. Contrasting bird communities along production

- gradients of crops and livestock in French farmlands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 253, 55–61. doi:10.1016/j.agee.2017.10.025
- Dubos, N., Le Viol, I., Robert, A., Teplitsky, C., Ghislain, M., Dehorter, O., Julliard, R., Henry, P.Y., 2018. Disentangling the effects of spring anomalies in climate and net primary production on body size of temperate songbirds. *Ecography (Cop.)*. 41, 1319–1330. doi:10.1111/ecog.03413
- Ducummon, S.L., Austin, T., 2001. Ecological and economic importance of bats. *Bat Conserv. Mining, A Tech. Forum* 2013, 7–16.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1992. Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* 65, 169–175. doi:10.2307/3544901
- Ekroos, J., Heliölä, J., Kuussaari, M., 2010. Homogenization of lepidopteran communities in intensively cultivated agricultural landscapes. *J. Appl. Ecol.* 47, 459–467. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01767.x
- Ellis, E.C., Kaplan, J.O., Fuller, D.Q., Vavrus, S., Klein Goldewijk, K., Verburg, P.H., 2013. Used planet: a global history. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 110, 7978–85. doi:10.1073/pnas.1217241110
- Elmqvist, T., Fragkias, M., Goodness, J., Güneralp, B., Marcotullio, P.J., McDonald, R.I., Parnell, S., Schewenius, M., Sendstad, M., Seto, K.C., Wilkinson, C., 2013. Urbanization, biodiversity and ecosystem services: challenges and opportunities: a global assessment, Springer. ed.
- Elton, C., 1927. *Animal ecology*. Sidgwick & Jackson, LTD. London 207.
- Erb, K.-H., Haberl, H., Jepsen, M.R., Kuemmerle, T., Lindner, M., Müller, D., Verburg, P.H., Reenberg, A., 2013. A conceptual framework for analysing and measuring land-use intensity. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 5, 464–470. doi:10.1016/j.cosust.2013.07.010
- Erb, K.-H.H., Krausmann, F., Lucht, W., Haberl, H., 2009. Embodied HANPP: Mapping the spatial disconnect between global biomass production and consumption. *Ecol. Econ.* 69, 328–334. doi:10.1016/j.ecolecon.2009.06.025
- European Environment Agency, 2014. Developing a forest naturalness indicator for Europe.
- Evans, K.L., Greenwood, J.J.D., Gaston, K.J., 2005a. Dissecting the species-energy relationship. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 272, 2155–2163. doi:10.1098/rspb.2005.3209
- Evans, K.L., Jackson, S.F., Greenwood, J.J. D., Gaston, K.J., 2006. Species traits and the form of the individual species-energy relationship 273. doi:10.1098/rspb.2006.3487
- Evans, K.L., James, N.A., Gaston, K.J., 2006. Abundance, species richness and energy availability in the North American avifauna. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 15, 372–385. doi:10.1111/j.1466-822X.2006.00228.x
- Evans, K.L., Warren, P.H., Gaston, K.J., 2005b. Species-energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 80, 1–25. doi:10.1017/S1464793104006517
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101–112. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x
- FAOSTAT, 2014. Food and agricultural commodities production - Agricultural areas [WWW Document]. URL <http://www.fao.org/faostat/en/#data/EL> (accessed 7.20.18).
- Farneda, F.Z., Rocha, R., Lopez-Baucells, A., Groenenberg, M., Silva, I., Palmeirim, J.M., Bobrowiec, P.E.D., Meyer, C.F.J., 2015. Trait-related responses to habitat fragmentation in Amazonian bats. doi:10.1111/1365-2664.12490
- Fick, S.E., Hijmans, R.J.R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37, 4302–4315. doi:10.1002/joc.5086

- Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Clobert, J., Julliard, R., 2010a. Specialist response to proportion of arable land and pesticide input in agricultural landscapes. *Biol. Conserv.* 143, 883–890. doi:10.1016/j.biocon.2009.12.035
- Filippi-Codaccioni, O., Devictor, V., Bas, Y., Julliard, R., 2010b. Toward more concern for specialisation and less for species diversity in conserving farmland biodiversity. *Biol. Conserv.* 143, 1493–1500. doi:10.1016/j.biocon.2010.03.031
- Finegan, B., Pe, M., Na-Claros, ~, De Oliveira, A., Ascarrunz, N., Sydonia Bret-Harte, M., Carre, G., No-Rocabado, ~, Casanoves, F., Iaz, S.D., Eguiguren Velepucha, P., Fernandez, F., Licona, J.C., Lorenzo, L., Salgado Negret, B., Vaz, M., Poorter, L., 2015. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *J. Ecol.* 103, 191–201. doi:10.1111/1365-2745.12346
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., Blomberg, S.P., Montague-Drake, R., Felton, A., Stein, J.A., 2007. Functional Richness and Relative Resilience of Bird Communities in Regions with Different Land Use Intensities. *Ecosystems* 10, 964–974. doi:10.1007/s10021-007-9071-6
- Flamant, J.-C., 2010. Une brève histoire des transformations de l’agriculture au 20^è siècle.
- Flohre, A., Fischer, C., Aavik, T., Bengtsson, J., Berendse, F., Bommarco, R., Ceryngier, P., Clement, L.W., Dennis, C., Eggers, S., Emmerson, M., Geiger, F., Guerrero, I., Hawro, V., Inchausti, P., Liira, J., Morales, M.B., Oñate, J.J., Pärt, T., Weisser, W.W., Winqvist, C., Thies, C., Tschardtke, T., 2011. Agricultural intensification and biodiversity partitioning in European landscapes comparing plants, carabids, and birds. *Ecol. Appl.* 21, 1772–1781. doi:10.1890/10-0645.1
- Flynn, D.F.B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., Simpson, N., Mayfield, M.M., DeClerck, F., 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecol. Lett.* 12, 22–33. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01255.x
- Foley, J. a., Ramankutty, N., Brauman, K.A., Cassidy, E.S., Gerber, J.S., Johnston, M., Mueller, N.D., O’Connell, C., Ray, D.K., West, P.C., Balzer, C., Bennett, E.M., Carpenter, S.R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert, S., Tilman, D., Zaks, D.P.M., O’Connell, C., Ray, D.K., West, P.C., Balzer, C., Bennett, E.M., Carpenter, S.R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert, S., Tilman, D., Zaks, D.P.M., 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478, 337–342. doi:10.1038/nature10452
- Foley, J.A., 2011. Can We Feed the World & Sustain the Planet? *Sci. Am.* 305, 60–65. doi:10.1038/scientificamerican1111-60
- Foley, J.A., Defries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J., Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global consequences of land use. *Science* 309, 570–4. doi:10.1126/science.1111772
- Fondation pour la recherche sur la biodiversité, 2018. Colloque Journée FRB 2018 : Biodiversité, transition alimentaire et santé | Fondation pour la recherche sur la biodiversité [WWW Document]. URL <http://www.fondationbiodiversite.fr/10ans/evenement/colloque-journee-frb-2018-biodiversite-transition-alimentaire-et-sante/> (accessed 9.3.18).
- Fox, J.W., 2013. The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends Ecol. Evol.* 28, 86–92. doi:10.1016/j.tree.2012.08.014
- Franzén, M., Schweiger, O., Betzholtz, P.-E., 2012. Species-area relationships are controlled by species traits. *PLoS One* 7, e37359. doi:10.1371/journal.pone.0037359
- Fritz, S.A., Purvis, A., 2010. Phylogenetic diversity does not capture body size variation at risk in the world’s mammals. *Proceedings. Biol. Sci.* 277, 2435–41. doi:10.1098/rspb.2010.0030
- Fuentes-Montemayor, E., Goulson, D., Cavin, L., Wallace, J.M., Park, K.J., 2013. Fragmented

