HAL
open science

Contribution à l'analyse multiscalaire de l'anthropisation et de la naturalité en géographie de la conservation

Adrien Guetté

To cite this version:

Adrien Guetté. Contribution à l'analyse multiscalaire de l'anthropisation et de la naturalité en géographie de la conservation. Géographie. Université de Nantes, 2018. Français. NNT : . tel-01846283

HAL Id: tel-01846283

https://hal.science/tel-01846283v1

Submitted on 21 Jul 2018

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

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

UNIVERSITE BRETAGNE LOIRE

UNIVERSITÉ DE NANTES

Thèse de Doctorat

Adrien GUETTÉ

Mémoire présenté en vue de l'obtention du
grade de Docteur de l'Université de Nantes
sous le sceau de l'Université Bretagne Loire

École doctorale : *Sciences de la Mer et du Littoral (SML)*

Discipline : *Géographie physique, humaine, économique et régionale*

Unité de recherche : *UMR 6554 Littoral Environnement Télédétection Géomatique (LETG)*

Soutenue le *8 juin 2018*

Contribution à l'analyse multiscalaire de l'anthropisation et de la naturalité en géographie de la conservation

JURY

Rapporteurs :	**Laurent SIMON**, Professeur, Université de Paris I Panthéon-Sorbonne (Président du jury)
	Pascal MARTY, Professeur, École Normale Supérieure
Examinateurs :	**Isabelle LE VIOL**, Maître de conférences, Muséum National d'Histoire Naturelle
	Daniel VALLAURI, Docteur, WWF France
Directeur de Thèse :	**Marc ROBIN**, Professeur, Université de Nantes
Co-directeur de Thèse :	**Laurent GODET**, Chargé de recherche (HDR), CNRS, Université de Nantes

Sommaire

Remerciements p.7

Liste des publications p.9

Introduction générale p.11

PARTIE I. UNE ANTHROPISATION GLOBALE, ANCIENNE ET STRUCTURANTE p.29

Chapitre 1. Augmentation mondiale des pollutions lumineuses autour des aires protégées et dans les points chauds de biodiversité p.33

Chapitre 2. Mesurer la synanthropie des espèces et des communautés pour suivre les effets de l'urbanisation sur la biodiversité p.57

Chapitre 3. Anthropisation historique d'une zone humide : augmentation continue de l'emprise humaine par le bâti et les routes versus allers - retours temporels de la démographie p.85

PARTIE II. MÉTHODES DE QUANTIFICATION ET DE CARTOGRAPHIE DE L'ANTHROPISATION ET DE LA NATURALITÉ p.103

Chapitre 4. « Où sont les espaces non-anthropisés ? » Méthode de cartographie et de modélisation des pressions anthropiques cumulées en France p.107

Chapitre 5. « Naturalité » : concepts et méthodes pour la conservation de la nature p.149

Chapitre 6. Naturalité des schorres de la baie de l'Aiguillon : pour des schorres anciens et non fauchés p.177

Conclusion générale p.199

Références bibliographiques p.213

Table des figures p.233

Table des tableaux p.237

Table des matières p.239

Remerciements

Le travail de thèse présenté ayant fait l'objet d'un financement de contrat doctoral, je remercie en premier lieu le jury 2014 de l'école doctoral DEGEST qui a cru en ce projet. C'est grâce à Laurent Godet, a qui revient l'idée du sujet initial, que ce projet a pu être proposé. Je remercie ici Marc Robin d'avoir accepté d'assumer la co-direction de cette thèse.

Je remercie ensuite Pascal Marty et Laurent Simon, rapporteurs de la thèse, ainsi qu'Isabelle Le Viol et Daniel Vallauri, examinateurs, de me faire l'honneur de former mon jury.

Si on dit souvent que le travail de thèse est une expérience avant tout individuelle, je dérogerais à la règle car à l'image du présent manuscrit, mes trois années (et demie) sont marquées par un un travail quotidien avec Laurent Godet, ainsi que par différentes collaborations et aides extérieures.

Je pense tout d'abord aux membres de mon comité de suivi de thèse, Jérôme Fournier et Vincent Devictor, qui ont rythmé l'avancement de mon travail par leurs précieux conseils et encouragements. Je les en remercie chaleureusement.

J'adresse ensuite mes remerciements à l'ensemble des collègues qui ont contribué aux différents travaux présentés dans ce manuscrit : Emmanuel Joyeux, Pierre Gaüzère, Frédéric Jiguet, Vincent Devictor, Marc Robin, Jonathan Carruther-Jones, Steve Carver, Martin Juigner et Laurent Godet. Une part importante du travail présenté dans ce mémoire leur revient.

Ces trois dernières années sont également marquées par mon investissement au sein du groupe de travail *Wilderness et nature férale* de l'UICN, que j'ai eu la chance de rejoindre à partir de 2015. Je remercie Thierry Lefebvre et Jonathan Carruthers-Jones pour leur confiance. Je leur adresse toute mon amitié.

Je remercie également mes collègues de laboratoire pour tous les bons moments du quotidien. Je pense en particulier à Armelle Decaulne, Laurent Pourinet, Mohamed Maanan et surtout mes collègues doctorants, Pierre, Yannick, Marine, Baptiste, Marie E-B, Marie C, Laurie.

J'adresse ici un remerciement tout particulier à Martin Juigner, voisin de bureau, collègue, ami.

Je souhaite aussi remercier sincèrement Christèle Allès, Mohamed Maanan et Céline Chadenas, pour m'avoir confié la responsabilité de plusieurs enseignements pour les étudiants de géographie, d'histoire et de sciences.

Merci à Laurent pour la générosité sans limites dont il a fait preuve à mon égard. Peu de gens m'ont autant appris (et fait rire aussi). Merci infiniment !

Je remercie enfin mes proches d'avoir accepté sans jamais me le reprocher mes indisponibilités. Merci à ma famille, mes sœurs, Maud, Claire, mes parents, Chantal, Jean-Marie, mes plus proches amis, Olivier, Hugo.

Merci à Coralie, pour tout.

Liste des publications

Guetté A., Carruthers-Jones J., Robin M., Godet L., (2018) « Naturalité » : concepts et méthodes appliqués à la conservation de la nature. *Cybergeo: European Journal of Geography* [En ligne], Environnement, Nature, Paysage, document 856, URL : http://journals.openedition.org/cybergeo/29140

Guetté A., Juigner M., Robin M., Godet L., (2018) Worldwide increase in Artificial Light At Night around protected areas and within biodiversity hotspots. *Biological Conservation*, 223: 97-103

Guetté A., Robin M., Godet L., (2018) Historical anthropization of a wetland: steady encroachment by building and roads versus back and forth trends in habitat composition and demography. *Applied Geography*, 92: 41-49

Guetté A., Gaüzère P., Devictor V., Jiguet F., Godet L., (2017) Measuring the synanthropy of species and communities to monitor the effects of urbanization on biodiversity. *Ecological Indicators*, 79C: 139-154

Guetté A., Joyeux E., Corre F., Haie S., Godet L., (2016) Old and unmowed saltmarsh patches provide attractive habitats for breeding passerines. *Wetlands Ecology and Management*, 24-4: 477-493

Introduction générale

Dans un article publié le 13 novembre 2017 dans la revue *BioScience*, 15 364 scientifiques de 184 pays adressaient un avertissement à l'humanité : « Soon it will be too late to shift course away from our failing trajectory, and time is running out » (Bientôt, il sera trop tard pour modifier notre trajectoire défaillante, et le temps nous est compté) (Ripple *et al.* 2017). Ce message d'alerte est en fait le second puisque dès 1992 un premier avertissement avait été lancé par *The Union of Concerned Scientists*. Les 1 500 cosignataires de ce message craignaient déjà que l'humanité pousse les écosystèmes terrestres au-delà de leurs capacités à maintenir l'équilibre du vivant.

Un quart de siècle plus tard, à l'exception de la stabilisation du « trou » de la couche d'ozone, tous les indicateurs déjà alarmants en 1992 n'ont cessé d'évoluer négativement. Nous sommes entrés dans une période de crise de la biodiversité comparable aux grandes extinctions de masse recensées à l'échelle des temps géologiques et l'influence des humains sur toutes les composantes de la Terre est telle que l'on considère avoir fait irruption dans une nouvelle ère, celle de l'Homme : « l'Anthropocène » (Crutzen 2002).

Dans ce contexte, il est devenu urgent de tenter de quantifier et cartographier avec précision l'étendue d'une anthropisation des milieux devenue planétaire.

1. Contexte général

1.1. Crise de la biodiversité

C'est en 1996 que Leakey et Lewin publiaient l'ouvrage désormais célèbre *The Sixth Extinction : Patterns of Life and the Future of Humankind* inscrivant la crise de la biodiversité contemporaine au rang des 5 précédentes extinctions de masse recensées à l'échelle des temps géologiques (Ordovicien, Dévonien, Permien, Trias, Crétacé). Mais la singularité de la crise actuelle vient du rythme extrêmement rapide des extinctions d'espèces, cent à mille fois supérieur au rythme d'extinction naturel (Lawton et May 1995) et de son accélération récente depuis le début du XXe siècle. Au rythme d'extinction « normal », il aurait fallu entre 800 et 10 000 ans (selon les taxons) pour atteindre le nombre d'espèces éteintes recensées au cours du siècle dernier (Ceballos *et al.* 2015). Et l'extinction de masse est plus sévère encore lorsqu'elle est analysée à l'échelle des populations. Ceballos *et al.* (2017), de manière provoquante parlent d'un « anéantissement biologique » (biological annihilation) pour décrire la perte et le déclin des populations de vertébrés. Ils montrent qu'au-

delà de l'extinction globale des espèces, nous enregistrons actuellement un épisode de déclin très important de la taille et de la répartition des populations de vertébrés, et les auteurs prédisent des conséquences négatives en cascade sur le fonctionnement des écosystèmes. En parallèle de l'extinction des espèces et du déclin des populations, il faut ajouter une tendance à l'homogénéisation biotique des communautés qui se traduit notamment par le remplacement de quelques espèces « gagnantes » au détriment de nombreuses espèces « perdantes » (McKinney et Lockwood 1999). Bien souvent, les espèces les plus spécialistes sont « remplacées » par des espèces dites généralistes (e.g. Le Viol *et al.* 2012) conduisant à une homogénéisation des communautés que l'on peut mesurer par l'Indice de Spécialisation des Communautés (CSI) (Julliard *et al.* 2006). Le déclin actuel des espèces spécialistes à l'échelle mondiale pourrait à terme conduire à une homogénéisation fonctionnelle de l'ensemble de la biodiversité (Clavel *et al.* 2011).

1.2. Des causes anthropiques synergiques

Il y a déjà plus de trente ans que les causes principales de la crise de la biodiversité ont été identifiées. Il s'agit des fameux « quatre maux » : fragmentation des habitats, invasions biologiques, surexploitation des espèces et extinction en chaîne (Diamond 1984). Ces causes sont plus que jamais d'actualité puisque les résultats de l'étude « Evaluation des écosystèmes pour le millénaire » (Millennium Ecosystem Assessment) qui a réuni plus de 1 360 experts pour mesurer l'ampleur et les conséquences des modifications subies par les écosystèmes distinguent cinq principaux forçages anthropiques : les changements d'habitat, le changement climatique, les invasions d'espèces, la surexploitation des espèces et la pollution (Millennium Ecosystem Assessment 2005). De plus, ces forçages anthropiques ne montrent jusqu'à maintenant aucun signe de diminution voire, dépendamment des régions et des forçages, augmentent en intensité (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Nous savons par ailleurs que leurs effets s'exercent de manière « synergique », c'est-à-dire que l'effet total de plusieurs forçages simultanés est plus important que la simple addition des effets individuels (Brook *et al.* 2008).

1.3. L'anthropocène ou la reconnaissance du caractère global, systémique et irréversible des impacts humains sur la Terre ?

L'ampleur et l'intensité des pressions humaines exercées sur la planète sont telles que beaucoup d'auteurs ont adopté la notion d'anthropocène (étymologiquement, du grec « anthropos » : être humain et « kainos » : nouveau) pour désigner cette nouvelle période de domination globale des humains sur l'ensemble des composantes de la Terre (Vitousek *et al.* 1997).