- woodlands in agricultural landscapes: The influence of woodland character and landscape context on bats and their insect prey. *Agric. Ecosyst. Environ.* 172, 6–15. doi:10.1016/j.agee.2013.03.019
- Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C., Slade, E.M., Steffan-dewenter, I., Emmerson, M., Potts, S.G., Tschamntke, T., Weisser, W., Bommarco, R., 2015. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20142620. doi:10.1098/rspb.2014.2620
- Gámez-Virués, S., Perović, D.J., Gossner, M.M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H., Simons, N.K., Klein, A.-M., Krauss, J., Maier, G., Scherber, C., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Steffan-Dewenter, I., Weiner, C.N., Weisser, W., Werner, M., Tschamntke, T., Westphal, C., 2015. Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nat. Commun.* 6, 8568. doi:10.1038/ncomms9568
- Gaston, K.J., 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405, 220–7. doi:10.1038/35012228
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tschamntke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L.W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J.J., Guerrero, I., Hawro, V., Aavik, T., Thies, C., Flohre, A., Hänke, S., Fischer, C., Goedhart, P.W., Inchausti, P., 2010. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic Appl. Ecol.* 11, 97–105. doi:10.1016/J.BAAE.2009.12.001
- Gerisch, M., Agostinelli, V., Henle, K., Dziock, F., 2012. More species, but all do the same: contrasting effects of flood disturbance on ground beetle functional and species diversity. *Oikos* 121, 508–515. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19749.x
- Gerten, D., Hoff, H., Bondeau, A., Lucht, W., Smith, P., Zaehle, S., 2005. Contemporary “green” water flows: Simulations with a dynamic global vegetation and water balance model. *Phys. Chem. Earth, Parts A/B/C* 30, 334–338. doi:10.1016/J.PCE.2005.06.002
- Gibbons, D., Morrissey, C., Mineau, P., 2015. A review of the direct and indirect effects of neonicotinoids and fipronil on vertebrate wildlife. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 22, 103–118. doi:10.1007/s11356-014-3180-5
- Godfray, H.C.J., Beddington, J.R., Crute, I.R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J.F., Pretty, J., Robinson, S., Thomas, S.M., Toulmin, C., 2010. Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science* 327, 812–8. doi:10.1126/science.1185383
- Gossner, M.M., Lewinsohn, T.M., Kahl, T., Grassein, F., Boch, S., Prati, D., Birkhofer, K., Renner, S.C., Sikorski, J., Wubet, T., Arndt, H., Baumgartner, V., Blaser, S., Blüthgen, N., Börschig, C., Buscot, F., Diekötter, T., Jorge, L.R., Jung, K., Keyel, A.C., Klein, A.-M., Klemmer, S., Krauss, J., Lange, M., Müller, J., Overmann, J., Pašalić, E., Penone, C., Perović, D.J., Purschke, O., Schall, P., Socher, S.A., Sonnemann, I., Tschapka, M., Tschamntke, T., Türke, M., Venter, P.C., Weiner, C.N., Werner, M., Wolters, V., Wurst, S., Westphal, C., Fischer, M., Weisser, W.W., Allan, E., 2016. Land-use intensification causes multitrophic homogenization of grassland communities. *Nature* 540, 266–269. doi:10.1038/nature20575
- Gotelli, N.J., Entsminger, G.L., 2003. Swap Algorithms in Null Model Analysis. *Ecology* 84, 532–535. doi:10.1890/0012-9658(2003)084[0532:SAINMA]2.0.CO;2
- Gotelli, N.J., McCabe, D.J., 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M.Diamond’s assembly rules model. *Ecology* 83, 2091–2096. doi:10.1890/0012-9658(2002)083[2091:SCOAMA]2.0.CO;2
- Green, R.E., Cornell, S.J., Scharlemann, J.P.W., Balmford, A., 2005. Farming and the Fate of Wild Nature. *Science* (80-.). 307, 550–555. doi:10.1126/science.1106049
- Griffin, J.N., Silliman, B.R., 2011. Resource Partitioning and Why It Matters. *Nat. Educ. Knowl.*

- Griffon, M., 2006. Nourrir la planète, Odile Jacob. ed. Odile Jacob.
- Grime, J.P., 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* 86, 902–910. doi:10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x
- Grinnell, J., 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. *Auk* 34, 427–433.
- Groner, E., Novoplansky, A., 2003. Reconsidering diversity-productivity relationships: directness of productivity estimates matters. *Ecol. Lett.* 6, 695–699. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00488.x
- Guerrero, I., Morales, M.B., Oñate, J.J., Aavik, T., Bengtsson, J., Berendse, F., Clement, L.W., Dennis, C., Eggers, S., Emmerson, M., Fischer, C., Flohre, A., Geiger, F., Hawro, V., Inchausti, P., Kalamees, A., Kinks, R., Liira, J., Meléndez, L., Pärt, T., Thies, C., Tschardtke, T., Olszewski, A., Weisser, W.W., 2011. Taxonomic and functional diversity of farmland bird communities across Europe: effects of biogeography and agricultural intensification. *Biodivers. Conserv.* 20, 3663–3681. doi:10.1007/s10531-011-0156-3
- Gurr, G.M., Lu, Z., Zheng, X., Xu, H., Zhu, P., Chen, G., Yao, X., Cheng, J., Zhu, Z., Catindig, J.L., Villareal, S., Van Chien, H., Cuong, L.Q., Channoo, C., Chengwattana, N., Lan, L.P., Hai, L.H., Chaiwong, J., Nicol, H.I., Perovic, D.J., Wratten, S.D., Heong, K.L., 2016. Multi-country evidence that crop diversification promotes ecological intensification of agriculture. *Nat. Plants* 2, 16014. doi:10.1038/nplants.2016.14
- Haberl, H., 2015. Competition for land: A sociometabolic perspective. *Ecol. Econ.* 119, 424–431. doi:10.1016/J.ECOLECON.2014.10.002
- Haberl, H., 1997. Human Appropriation of Net Primary Production as an Environmental Indicator: Implications for Sustainable Development. *Ambio* 26, 143–146. doi:10.2307/4314572
- Haberl, H., Erb, K.-H., Krausmann, F., Loibl, W., Schulz, N., Weisz, H., 2001. Changes in ecosystem processes induced by land use: Human appropriation of aboveground NPP and its influence on standing crop in Austria. *Global Biogeochem. Cycles* 15, 929–942. doi:10.1029/2000GB001280
- Haberl, H., Erb, K.H., Krausmann, F., Gaube, V., Bondeau, A., Plutzar, C., Gingrich, S., Lucht, W., Fischer-Kowalski, M., 2007. Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in earth's terrestrial ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 12942–12947. doi:10.1073/pnas.0704243104
- Haberl, H., Plutzar, C., Erb, K.-H., Gaube, V., Pollheimer, M., Schulz, N.B., 2005. Human appropriation of net primary production as determinant of avifauna diversity in Austria. *Agric. Ecosyst. Environ.* 110, 119–131. doi:10.1016/j.agee.2005.03.009
- Haberl, H., Schulz, N.B., Plutzar, C., Erb, K.H., Krausmann, F., Loibl, W., Moser, D., Sauberer, N., Weisz, H., Zechmeister, H.G., Zülka, P., 2004a. Human appropriation of net primary production and species diversity in agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 102, 213–218. doi:10.1016/j.agee.2003.07.004
- Haberl, H., Steinberger, J.K., Plutzar, C., Erb, K.-H., Gaube, V., Gingrich, S., Krausmann, F., 2012. Natural and socioeconomic determinants of the embodied human appropriation of net primary production and its relation to other resource use indicators. *Ecol. Indic.* 23, 222–231. doi:10.1016/j.ecolind.2012.03.027
- Haberl, H., Wackernagel, M., Krausmann, F., Erb, K.H., Monfreda, C., 2004b. Ecological footprints and human appropriation of net primary production: A comparison. *Land use policy* 21, 279–288. doi:10.1016/j.landusepol.2003.10.008
- Hallmann, C.A., Foppen, R.P.B., van Turnhout, C.A.M., de Kroon, H., Jongejans, E., 2014. Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations. *Nature* 511, 341–3. doi:10.1038/nature13531

- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., de Kroon, H., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS One* 12, e0185809. doi:10.1371/journal.pone.0185809
- Hamonville, J.C.L.T., 1898. Atlas de poche des oiseaux de France, Suisse, et Belgique, utiles ou nuisibles : suivi d'un étude d'ensemble sur les oiseaux. Librairie des sciences naturelles P. Klincksieck, Paris.
- Hawkins, B. a, Field, R., Cornell, H. V, Currie, D.J., Guegan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E., Turner, J.R.G., 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84, 3105–3117. doi:10.1890/03-8006
- Haylock, M.R., Hofstra, N., Klein Tank, A.M.G., Klok, E.J., Jones, P.D., New, M., 2008. A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. *J. Geophys. Res.* 113, D20119. doi:10.1029/2008JD010201
- Haynie, D.T. (Donald T., 2001. Biological thermodynamics. Cambridge University Press.
- Heim, O., Treitler, J.T., Tschapka, M., Knörnschild, M., Jung, K., 2015. The Importance of Landscape Elements for Bat Activity and Species Richness in Agricultural Areas. *PLoS One* 10, e0134443. doi:10.1371/journal.pone.0134443
- Heldbjerg, H., Sunde, P., Fox, A.D., 2018. Continuous population declines for specialist farmland birds 1987-2014 in Denmark indicates no halt in biodiversity loss in agricultural habitats. *Bird Conserv. Int.* 28, 278–292. doi:10.1017/S0959270916000654
- Henle, K., Alard, D., Clitherow, J., Cobb, P., Firbank, L., Kull, T., McCracken, D., Moritz, R.F.A., Niemelä, J., Rebane, M., Wascher, D., Watt, A., Young, J., 2008. Identifying and managing the conflicts between agriculture and biodiversity conservation in Europe—A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 124, 60–71. doi:10.1016/j.agee.2007.09.005
- Hertwich, E.G., Peters, G.P., 2009. Carbon Footprint of Nations: A Global, Trade-Linked Analysis. *Environ. Sci. Technol.* 43, 6414–6420. doi:10.1021/es803496a
- Herzon, I., Marja, R., Le Viol, I., Menshikova, S., Kondratyev, A., 2018. Applying trait-based community metrics of relevance to conservation for understanding community patterns of farmland birds in Northwest Russia. *Agric. Ecosyst. Environ.* 259, 53–60. doi:10.1016/J.AGEE.2018.01.024
- Hillebrand, H., 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *Am. Nat.* 163, 192–211. doi:10.1086/381004
- Hillebrand, H., Bennett, D.M., Cadotte, M.W., 2008. Consequences of dominance : a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89, 1510–1520. doi:10.1890/07-1053.1
- Hochachka, W.M., Fink, D., Hutchinson, R.A., Sheldon, D., Wong, W.-K., Kelling, S., 2012. Data-intensive science applied to broad-scale citizen science. *Trends Ecol. Evol.* 27, 130–137. doi:10.1016/J.TREE.2011.11.006
- Holland, J.M., Hutchison, M.A.S., Smith, B., Aebischer, N.J., 2006. A review of invertebrates and seed-bearing plants as food for farmland birds in Europe. *Ann. Appl. Biol.* 148, 49–71. doi:10.1111/j.1744-7348.2006.00039.x
- Holland, J.M., Oaten, H., Moreby, S., Birkett, T., Simper, J., Southway, S., Smith, B.M., 2012. Agri-environment scheme enhancing ecosystem services: A demonstration of improved biological control in cereal crops. *Agric. Ecosyst. Environ.* 155, 147–152. doi:10.1016/j.agee.2012.04.014
- Hooper, D.U.U., Chapin III, F.S., Ewel, J.J.J., Chapin, F.S., Ewel, J.J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem

- functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3–35. doi:10.1890/04-0922
- Hortal, J., Rodríguez, J., Nieto-Díaz, M., Lobo, J.M., 2008. Regional and environmental effects on the species richness of mammal assemblages. *J. Biogeogr.* 35, 1202–1214. doi:10.1111/j.1365-2699.2007.01850.x
- Hunt, R.C., 2000. Labor Productivity and Agricultural Development: Boserup Revisited. *Hum. Ecol.* 28, 251–277. doi:10.1023/A:1007072120891
- Hurlbert, A.H., Jetz, W., 2010. More than “more individuals”: the nonequivalence of area and energy in the scaling of species richness. *Am. Nat.* 176, E50–65. doi:10.1086/650723
- Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *Am. Nat.* 93, 145–159. doi:10.1086/282070
- Imhoff, M., Bounoua, L., Ricketts, T., Loucks, C., Harriss, R., Lawrence, W.T., 2004. Global patterns in human consumption of net primary production. *Nature* 429, 870–873. doi:10.1038/nature02685.Published
- Jeliaskov, A., Chiron, F., Garnier, J., Besnard, A., Silvestre, M., Jiguet, F., 2014. 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
- Jeliaskov, A., Mimet, A., Chargé, R., Jiguet, F., Devictor, V., Chiron, F., 2016. Impacts of agricultural intensification on bird communities: New insights from a multi-level and multi-facet approach of biodiversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 216, 9–22. doi:10.1016/j.agee.2015.09.017
- Jenny, M., Zellweger-Fischer, J., Balmer, O., Birrer, S., Pfiffner, L., 2013. The credit point system: an innovative approach to enhance biodiversity on farmland, *Environmental Management on Farmland*.
- Jetz, W., Wilcove, D.S., Dobson, A.P., 2007. Projected Impacts of Climate and Land-Use Change on the Global Diversity of Birds. *PLoS Biol.* 5, e157. doi:10.1371/journal.pbio.0050157
- Jiguet, F., Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica* 44, 58–66. doi:10.1016/j.actao.2011.05.003
- Jiguet, F., Gadot, A.-S., Julliard, R., Newson, S.E., Couvet, D., 2007. Climate envelope, life history traits and the resilience of birds facing global change. *Glob. Chang. Biol.* 13, 1672–1684. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01386.x
- Jones, G., Jacobs, D., Kunz, T., Willig, M., Racey, P., 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endanger. Species Res.* 8, 93–115. doi:10.3354/esr00182
- Jonsson, M., Englund, G., Wardle, D.A., 2011. Direct and indirect effects of area, energy and habitat heterogeneity on breeding bird communities. *J. Biogeogr.* 38, 1186–1196. doi:10.1111/j.1365-2699.2010.02470.x
- Julliard, R., Clavel, J., Devictor, V., Jiguet, F., Couvet, D., 2006. Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecol. Lett.* 9, 1237–44. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00977.x
- Jung, K., Threlfall, C.G., 2016. Urbanisation and Its Effects on Bats - A global Meta-Analysis, in: *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*. doi:10.1007/978-3-319-25220-9_2
- Kaspari, M., O'Donnell, S., Kercher, J.R., 2000. Energy, Density, and Constraints to Species Richness: Ant Assemblages along a Productivity Gradient. *Am. Nat.* 155, 280–293. doi:10.1086/303313

- Kehoe, L., Kuemmerle, T., Meyer, C., Levers, C., Václavík, T., Kreft, H., 2015. Global patterns of agricultural land-use intensity and vertebrate diversity. *Divers. Distrib.* 21, n/a-n/a. doi:10.1111/ddi.12359
- Kerbiriou, C., Julien, J.-F., Arthur, L., Depraetere, M., Lemaire, M., Le Viol, I., Lorrilière, R., Maratrat, J., Marmet, J., Pellissier, V.P., Reneville, C., 2014. Suivi national des chauves-souris communes et retombées locales. *Symbioses* 32, 1–7.
- Keys, E., McConnell, W.J., 2005. Global change and the intensification of agriculture in the tropics. *Glob. Environ. Chang.* 15, 320–337. doi:10.1016/J.GLOENVCHA.2005.04.004
- Kleijn, D., Kohler, F., Báldi, A., Batáry, P., Concepción, E., D., Clough, Y., Díaz, M., Gabriel, D., Holzschuh, A., Knop, E., Kovács, A., Marshall, E.J., J.P., Tschardtke, T., Verhulst, J., 2009. On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proc. Biol. Sci.* 276, 903–9. doi:10.1098/rspb.2008.1509
- Kovács-Hostyánszki, A., Espíndola, A., Vanbergen, A.J., Settele, J., Kremen, C., Dicks, L. V., Kovács-Hostyánszki, A., Espíndola, A., Vanbergen, A.J., Settele, J., Kremen, C., Dicks, L. V., 2017. Ecological intensification to mitigate impacts of conventional intensive land use on pollinators and pollination. *Ecol. Lett.* 20, 673–689.
- Krausmann, F., 2001. Land use and industrial modernization: an empirical analysis of human influence on the functioning of ecosystems in Austria 1830–1995. *Land use policy* 18, 17–26. doi:10.1016/S0264-8377(00)00042-9
- Krausmann, F., Erb, K.-H.K.-H., Gingrich, S., Haberl, H., Bondeau, A., Gaube, V., Lauk, C., Plutzer, C., Searchinger, T.D., 2013. Global human appropriation of net primary production doubled in the 20th century. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 110, 10324–9. doi:10.1073/pnas.1211349110
- Krausmann, F., Haberl, H., Erb, K.-H., Wiesinger, M., Gaube, V., Gingrich, S., 2009. What determines geographical patterns of the global human appropriation of net primary production? *J. Land Use Sci.* 4, 15–33. doi:10.1080/17474230802645568
- Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., 2003. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *J. Biogeogr.* 30, 889–900. doi:10.1046/j.1365-2699.2003.00878.x
- Kuemmerle, T., Erb, K., Meyfroidt, P., Müller, D., Verburg, P.H., Estel, S., Haberl, H., Hostert, P., Jepsen, M.R., Kastner, T., Levers, C., Lindner, M., Plutzer, C., Verkerk, P.J., van der Zanden, E.H., Reenberg, A., 2013. Challenges and opportunities in mapping land use intensity globally. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 5, 484–493. doi:10.1016/j.cosust.2013.06.002
- Kunz, T.H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., Fleming, T.H., 2011. Ecosystem services provided by bats. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1223, 1–38. doi:10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x
- Laliberté, E., Legendre, P., 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299–305. doi:10.1890/08-2244.1
- Laliberté, E., Wells, J.A., Declerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., McNamara, S., Morgan, J.W., Merlos, D.S.S., Vesk, P. a., Mayfield, M.M., Laliberté, E., Wells, J.A., Declerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M., McNamara, S., Morgan, J.W., Merlos, D.S.S., Vesk, P. a., Mayfield, M.M., 2010. Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecol. Lett.* 13, 76–86. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01403.x
- Lawton, J.H., 1999. Are There General Laws in Ecology? *Oikos* 84, 177. doi:10.2307/3546712
- Le Viol, I., Jiguet, F., Brotons, L., Herrando, S., Lindstrom, A., Pearce-Higgins, J.W., Reif, J., Van Turnhout, C., Devictor, V., Lindström, Å., Pearce-Higgins, J.W., Reif, J., Van Turnhout, C., Devictor, V., 2012. More and more generalists: two decades of changes in the