Formalisée en 2002 par Paul Crutzen, prix Nobel de Chimie en 1995, dans son article « Géologie de l'humanité » (Geology of mankind), la notion d'anthropocène est en passe d'être officiellement reconnue comme une nouvelle époque géologique par la commission stratigraphique internationale. Certains travaux montrent que l'apparition de matériaux manufacturés dans les sédiments coïncide avec les pics mondiaux de retombées de particules provenant de combustions

d'énergies fossiles d'origine anthropique, rendant donc l'anthropocène stratigraphiquement distinct de l'holocène et des époques antérieures (Waters *et al.* 2016).

C'est dorénavant la datation du début de l'anthropocène qui fait principalement débat. Paul Crutzen (2002) par exemple propose la date symbolique de 1784 qui correspond au brevet de la locomotive à vapeur de James Watt et qui coïncide avec les analyses des glaces polaires dans lesquelles on observe une augmentation des concentrations en dioxyde de carbone et en méthane lors de cette fin de XVIIIe siècle. Mais le débat reste ouvert puisque de nombreuses dates sont régulièrement proposées à mesure de la découverte de nouveaux marqueurs. Quoi qu'il en soit, sur des temps plus récents, de nombreux indicateurs enregistrent une augmentation mondiale massive des activités humaines autour des années 1950. C'est notamment le cas de l'augmentation de la concentration de différents gaz à effet de serre dans l'atmosphère, de la population humaine, de la consommation d'eau, de fertilisants, de papier, du nombre de barrages, etc. (Steffen 2004). Cette période aujourd'hui désignée comme « la grande accélération » (The great acceleration) (Steffen *et al.* 2007, 2015) est selon les auteurs, de loin la meilleure candidate pour faire débuter l'anthropocène. Christophe Bonneuil et Jean-Baptiste Fressoz dans leur récent ouvrage intitulé « l'évènement anthropocène » (2013) proposent une synthèse richement documentée des connaissances scientifiques qui atteste de l'avènement de cette nouvelle époque.

L'anthropocène est ainsi caractérisé par la dimension globale des effets des activités humaines. C'est aussi l'irréversibilité et le caractère systémique des changements d'origine anthropique qui sont souvent avancés pour définir cette nouvelle époque.

L'anthropocène est l'affirmation des imbrications systémiques de la société et de la nature au point qu'il est devenu difficile, pour ne pas dire impossible, d'identifier si une conséquence est le fait d'une action humaine ou naturelle. Cette nouvelle approche systémique impose nous dit-on une réflexion des changements globaux qui s'affranchit de la dichotomie Homme – Nature. Mais pour Bruno Latour (2014), l'irruption du concept d'anthropocène, proposé par les sciences dures qui sont habituellement indifférentes aux tours et détours des humanités, pointe le retard des sciences sociales à penser le monde par-delà nature et culture. L'anthropologue Philippe Descola (2005) a montré que ce dualisme nature – culture n'était en rien universel et propose d'adopter une des trois ontologies qu'il a étudiées : l'animisme, le totémisme ou l'analogisme. Si la proposition peut être vue comme une utopie stimulante, il est peu probable qu'elle s'impose en occident.

En attendant, le risque d'adopter sans nuances la notion d'anthropocène comme la validation d'un nouveau monde systémique, constitué uniquement d'éléments hybrides (ni naturels, ni culturels), est d'occulter la variabilité d'intensité des pressions anthropiques qui s'exercent sur les milieux naturels. Car s'il n'existe que très peu ou plus d'espaces vierges d'influence humaine, on peut reconnaitre que les effets des activités humaines sur les milieux peuvent prendre des formes très différentes. Par exemple, la portion de forêt amazonienne habitée par les Achuar est certes un espace que l'on peut considérer comme « anthropisé » mais qui ne ressemble pourtant en rien à l'anthropisation des villes européennes.

L'anthropocène est également souvent caractérisé par l'irréversibilité des changements globaux dont les traces sont désormais inscrites dans les roches et le climat de la planète. Les pollutions, les changements d'occupation du sol à larges échelles, les extinctions d'espèces causées directement et indirectement par les humains sont autant d'exemples de changements environnementaux d'origine anthropique qui semblent irréversibles. Il convient tout de même de distinguer deux formes d'irréversibilité des impacts anthropiques : l'irréversibilité temporelle et l'irréversibilité fonctionnelle. L'irréversibilité temporelle peut être associée à la notion d'état passé ou à celle d'état de référence très souvent utilisée en écologie de la restauration. En ce sens, il est clair que toute tentative de retour à un état passé après un changement d'origine anthropique sera vaine. L'irréversibilité temporelle ne doit pas être confondue avec l'irréversibilité fonctionnelle. Même après un changement d'origine anthropique, de nouvelles dynamiques peuvent se remettre en place et présenter un intérêt pour la biodiversité. Des processus d'ensauvagement, de féralisation, de naturalisation peuvent ainsi constituer des formes de réversibilité fonctionnelle y compris dans des espaces ayant subi d'importantes modifications d'origines anthropiques.

La notion d'anthropocène offre un cadre de recherche interdisciplinaire stimulant. Les trois qualificatifs de global, systémique et irréversible qui sont souvent utilisés pour caractériser les effets des activités humaines brossent un tableau noir certes incontestable mais qui mérite d'être questionné et exploré.

Ainsi, derrière les effets globaux des activités humaines sur la planète, peut-on distinguer différentes formes et degrés de pressions en interrogeant des échelles spatiales et temporelles variées ?

Au-delà du caractère systémique des actions et rétroaction des activités humaines sur la biodiversité, peut-on identifier des « réponses » particulières de la biodiversité aux différentes formes d'anthropisation ?

Et enfin, dépassant l'approche statique et temporelle de l'irréversibilité, peut-on caractériser des processus permettant une réversibilité fonctionnelle de certains milieux par le desserrage de l'étau anthropique ?

Ces questionnements appellent des approches et disciplines variées. Nous verrons comment les approches scalaires couplées aux outils cartographiques peuvent proposer des éléments de réponse.