- European avifauna. *Biol. Lett.* 8, 780–782. doi:10.1098/rsbl.2012.0496
- Lee, M.-B., Martin, J.A., 2017. Avian Species and Functional Diversity in Agricultural Landscapes: Does Landscape Heterogeneity Matter? *PLoS One* 12, e0170540. doi:10.1371/journal.pone.0170540
- Lettre ouverte, 2018. « Le plus grand défi de l’histoire de l’humanité » : l’appel de 200 personnalités pour sauver la planète. URL https://www.lemonde.fr/idees/article/2018/09/03/le-plus-grand-defi-de-l-histoire-de-l-humanite-l-appel-de-200-personnalites-pour-sauver-la-planete_5349380_3232.html (accessed 9.3.18).
- Levey, D.J., Silva, W.R. (Wesley R., Galetti, M. (Mauro), International Symposium-Workshop on Frugivores and Seed Dispersal (3rd : 2000 : São Pedro, S.P., 2002. Seed dispersal and frugivory : ecology, evolution, and conservation. CABI Pub.
- Levrel, H., Fontaine, B., Henry, P.-Y., Jiguet, F., Julliard, R., Kerbiriou, C., Couvet, D., 2010. Balancing state and volunteer investment in biodiversity monitoring for the implementation of CBD indicators: A French example. *Ecol. Econ.* 69, 1580–1586. doi:10.1016/J.ECOLECON.2010.03.001
- Luck, G.W.G., Carter, A., Smallbone, L.L., 2013. Changes in Bird Functional Diversity across Multiple Land Uses: Interpretations of Functional Redundancy Depend on Functional Group Identity. *PLoS One* 8, e63671. doi:10.1371/journal.pone.0063671
- MacArthur, R., Wilson, E., 1967. *The Theory of Island Biogeography*, Princeton. ed.
- MacDonald, D., Crabtree, J., Wiesinger, G., Dax, T., Stamou, N., Fleury, P., Gutierrez Lazpita, J., Gibon, A., 2000. Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: Environmental consequences and policy response. *J. Environ. Manage.* 59, 47–69. doi:10.1006/JEMA.1999.0335
- Machovina, B., Feeley, K.J., Ripple, W.J., 2015. Biodiversity conservation: The key is reducing meat consumption. *Sci. Total Environ.* 536, 419–431. doi:10.1016/J.SCITOTENV.2015.07.022
- Magnago, L.F.S., Edwards, D.P., Edwards, F.A., Magrach, A., Martins, S. V., Laurance, W.F., 2014. Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *J. Ecol.* 102, 475–485. doi:10.1111/1365-2745.12206
- Magurran, A.E., 2013. *Measuring Biological Diversity*. John Wiley & Sons.
- Maine, J.J., Boyles, J.G., 2015. Bats initiate vital agroecological interactions in corn. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 112, 12438–43. doi:10.1073/pnas.1505413112
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., Villéger, S., 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 728–740. doi:10.1111/geb.12299
- Mason, N.W., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111, 112–118.
- Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., Dray, S., 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *J. Veg. Sci.* 24, 794–806. doi:10.1111/jvs.12013
- Mathews, F., Roche, N., Aughney, T., Jones, N., Day, J., Baker, J., Langton, S., 2015. Barriers and benefits: implications of artificial night-lighting for the distribution of common bats in Britain and Ireland. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 370, 20140124–20140124. doi:10.1098/rstb.2014.0124
- Mayfield, M.M., Bonser, S.P., Morgan, J.W., Aubin, I., McNamara, S., Vesk, P.A., 2010. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Glob. Ecol. Biogeogr.*

- 19, 423–431. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00532.x
- Mazel, F., Guilhaumon, F., Mouquet, N., Devictor, V., Gravel, D., Renaud, J., Cianciaruso, M.V., Loyola, R., Diniz-Filho, J.A.F., Mouillot, D., Thuiller, W., 2014. Multifaceted diversity-area relationships reveal global hotspots of mammalian species, trait and lineage diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23. doi:10.1111/geb.12158
- Mazoyer, M., Roudart, L., 2007. *A History of World Agriculture: From the Neolithic Age to the Current Crisis*. Routledge. doi:10.4324/9781849773812
- McMurtrie, R.E., Benson, M.L., Linder, S., Running, S.W., Talsma, T., Crane, W.J.B., Myers, B.J., 1990. Water/nutrient interactions affecting the productivity of stands of *Pinus radiata*. *For. Ecol. Manage.* 30, 415–423. doi:10.1016/0378-1127(90)90151-Z
- MEA, 2005. *Ecosystem and human well-being: Biodiversity synthesis*, World Resources Institute. Washington, DC.
- Meyer, C.F.J., Struebig, M.J., Willig, M.R., 2016. Responses of Tropical Bats to Habitat Fragmentation, Logging, and Deforestation, in: *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*. Springer International Publishing, Cham, pp. 63–103. doi:10.1007/978-3-319-25220-9_4
- Meyer, W.B., Turner, B.L., 1992. Human Population Growth and Global Land-Use/Cover Change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23, 39–61. doi:10.1146/annurev.es.23.110192.000351
- Meynard, C.N., Devictor, V., Mouillot, D., Thuiller, W., Jiguet, F., Mouquet, N., 2011. Beyond taxonomic diversity patterns: how do α , β and γ components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 893–903. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00647.x
- Milà Canals, L., Bauer, C., Depestele, J., Dubreuil, A., Freiermuth Knuchel, R., Gaillard, G., Michelsen, O., Müller-Wenk, R., Rydgren, B., 2007. Key Elements in a Framework for Land Use Impact Assessment Within LCA. *Int. J. LCA* 12, 5–15. doi:10.1065/lca2006.05.250
- Mönkkönen, M., Forsman, J.T., Bokma, F., 2006. Energy availability, abundance, energy-use and species richness in forest bird communities: a test of the species-energy theory. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 15, 290–302. doi:10.1111/j.1466-8238.2006.00224.x
- Mooney, K.A., Gruner, D.S., Barber, N.A., Van Bael, S.A., Philpott, S.M., Greenberg, R., 2010. Interactions among predators and the cascading effects of vertebrate insectivores on arthropod communities and plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 107, 7335–40. doi:10.1073/pnas.1001934107
- Morelli, F., Jerzak, L., Tryjanowski, P., 2014. Birds as useful indicators of high nature value (HNV) farmland in Central Italy. *Ecol. Indic.* 38, 236–242. doi:10.1016/j.ecolind.2013.11.016
- Mouchet, M., Levers, C., Zupan, L., Kuemmerle, T., Plutzer, C., Erb, K., Lavorel, S., Thuiller, W., Haberl, H., 2015. Testing the Effectiveness of Environmental Variables to Explain European Terrestrial Vertebrate Species Richness across Biogeographical Scales. *PLoS One* 10, e0131924. doi:10.1371/journal.pone.0131924
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Funct. Ecol.* 24, 867–876. doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends Ecol. Evol.* doi:10.1016/j.tree.2012.10.004
- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M., Mason, N.W.H., 2011. Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. *PLoS One* 6, e17476. doi:10.1371/journal.pone.0017476

- Newbold, T., Hudson, L.N., Arnell, A.P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S., Hill, S.L.L., Hoskins, A.J., Lysenko, I., Phillips, H.R.P.P., Burton, V.J., Chng, C.W.T.T., Emerson, S., Gao, D., Hale, G.P., Hutton, J., Jung, M., Sanchez-Ortiz, K., Simmons, B.I., Whitmee, S., Zhang, H., Scharlemann, J.P.W.J.P.W., Purvis, A., Pask-Hale, G., Hutton, J., Jung, M., Sanchez-Ortiz, K., Simmons, B.I., Whitmee, S., Zhang, H., Scharlemann, J.P.W.J.P.W., Purvis, A., 2016. Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science* 353, 288–91. doi:10.1126/science.aaf2201
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M.J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M.L.K., Alhusseini, T., Ingram, D.J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D.L.P., Martin, C.D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H.R.P., Purves, D.W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S.L., Weiher, E., White, H.J., Ewers, R.M., Mace, G.M., Scharlemann, J.P.W., Purvis, A., 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520, 45–50. doi:10.1038/nature14324
- Niu, K., Choler, P., de Bello, F., Mirotchnick, N., Du, G., Sun, S., 2014. Fertilization decreases species diversity but increases functional diversity: A three-year experiment in a Tibetan alpine meadow. *Agric. Ecosyst. Environ.* 182, 106–112. doi:10.1016/j.agee.2013.07.015
- Observatoire National de la Biodiversité, 2018. Menaces sur le vivant : quand la nature ne peut plus suivre | Bilan 2018.
- Olden, J.D., Rooney, T.P., 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 15, 113–120. doi:10.1111/j.1466-822X.2006.00214.x
- Orr, J.C., Fabry, V.J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S.C., Feely, R.A., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., Joos, F., Key, R.M., Lindsay, K., Maier-Reimer, E., Matear, R., Monfray, P., Mouchet, A., Najjar, R.G., Plattner, G.-K., Rodgers, K.B., Sabine, C.L., Sarmiento, J.L., Schlitzer, R., Slater, R.D., Totterdell, I.J., Weirig, M.-F., Yamanaka, Y., Yool, A., 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature* 437, 681–686. doi:10.1038/nature04095
- Owen, J.G., 1988. On Productivity as a Predictor of Rodent and Carnivore Diversity. *Ecology* 69, 1161–1165. doi:10.2307/1941270
- Pakeman, R.J., 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *J. Ecol.* 99, 1143–1151.
- Parfitt, J., Barthel, M., Macnaughton, S., 2010. Food waste within food supply chains: quantification and potential for change to 2050. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 365, 3065–81. doi:10.1098/rstb.2010.0126
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.-B., Gachet, S., Daniel, H., 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118, 391–402. doi:10.1111/j.1600-0706.2008.16668.x
- Pearman, P.B., Lavergne, S., Roquet, C., Wüest, R., Zimmermann, N.E., Thuiller, W., 2014. Phylogenetic patterns of climatic, habitat and trophic niches in a European avian assemblage. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 414–424. doi:10.1111/geb.12127
- Pellissier, V., Mimet, A., Fontaine, C., Svenning, J.-C., Couvet, D., 2017. Relative importance of the land-use composition and intensity for the bird community composition in anthropogenic landscapes. *Ecol. Evol.* 7, 10513–10535. doi:10.1002/ece3.3534
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarrés, J.F., Araújo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., Chini, L., Cooper, H.D., Gilman, E.L., Guénette, S., Hurtt, G.C., Huntington, H.P., Mace, G.M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R.J., Sumaila, U.R., Walpole, M., 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330, 1496–1501. doi:10.1126/science.1196624

- Pereira, H.M., Navarro, L.M., Martins, I.S., 2012. Global Biodiversity Change: The Bad, the Good, and the Unknown. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 37, 25–50. doi:10.1146/annurev-environ-042911-093511
- Pereira, M.J.R., Fonseca, C., Aguiar, L.M.S., 2018. Loss of multiple dimensions of bat diversity under land-use intensification in the Brazilian Cerrado. *Hystrix, Ital. J. Mammal.* 29. doi:10.4404/hystrix-00020-2017
- Perović, D., Gámez-Virués, S., Börschig, C., Klein, A.-M., Krauss, J., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Erasmi, S., Tschardtke, T., Westphal, C., 2015. Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. *J. Appl. Ecol.* 28. doi:10.1111/1365-2664.12394
- Perrot, C., Barbin, G., Bossis, N., Champion, F., Morhain, B., Morin, E., 2013. L'élevage d'herbivores au recensement agricole 2010. *Le Doss. Econ. l'Elevage* 440–441.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J., 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol. Lett.* 9, 741–758. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x
- Phalan, B., Green, R.E., Dicks, L. V., Dotta, G., Feniuk, C., Lamb, A., Strassburg, B.B.N., Williams, D.R., zu Ermgassen, E.K.H.J., Balmford, A., 2016. How can higher-yield farming help to spare nature? *Science* 351, 450–1. doi:10.1126/science.aad0055
- Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., Green, R.E., 2011. Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science* 333, 1289–91. doi:10.1126/science.1208742
- Pimm, S.L., Jenkins, C.N., Abell, R., Brooks, T.M., Gittleman, J.L., Joppa, L.N., Raven, P.H., Roberts, C.M., Sexton, J.O., 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* (80-.). 344, 177. doi:10.1126/science.1246752
- Pisa, L.W., Amaral-Rogers, V., Belzunces, L.P., Bonmatin, J.M., Downs, C.A., Goulson, D., Kreutzweiser, D.P., Krupke, C., Liess, M., McField, M., Morrissey, C.A., Noome, D.A., Settele, J., Simon-Delso, N., Stark, J.D., Van der Sluijs, J.P., Van Dyck, H., Wiemers, M., 2015. Effects of neonicotinoids and fipronil on non-target invertebrates. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 22, 68–102. doi:10.1007/s11356-014-3471-x
- Plutzer, C., Kroisleitner, C., Haberl, H., Fetzl, T., Bulgheroni, C., Beringer, T., Hostert, P., Kastner, T., Kuemmerle, T., Lauk, C., Levers, C., Lindner, M., Moser, D., Müller, D., Niedertscheider, M., Paracchini, M.L., Schaphoff, S., Verburg, P.H., Verkerk, P.J., Erb, K.-H., 2015. Changes in the spatial patterns of human appropriation of net primary production (HANPP) in Europe 1990–2006. *Reg. Environ. Chang.* 16, 1225–1238. doi:10.1007/s10113-015-0820-3
- Pointereau, P., Doxa, A., Coulon, F., Jiguet, F., Paracchini, M.L., 2010. Analysis of spatial and temporal variations of High Nature Value farmland and links with changes in bird populations: a study on France, European Commission.
- Pointereau, P., Paracchini, M.L., Terres, J.-M., Jiguet, F., Bas, Y., Biala, K., 2007. Identification of High Nature Value farmland in France through statistical information and farm practice surveys. *Off. Off. Publ. Eur. Communities. Luxemb.* 22786–2007.
- Princé, K., Lorrillière, R., Barbet-Massin, M., Jiguet, F., 2013. Predicting the fate of French bird communities under agriculture and climate change scenarios. *Environ. Sci. Policy* 33, 120–132. doi:10.1016/j.envsci.2013.04.009
- Pywell, R.F., Heard, M.S., Woodcock, B.A., Hinsley, S., Ridding, L., Nowakowski, M., Bullock, J.M., 2015. Wildlife-friendly farming increases crop yield: evidence for ecological intensification. *Proceedings. Biol. Sci.* 282, 20151740. doi:10.1098/rspb.2015.1740
- Rader, R., Bartomeus, I., Tylianakis, J.M., Laliberté, E., 2014. The winners and losers of land-use intensification: pollinator community disassembly is non-random and alters functional diversity. *Divers. Distrib.* 20, 908–917. doi:10.1111/ddi.12221