1.4. Diversité des indicateurs et des approches scalaires pour cartographier l'anthropisation et la naturalité

Depuis la démocratisation des Systèmes d'Information Géographique dans les années 1980, la littérature scientifique relative aux cartographies d'anthropisation et leurs pendants, les cartographies de naturalité, n'ont cessé de se développer. La publication récente de l'ouvrage Mapping Wilderness (Carver et Fritz 2016) montre bien l'intérêt croissant porté par les scientifiques à la

spatialisation des marques d'anthropisation et de naturalité. On observe cependant une grande diversité d'approches mobilisées.

C'est à partir du milieu des années 1980 qu'apparaissent les premières cartographies de l'empreinte humaine. McCloskey et Spalding (1989), publient une cartographie issue d'un inventaire des espaces de wilderness, définis comme les grands espaces non développés toujours façonnés par les forces de la nature. Le résultat de leur étude montre qu'un seul tiers de la surface terrestre mondiale peut être dorénavant considéré comme sauvage. S'il s'agit pour les auteurs d'un message d'alerte, ce travail propose une dé-globalisation du phénomène d'anthropisation planétaire. L'anthropisation est appréhendée dans sa profondeur spatiale et les auteurs proposent une première distinction entre les espaces anthropisés et ceux qui ne le sont pas, les espaces de wilderness.

Cette première approche permet de passer d'une évaluation holistique de l'anthropisation (par exemple, la concentration moyenne de CO_2 dans l'atmosphère) à une vision spatialisée de l'anthropisation.

Vingt ans plus tard, en 2002, c'est la désormais célèbre carte mondiale de « l'empreinte humaine et le reste du sauvage » (The human footprint and the last of the wild) qui est publiée par Eric Sanderson *et al.* (2002) du CIESIN dans la revue *BioScience*. Les auteurs utilisent une agrégation de critères : la densité de population, la transformation des habitats, l'accessibilité humaine et la présence d'infrastructures électriques. L'originalité de cette nouvelle approche vient donc du caractère multicritère de la quantification des pressions anthropiques. Le résultat cartographique est proposé sous forme de huit catégories qui représentent une évaluation quantitative de l'influence de l'Homme sur l'espace terrestre.

Par la décomposition de l'empreinte humaine en différents indicateurs d'évaluation, cette nouvelle approche offre la possibilité de caractériser l'anthropisation sous différents angles. Un même espace peut être considéré comme anthropisé ou non selon l'indicateur retenu. Le travail de Sanderson *et al.* met en lumière des grands patrons spatiaux d'anthropisation à l'échelle mondiale mais échoue cependant à restituer des résultats appropriables à une échelle territoriale.

Ces cartographies multicritères ont été déclinées depuis à différentes échelles spatiales. Woolmer *et al.* (2008) par exemple proposent d'affiner la résolution spatiale de la cartographie de Sanderson *et al.* en appliquant cette même méthodologie sur une emprise spatiale spécifique et en mobilisant les données les plus précises disponibles. Le résultat est une carte de l'empreinte humaine de l'écorégion des Appalaches nordiques et de l'Acadie à une résolution de 90 m. Par comparaison avec le résultat proposé par Sanderson *et al.* donné à une résolution d'un 1 km, les auteurs montrent une similarité des modèles spatiaux d'influence humaine. Cependant, à mesure que la comparaison porte sur des emprises spatiales de plus en plus fines, l'indice d'influence humaine de Sanderson *et al.* est systématiquement supérieur à l'indice mesuré à partir des données fines. Pour les auteurs, il s'agit de la preuve de la nécessité d'affiner la résolution spatiale des cartographies d'influence humaine car derrière un espace considéré comme fortement anthropisé à large échelle,

peuvent se cacher des enjeux de conservation qui ne peuvent être identifiés qu'à une échelle fine d'analyse.

Un reproche récurrent des cartographies d'anthropisation est le manque de nuance dans l'appréciation des pressions humaines conduisant à des restitutions trop binaires ou catégorielles. Pourtant, dès 1985, Lesslie et Taylor (1985) développent le concept de « wilderness continuum » qui propose de mesurer la nature sauvage le long d'un gradient relatif continu. Mais il faut attendre les années 2000 pour que le concept soit repris et appliqué ailleurs qu'en Australie. Steve Carver et ses collègues du *Wildland Research Institute* ont par exemple appliqué le concept de continuum de wilderness pour cartographier un gradient de sauvage (wild) en Ecosse (Carver *et al.* 2012), ou encore le caractère sauvage (wilderness character) de la vallée de la Mort aux Etats-Unis (Carver *et al.* 2013). C'est en utilisant de nombreux indicateurs de pression humaine que les auteurs parviennent à affiner la quantification et représenter tout le spectre du gradient de pression humaine. Ils combinent un affinement de la résolution spatiale des résultats cartographiques et un affinement de la quantification du degré de sauvage par l'utilisation d'une échelle relative comprise entre 0 (optimal) à 255 (totalement dégradé).

Enfin, certains auteurs proposent d'appréhender l'anthropisation avec une profondeur historique par la reconstitution des dynamiques temporelles de pressions humaines. Ellis *et al.* (2010) par exemple ont cartographié les transformations anthropiques à l'échelle mondiale de 1700 à 2000 grâce aux données HYDE. Le jeu de données HYDE développé par l'agence néerlandaise d'évaluation environnementale compile différentes séries temporelles d'indicateurs de pressions anthropiques. Ces évaluations peuvent être également affinées, sur des périodes temporelles plus récentes. Le recul que nous avons dorénavant sur les premières cartographies d'empreinte humaine permet de mesurer des dynamiques spatio-temporelles de l'empreinte humaine. Venter *et al.* (2016) ont mis à jour la carte de l'empreinte humaine de Sanderson *et al.* afin de mesurer et cartographier 16 ans d'évolution de l'empreinte humaine à l'échelle mondiale. Bien qu'ils constatent une augmentation de 9% de cette empreinte, les auteurs pointent des modèles spatiaux d'évolution singuliers. Certains secteurs, notamment les espaces à forts enjeux de conservation pour la biodiversité connaissent une forte augmentation des pressions humaines alors que sur d'autres secteurs ces mêmes pressions semblent diminuer. La mise en évidence de modèles spatio-temporels d'anthropisation permet ainsi de croiser ces dynamiques de pressions humaines avec différents indicateurs de biodiversité. En affinant l'échelle spatiale, certains auteurs explorent les liens entre dynamique temporelle d'anthropisation et enjeux de conservation pour la biodiversité. Tapia-Armijos *et al.* (2017) par exemple ont testé la capacité des aires protégées à contenir l'évolution de l'indice d'empreinte humaine au sud de l'Equateur.

Comme nous venons de le voir, la littérature relative à la quantification et la cartographie de l'anthropisation propose des approches variées en matière d'échelle spatiale, d'échelle temporelle et d'indicateurs de pressions anthropiques. De manière synthétique et schématique, la diversité de

ces approches peut être représentée de quatre manières (figure 0.1) :

(i) une diversité de représentation : concevoir l'anthropisation de manière holistique ou spatialisée ?

(ii) une diversité de mode d'évaluation : utiliser des critères synthétiques ou des combinaisons de critères ?

(iii) une diversité de précision en matière de (a) résolution spatiale : fine et petite échelle ou large et grande échelle ; (b) mesure : quantifier l'anthropisation de manière binaire, catégorielle ou sur une échelle continue ?

(iv) une diversité de profondeur historique : appréhender l'anthropisation dans sa forme dynamique ou à l'instant *t* ?

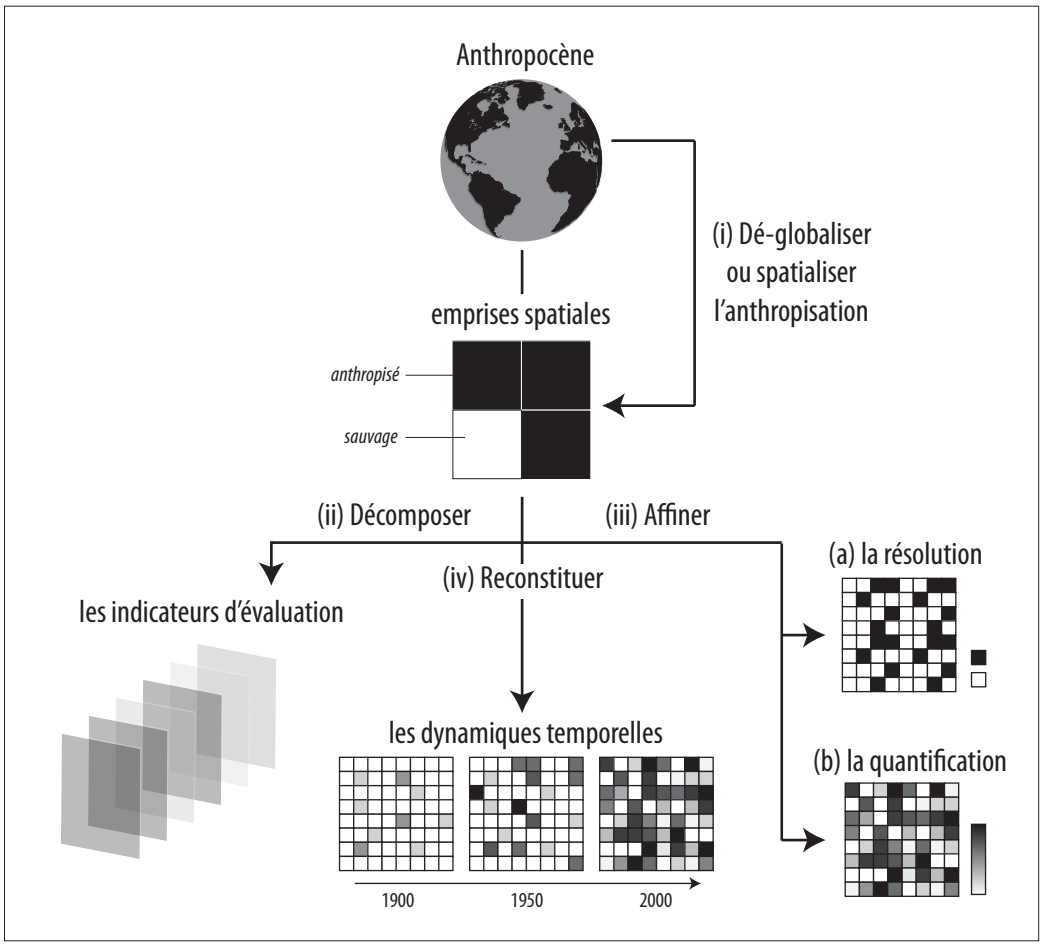


Figure 0.1. Schéma synthétique des approches de quantification et de cartographie de l'anthropisation.

Il ne s'agit évidemment pas d'affirmer qu'une approche est meilleure qu'une autre. L'étude de l'anthropisation ne doit pas se limiter à un indicateur ou un bouquet d'indicateurs particuliers, de même qu'une échelle spatiale et temporelle d'analyse ne doit pas être exclusive. C'est la diversité

des approches de quantification et de cartographie qu'il convient de privilégier.

L'étude des effets des formes d'anthropisation sur la biodiversité n'en est qu'à ses débuts et nous faisons l'hypothèse que c'est en explorant la diversité des combinaisons d'échelles spatiales, de résolutions, d'indicateurs de pressions anthropiques, de profondeurs historiques que l'on permettra de (i) mieux caractériser les formes d'anthropisation à l'œuvre et leurs effets sur la biodiversité et (ii) distinguer les combinaisons d'approches pertinentes pour améliorer le suivi de l'anthropisation.

La documentation de formes spatio-temporelles de pressions anthropiques en lien avec la biodiversité et le développement d'approches multiscalaires de quantification et de cartographie de l'anthropisation constituera l'objectif principal du travail présenté.

2. Objectifs : documenter des formes spatio-temporelles de pressions anthropiques qui s'exercent sur la biodiversité puis développer des approches multiscalaires de quantification et de cartographie de l'anthropisation et de la naturalité.

Les deux objectifs principaux de ce travail de thèse correspondent aux deux parties du manuscrit. Il s'agit de :

(i) documenter la répartition spatiale et la dynamique temporelle de différentes pressions anthropiques à trois échelles spatiales emboitées et (ii) développer des concepts et méthodes cartographiques pour améliorer le suivi de l'évolution de l'anthropisation à l'échelle régionale et de la naturalité à l'échelle territoriale, dans une démarche de recherche appliquée.