- Ramankutty, N., Evan, A.T., Monfreda, C., Foley, J.A., 2008. Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000. *Global Biogeochem. Cycles* 22, n/a-n/a. doi:10.1029/2007GB002952
- Ramankutty, N., Foley, J.A., 1999. Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992. *Global Biogeochem. Cycles* 13, 997–1027. doi:10.1029/1999GB900046
- Régnier, C., Achaz, G., Lambert, A., Cowie, R.H., Bouchet, P., Fontaine, B., 2015. Mass extinction in poorly known taxa. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 112, 7761–6. doi:10.1073/pnas.1502350112
- Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *J. Appl. Ecol.* 39, 157–176. doi:10.1046/j.1365-2664.2002.00695.x
- Rodríguez, M.Á., Belmontes, J.A., Hawkins, B.A., 2005. Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecologica* 28, 65–70. doi:10.1016/J.ACTAO.2005.02.006
- Rosenzweig, M.L., 1992. Species Diversity Gradients: We Know More and Less Than We Thought. *J. Mammology* 73, 715–730. doi:10.2307/1382191
- Rotman, D., Preece, J., Hammock, J., Procita, K., Hansen, D., Parr, C., Lewis, D., Jacobs, D., 2012. Dynamic changes in motivation in collaborative citizen-science projects, in: *Proceedings of the ACM 2012 Conference on Computer Supported Cooperative Work - CSCW '12*. ACM Press, New York, New York, USA, p. 217. doi:10.1145/2145204.2145238
- Ruiz-Martinez, I., Marraccini, E., Debolini, M., Bonari, E., 2015. Indicators of agricultural intensity and intensification: a review of the literature. *Ital. J. Agron.* 10, 74. doi:10.4081/ija.2015.656
- Rusch, A., Birkhofer, K., Bommarco, R., Smith, H.G., Ekbom, B., 2014. Management intensity at field and landscape levels affects the structure of generalist predator communities. *Oecologia* 175, 971–983. doi:10.1007/s00442-014-2949-z
- Russo, D., Ancillotto, L., 2014. Sensitivity of bats to urbanization: A review. *Mamm. Biol. - Zeitschrift für Säugetierkd.*
- Sekercioglu, C.H., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101, 18042–18047. doi:10.1073/pnas.0408049101
- Seoane, J., Laiolo, P., Obeso, J.R., 2017. Abundance leads to more species, particularly in complex habitats: a test of the increased population size hypotheses in bird communities. *J. Biogeogr.* 44, 556–566. doi:10.1111/jbi.12877
- Seppelt, R., Beckmann, M., Ceașu, S., Cord, A.F., Gerstner, K., Gurevitch, J., Kambach, S., Klotz, S., Mendenhall, C., Phillips, H.R.P., Powell, K., Verburg, P.H., Verhagen, W., Winter, M., Newbold, T., 2016. Harmonizing Biodiversity Conservation and Productivity in the Context of Increasing Demands on Landscapes. *Bioscience*. doi:10.1093/biosci/biw004
- Seto, K.C., Güneralp, B., Hutyra, L.R., 2012. Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 109, 16083–8. doi:10.1073/pnas.1211658109
- Silvertown, J., 2009. A new dawn for citizen science. *Trends Ecol. Evol.* 24, 467–471. doi:10.1016/J.TREE.2009.03.017
- Šímová, I., Storch, D., Keil, P., Boyle, B., Phillips, O.L., Enquist, B.J., 2011. Global species-energy relationship in forest plots: role of abundance, temperature and species climatic tolerances. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 842–856. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00650.x
- Solomon, S., Plattner, G.-K., Knutti, R., Friedlingstein, P., 2009. Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106, 1704–9. doi:10.1073/pnas.0812721106

- Spangenberg, J.H., Bondeau, A., Carter, T.R., Fronzek, S., Jaeger, J., Jylhä, K., Kühn, I., Omann, I., Paul, A., Reginster, I., Rounsevell, M., Schweiger, O., Stocker, A., Sykes, M.T., Settele, J., 2012. Scenarios for investigating risks to biodiversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 5–18. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00620.x
- Srivastava, D.S., Lawton, J.H., 1998. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. *Am. Nat.* 152, 510–29. doi:10.1086/286187
- Stanton, R.L.L., Morrissey, C.A.A., Clark, R.G.G., 2018. Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 254, 244–254. doi:10.1016/j.agee.2017.11.028
- Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., 2000. Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecol. Lett.* 3, 449. doi:10.1046/j.1461-0248.2000.00175.x
- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzog, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C., 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. *J. Environ. Manage.* 91, 22–46. doi:10.1016/J.JENVMAN.2009.07.005
- Stoate, C., Boatman, N., Borralho, R., Carvalho, C.R., Snoo, G.R. d., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J. Environ. Manage.* 63, 337–365. doi:10.1006/jema.2001.0473
- Storch, D., Ska Bohdalkov, E., Okie, J., Bohdalková, E., Okie, J., 2018. The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity–diversity relationship. *Ecol. Lett.* 21, 920–937. doi:10.1111/ele.12941
- Teillard, F., Allaire, G., Cahuzac, E., Léger, F., Maigné, E., Tichit, M., 2012. A novel method for mapping agricultural intensity reveals its spatial aggregation: Implications for conservation policies. *Agric. Ecosyst. Environ.* 149, 135–143. doi:10.1016/j.agee.2011.12.018
- Teillard, F., Antoniucci, D., Jiguet, F., Tichit, M., 2014. Contrasting distributions of grassland and arable birds in heterogeneous farmlands: Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 176, 243–251. doi:10.1016/J.BIOCON.2014.06.001
- Teillard, F., Jiguet, F., Tichit, M., 2015. The Response of Farmland Bird Communities to Agricultural Intensity as Influenced by Its Spatial Aggregation. *PLoS One* 10, e0119674. doi:10.1371/journal.pone.0119674
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31, 79–92. doi:10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x
- Threlfall, C., Law, B., Penman, T., Banks, P.B., 2011. Ecological processes in urban landscapes: mechanisms influencing the distribution and activity of insectivorous bats. *Ecography (Cop.)*. 34, 814–826. doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06939.x
- Thuiller, W., Maiorano, L., Mazel, F., Guilhaumon, F., Ficetola, F., Lavergne, S., Renaud, J., Roquet, C., Mouillot, D., Ficetola, G.F., Lavergne, S., Renaud, J., Roquet, C., Mouillot, D., 2015. Conserving the functional and phylogenetic trees of life of European tetrapods. *Philos. Trans. R. Soc. B* 370, 20140005. doi:10.1098/rstb.2014.0005
- Thuiller, W., Pironon, S., Psomas, A., Barbet-Massin, M., Jiguet, F., Lavergne, S., Pearman, P.B., Renaud, J., Zupan, L., Zimmermann, N.E., 2014. The European functional tree of bird life in the face of global change. *Nat. Commun.* 5. doi:10.1038/ncomms4118
- Tilman, D., 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity : Perspectives. *Ecology* 80, 1455–1474. doi:10.1890/0012-9658(1999)080[1455:TECOCI]2.0.CO;2
- Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., Befort, B.L., 2011. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 20260–20264. doi:10.1073/pnas.1116437108