2.1. Comment caractériser la répartition, la dynamique temporelle et l'intensité des pressions humaines qui s'exercent sur les milieux naturels et la biodiversité à différentes échelles d'espace et de temps ?

1 | Cartographier la répartition spatiale et la dynamique temporelle des lumières artificielles de nuit à l'échelle mondiale pour évaluer comment l'anthropisation s'étend par rapport aux espaces à forts enjeux de conservation pour la biodiversité. (Guetté *et al.* sous-presse).

Dans un premier temps, nous explorerons la répartition mondiale des pressions anthropiques en lien avec les espaces à forts enjeux de conservation pour la biodiversité. A partir de l'indicateur « Lumières Artificielles de Nuit » qui renseigne de façon simple la présence humaine à l'échelle planétaire, nous mesurerons comment cette pression se distribue et évolue au cours de deux décennies par rapport aux aires protégées et aux points chauds de biodiversité.

2 | Confronter la répartition du bâti avec la distribution spatiale et la dynamique temporelle des oiseaux communs pour tester l'effet structurant de l'anthropisation sur la biodiversité. (Guetté *et al.* 2017).

L'urbanisation est considérée comme un des plus importants changements d'occupation du sol ayant de multiples effets négatifs sur la biodiversité. Cependant, la quantification de la réponse de la biodiversité à l'urbanisation reste encore largement à documenter. En confrontant la cartographie exhaustive du bâti à l'échelle de la France métropolitaine à la distribution spatiale et la dynamique temporelle des oiseaux communs, nous mesurerons les effets structurant de l'urbanisation sur la biodiversité.

3 | Reconstituer l'évolution de différentes composantes de l'anthropisation à l'échelle d'un territoire pour documenter un processus historique d'empiètement anthropique sur une zone humide. (Guetté *et al.* 2018).

Nous documenterons enfin, à fine résolution spatiale un processus d'anthropisation dans sa profondeur historique et à l'échelle d'un territoire. A partir de cartes anciennes, nous reconstituerons la dynamique spatiale et temporelle de la démographie, des routes et du bâti sur trois siècles, dans la zone humide du Marais Poitevin. Nous comparerons ensuite ces tendances avec celles des changements d'occupation du sol pour tester si la seule prise en compte des changements d'occupation du sol est suffisante pour évaluer l'anthropisation d'un territoire.

2.2. Quels sont les concepts et méthodes mobilisables en géographie de la conservation pour quantifier et cartographier l'anthropisation et la naturalité ?

4 | Développer une méthode de cartographie multicritère pour identifier les espaces à faibles pressions anthropiques cumulées en France.

Si l'anthropisation à l'échelle de la France métropolitaine est connue pour être intense et ancienne, les outils de quantification et de cartographie des pressions anthropiques contemporaines restent insuffisamment développés. A partir de l'ensemble des données homogènes et disponibles d'anthropisation à l'échelle de la France, une méthode de cartographie multicritère sera proposée permettant d'identifier les espaces où les pressions anthropiques cumulées sont les plus faibles et d'initier un suivi cartographique de l'anthropisation.

5 | Définir le concept de naturalité dans une perspective de quantification et de cartographie à des fins de conservation de la nature à l'échelle des territoires. (Guetté *et al.* en révision).

Quantifier la naturalité d'un espace par soustraction des pressions anthropiques n'est ni théoriquement ni méthodologiquement satisfaisant. Souvent polysémique, le concept de naturalité souffre d'un manque de définition et son utilisation pour établir des cartographies est encore marginale. A partir d'une revue de la littérature internationale et francophone, nous tenterons de distinguer plusieurs facettes de la naturalité. Nous proposerons ensuite une méthode de cartographie de ces facettes, que nous appliquerons au territoire du Marais Poitevin.

6 | Tester les effets de la naturalité sur la biodiversité à l'échelle d'un habitat. (Guetté *et al.* 2016).

Après avoir exploré plusieurs effets négatifs de l'anthropisation sur la biodiversité, nous testerons si certaines formes de naturalité peuvent avoir des effets positifs sur la biodiversité. A l'échelle fine d'un habitat (les schorres, appelés aussi « prés salés »), nous déclinerons premièrement plusieurs indicateurs de naturalité dont nous testerons ensuite l'influence sur la distribution spatiale des passereaux nicheurs en baie de l'Aiguillon.

3. Contenu du manuscrit

3.1. Lectures scalaire, thématique et logique

Les chapitres présentés dans ce manuscrit peuvent être appréhendés selon différents angles de lecture. Pour simplifier la désignation des six chapitres, les titres courts (tableau 0.1) seront utilisés afin d'éviter la répétition des titres complets.

Tableau 0.1. Correspondance entre les titres complets des chapitres présentés successivement dans le manuscrit et leurs titres courts associés.

Titre court	Titre complet
ALAN (pour « Artificial Light At Night »)	Augmentation mondiale des lumières artificielles de nuit autour des aires protégées et dans les points chauds de biodiversité.
Synanthropie	Mesurer la synanthropie des espèces et des communautés pour suivre les effets de l'urbanisation sur la biodiversité.
Anthropisation historique	Anthropisation historique d'une zone humide : augmentation continue de l'emprise humaine par le bâti et les routes versus allers –retours temporels de la démographie.
Pressions Anthropiques Cumulées (PAC)	« Où sont les espaces les moins anthropisés ? » Méthode de cartographie et de modélisation des pressions anthropiques cumulées en France.
Naturalité	« Naturalité » : concepts et méthodes appliqués à la conservation de la nature.
Habitat	Naturalité des schorres de la baie de l'Aiguillon : pour des schorres anciens et non fauchés