- Treitler, J.T., Heim, O., Tschapka, M., Jung, K., 2016. The effect of local land use and loss of forests on bats and nocturnal insects. *Ecol. Evol.* 6, 4289–4297. doi:10.1002/ece3.2160
- Tscharntke, T., Clough, Y., Jackson, L., Motzke, I., Perfecto, I., Vandermeer, J., Whitbread, A., 2012. Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biol. Conserv.* 151 53–59 151, 7. doi:10.1016/j.biocon.2012.01.068
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity on ecosystem service management. *Ecol. Lett.* 8, 857–874. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x
- Tsiafouli, M.A., Thébault, E., Sgardelis, S.P., de Ruiter, P.C., van der Putten, W.H., Birkhofer, K., Hemerik, L., de Vries, F.T., Bardgett, R.D., Brady, M.V., Bjornlund, L., Jørgensen, H.B., Christensen, S., Hertefeldt, T.D., Hotes, S., Gera Hol, W.H., Frouz, J., Liiri, M., Mortimer, S.R., Setälä, H., Tzanopoulos, J., Uteseny, K., Pižl, V., Stary, J., Wolters, V., Hedlund, K., 2014. Intensive agriculture reduces soil biodiversity across Europe. *Glob. Chang. Biol.* 21, n/a-n/a. doi:10.1111/gcb.12752
- Turner, B.L., Doolittle, W.E., 1978. The concept and measure of agricultural intensity. *Prof. Geogr.* 30, 297–301. doi:10.1111/j.0033-0124.1978.00297.x
- van Zanden, J.L., 1991. The first green revolution: the growth of production and productivity in European agriculture, 1870-1914. *Econ. Hist. Rev.* 44, 215–239. doi:10.1111/j.1468-0289.1991.tb01840.x
- Vaughan, N., 1997. The diets of British bats (Chiroptera). *Mamm. Rev.* 27, 77–94. doi:10.1111/j.1365-2907.1997.tb00373.x
- Vickery, J.A., Tallwin, J.R., Feber, R.E., Asteraki, E.J., Atkinson, P.W., Fuller, R.J., Brown, V.K., 2001. The management of lowland neutral grasslands in Britain: effects of agricultural practices on birds and their food resources. *J. Appl. Ecol.* 38, 647–664. doi:10.1046/j.1365-2664.2001.00626.x
- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D., 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89, 2290–2301. doi:10.1890/07-1206.1
- Violle, C., Navas, M.-L.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. doi:10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Vitousek, P.M., Ehrlich, P.R., Ehrlich, A.H., Matson, P. a, 1986. Human Appropriation of the Products of Photosynthesis. *Bioscience* 36, 368–373.
- Voigt, C.C., Kingston, T., 2016. Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World. Springer International Publishing, Cham. doi:10.1007/978-3-319-25220-9
- Waide, R.B., Willig, M.R., Steiner, C.F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S.I., Juday, G.P., Parmenter, R., 1999. The Relationship Between Productivity and Species Richness. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 30, 257–300.
- Wallace, A.R., 1876. *The Geographical Distribution of Animals*. Cambridge University Press.
- Watson, J.E.M., Dudley, N., Segan, D.B., Hockings, M., 2014. The performance and potential of protected areas. *Nature* 515, 67–73. doi:10.1038/nature13947
- Watson, R.T., Rosswall, T., Steiner, A., Töpfer, K., Arico, S., Bridgewater, P., 2005. Ecosystems and human well-being, Ecosystems, Millenium Assessments. World Resources Institute. doi:10.1196/annals.1439.003
- Wenny, D.G., Devault, T.L., Johnson, M.D., Kelly, D., Sekercioglu, C.H., Tomback, D.F., Whelan, C.J., 2011. The Need To Quantify Ecosystem Services Provided By Birds. *BioOne* 128, 1–14. doi:10.1525/auk.2011.10248
- Westhoek, H., Lesschen, J.P., Rood, T., Wagner, S., De Marco, A., Murphy-Bokern, D., Leip, A.,

- van Grinsven, H., Sutton, M.A., Oenema, O., 2014. Food choices, health and environment: Effects of cutting Europe's meat and dairy intake. *Glob. Environ. Chang.* 26, 196–205. doi:10.1016/J.GLOENVCHA.2014.02.004
- Whelan, C.J., Wenny, D.G., Marquis, R.J., 2008. Ecosystem Services Provided by Birds. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1134, 25–60. doi:10.1196/annals.1439.003
- Wickramasinghe, L.P., Harris, S., Jones, G., Vaughan Jennings, N., 2004. Abundance and Species Richness of Nocturnal Insects on Organic and Conventional Farms: Effects of Agricultural Intensification on Bat Foraging. *Conserv. Biol.* 18, 1283–1292. doi:10.1111/j.1523-1739.2004.00152.x
- Wickramasinghe, L.P., Harris, S., Jones, G., Vaughan, N., 2003. Bat activity and species richness on organic and conventional farms: impact of agricultural intensification. *J. Appl. Ecol.* 40, 984–993. doi:10.1111/j.1365-2664.2003.00856.x
- Williams-Guillén, K., Olimpi, E., Maas, B., Taylor, P.J., Arlettaz, R., 2016. Bats in the Anthropogenic Matrix: Challenges and Opportunities for the Conservation of Chiroptera and Their Ecosystem Services in Agricultural Landscapes, in: *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*. Springer International Publishing, Cham, pp. 151–186. doi:10.1007/978-3-319-25220-9_6
- Williams-Guillén, K., Perfecto, I., Vandermeer, J., 2008. Bats limit insects in a neotropical agroforestry system. *Science* 320, 70. doi:10.1126/science.1152944
- Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clark, S.C., Bradbury, R.B., 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agric. Ecosyst. Environ.* 75, 13–30. doi:10.1016/S0167-8809(99)00064-X
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J.M., Olesen, J.M., Valido, A., Warren, P.H., 2005. Body size in ecological networks. *Trends Ecol. Evol.* 20, 402–409.
- Wordley, C.F.R., Sankaran, M., Mudappa, D., Altringham, J.D., 2017. Bats in the Ghats: Agricultural intensification reduces functional diversity and increases trait filtering in a biodiversity hotspot in India. *Biol. Conserv.* 210, 48–55. doi:10.1016/J.BIOCON.2017.03.026
- Wrbka, T., Erb, K.-H.H., Schulz, N.B., Peterseil, J., Hahn, C., Haberl, H., 2004. Linking pattern and process in cultural landscapes. An empirical study based on spatially explicit indicators. *Land use policy* 21, 289–306. doi:10.1016/j.landusepol.2003.10.012
- Wright, D.H., 1990. Human Impacts on Energy Flow through Natural Ecosystems, and Implications for Species Endangerment. *Ambio* 19, 189–194.
- Wright, D.H., 1983. Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. *Oikos* 41, 496–506. doi:10.2307/3544109
- Zupan, L., 2014. Au delà des espèces , comment protéger simultanément l 'histoire évolutive, le fonctionnement de écosystèmes et les services procurés par la nature. *Genoble*.
- Zupan, L., Labruyere, S., Cabeza, M., Georges, D., Maiorano, L., Mouchet, M., Renaud, J., Roquet, C., Lavorel, S., Thuiller, W., 2015. How does environment control the distribution of functional and phylogenetic diversity of European tetrapods .