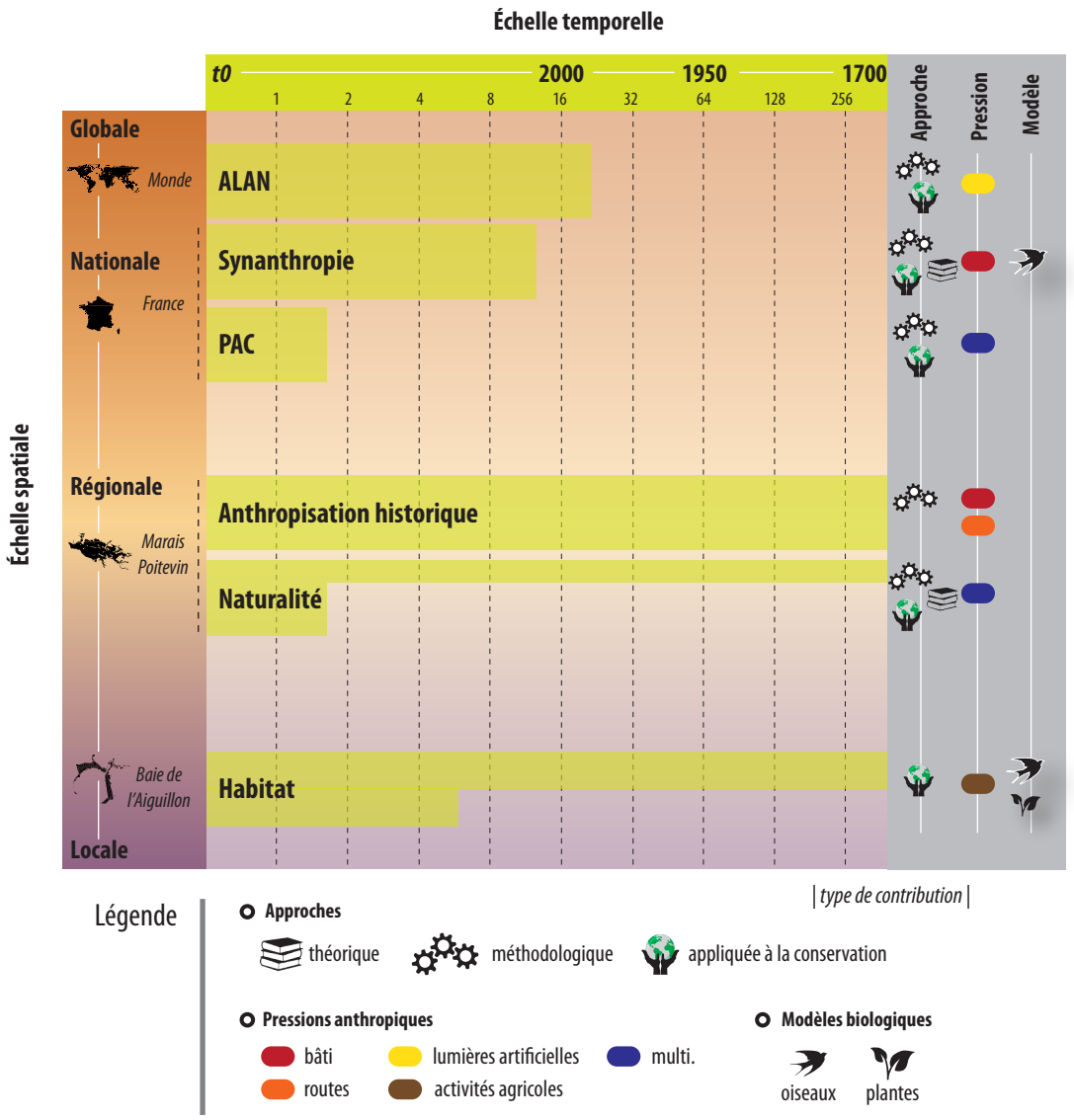


Figure 0.2. Schéma des trois angles de lectures des six chapitres du manuscrit.

Trois angles de lecture seront présentés à suivre : une première lecture scalaire, une thématique et une logique.

La lecture logique correspond à une lecture des chapitres de manière à répondre aux objectifs généraux qui ont été dégagés précédemment (section 2 *objectifs*). De cette manière chaque chapitre propose une contribution permettant d'alimenter les deux questionnements principaux (2.1 et 2.2). C'est cette organisation qui a été retenue dans le présent manuscrit (voir sommaire).

Toutefois, la diversité des échelles spatiales et temporelles étudiées permet également une lecture scalaire des contributions. Chaque chapitre correspond à une combinaison spécifique d'échelle spatiale et de profondeur historique (figure 0.2).

Une première lecture spatiale permet de distinguer trois niveaux d'échelle. Une petite échelle tout d'abord dans laquelle nous incluons « ALAN » dont l'emprise spatiale est mondiale. « Synanthropie » et « pressions anthropiques cumulées » relèvent aussi de cette petite échelle

puisque les deux chapitres portent sur l'emprise de la France métropolitaine. Le premier traite de l'influence de l'urbanisation sur la biodiversité dans une approche de macro écologie. Le second s'intéresse aux grands espaces à faible niveau d'anthropisation que l'on peut distinguer à large échelle.

A une échelle plus grande, nous pouvons regrouper ensuite « anthropisation historique » et « naturalité » dans lesquels l'anthropisation et la naturalité sont étudiées sous l'angle à la fois du paysage notamment par l'utilisation des outils de l'écologie du paysage et sous l'angle du territoire, dans le sens du territoire d'intervention des acteurs. Ces deux chapitres concernent l'espace du Marais Poitevin que l'on désignera soit comme la zone humide du Marais Poitevin, paysage homogène que forme la zone humide, soit comme le territoire du Marais Poitevin lorsque l'on parlera de l'espace de gestion et d'intervention approprié par les acteurs. Enfin le dernier niveau d'échelle spatiale correspond à l'échelle de l'habitat naturel qui est caractérisé par une cohérence écosystémique. Le chapitre « habitat » qui s'intéresse aux prés salés de la baie de l'Aiguillon relève de cette échelle spatiale.

Une lecture par échelle de temps peut permettre de distinguer les contributions qui relèvent spécifiquement de l'étude d'une dynamique temporelle (diachronique), des chapitres qui mobilisent des données anciennes et les chapitres sans dimension temporelle. Puisque la dimension temporelle des processus d'anthropisation constitue un des aspects privilégiés dans le travail présenté, trois chapitres relèvent de quantifications diachroniques : « ALAN » mesure l'évolution des lumières artificielles de nuit sur 20 ans ; « synanthropie » quantifie les dynamiques temporelles des oiseaux communs depuis 2001 et « anthropisation historique » documente l'évolution historique de la population, des routes et du bâti du début du XVIIIe siècle à aujourd'hui.

Les chapitres « naturalité » et « habitat » mobilisent quant à eux des données anciennes sans que les études présentées portent spécifiquement sur la dynamique temporelle. Dans les deux contributions, c'est l'ancienneté des habitats, c'est-à-dire la continuité temporelle des milieux qui est mesurée pour qualifier la naturalité d'un territoire dans naturalité et tester l'influence de celle-ci sur la biodiversité dans habitat. Le chapitre « pressions anthropiques cumulées » est la seule contribution qui ne soulève pas d'approche temporelle de l'anthropisation. C'est l'exhaustivité des indicateurs de pressions anthropiques associée à une petite échelle spatiale qui est privilégiée.

Enfin une lecture thématique du manuscrit distingue les contributions qui relèvent d'une approche théorique (ou conceptuelle), d'une approche méthodologique et d'une approche appliquée en conservation de la nature. Les trois approches ne sont cependant pas exclusives et en raison du modèle de thèse « sur articles » privilégié ici, on retrouvera selon les chapitres des combinaisons d'approches dans des proportions variées (figure 0.3).

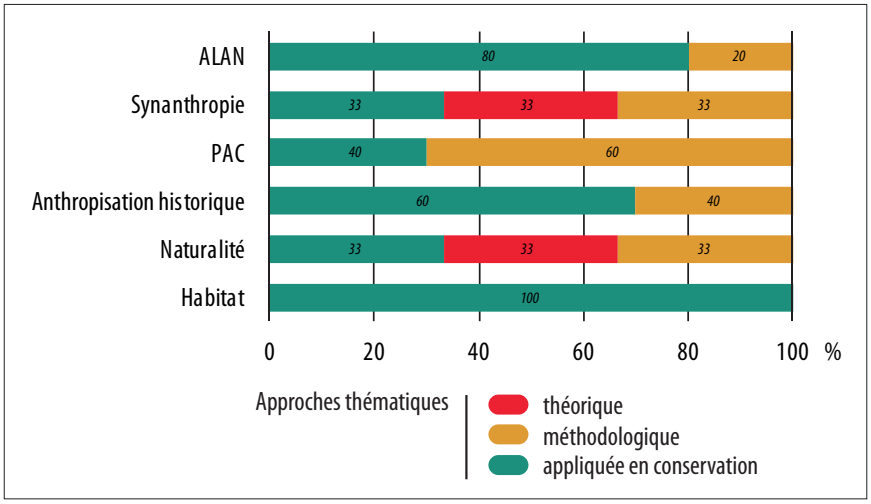


Figure 0.3. Graphique des combinaisons d'approches thématiques mobilisées par chapitre.

3.2. Sites étudiés et matériel mobilisé

3.2.1. Emboîtement scalaire des sites d'étude

Les contributions présentées dans ce manuscrit proposent des études de cas de processus d'anthropisation qui relèvent de différentes emprises spatiales. Ce sont tour à tour, de la plus petite emprise à la plus large, les schorres de la baie de l'Aiguillon, la zone humide du Marais Poitevin, le territoire couvert par la France métropolitaine, les écorégions terrestres et l'ensemble des terres émergées qui sont étudiés. Si tous ces sites d'étude sont présentés en détail dans chaque contribution, nous en proposons ici une compilation synthétique.

L'anthropisation est dans un premier temps explorée dans sa dimension globale. C'est la surface terrestre mondiale (hors Antarctique), hors océans qui est étudiée, soit environ 135 292 000 km². Une première déclinaison scalaire est opérée à l'échelle des écorégions terrestres (Olson *et al.* 2001) (figure 0.4-A) qui constituent une subdivision de la surface terrestre en fonction de critères biogéographiques. Celles-ci sont définies comme des « unités relativement importantes de terres contenant un assemblage distinct de communautés et d'espèces naturelles, avec des limites qui se rapprochent de l'étendue originelle des communautés naturelles avant les grands changements d'utilisation du sol ». Nous nous sommes spécifiquement intéressés aux six principales écorégions : australasienne (AA), afrotropicale(AT), indomalaise (IM), néarctique (NA), néotropicale(NT) et paléarctique (PA).

Deux contributions s'intéressent à la France métropolitaine. Ces travaux concernent une emprise spatiale de 551 695 km² (surface géodésique) (figure 0.4-B) relevant du territoire français. Le choix de l'emprise se justifie par l'homogénéité des données d'anthropisation disponibles à cette échelle et par les applications possibles en matière de politique de conservation de la nature qui découlent des résultats présentés.

Deux autres études portent sur le territoire du Marais Poitevin (figure 0.4-C). Il s'agit de la plus vaste zone humide de France, après la Camargue et la première du littoral atlantique français. La zone humide s'étend sur trois départements (Vendée (66,5%), Charente-Maritime (22,5%) et Deux-Sèvres (8%)) et deux régions (Pays de la Loire et Nouvelle Aquitaine). C'est la délimitation officielle fixée par le forum des Marais Atlantiques (Forum des Marais Atlantiques et Conservatoire du Littoral 1999) qui a constitué l'emprise de référence. Selon les approches développées, nous avons étudié soit la zone humide à laquelle a été ajoutée la baie de l'Aiguillon (102 234 ha) soit la zone humide intégrée dans son pourtour de 500 m (140 542 ha).

Enfin, un dernier travail s'est intéressé aux schorres (ou prés salés) de la baie de l'Aiguillon (figure 0.4-D). La baie de l'Aiguillon forme la partie résiduelle d'un vaste golfe marin dit « des Pictons » aujourd'hui comblé et occupé par le Marais Poitevin (Verger 2009). La baie couvre une superficie d'environ 5 000 ha, au sein desquels nous pouvons distinguer 3 700 ha de slikkes et 1000 ha de schorres, ce qui en font les deuxièmes plus vastes de France, après les schorres de la baie du Mont-Saint-Michel. Les schorres sont définis comme les parties végétalisées des hauts estrans (Adam 1999).

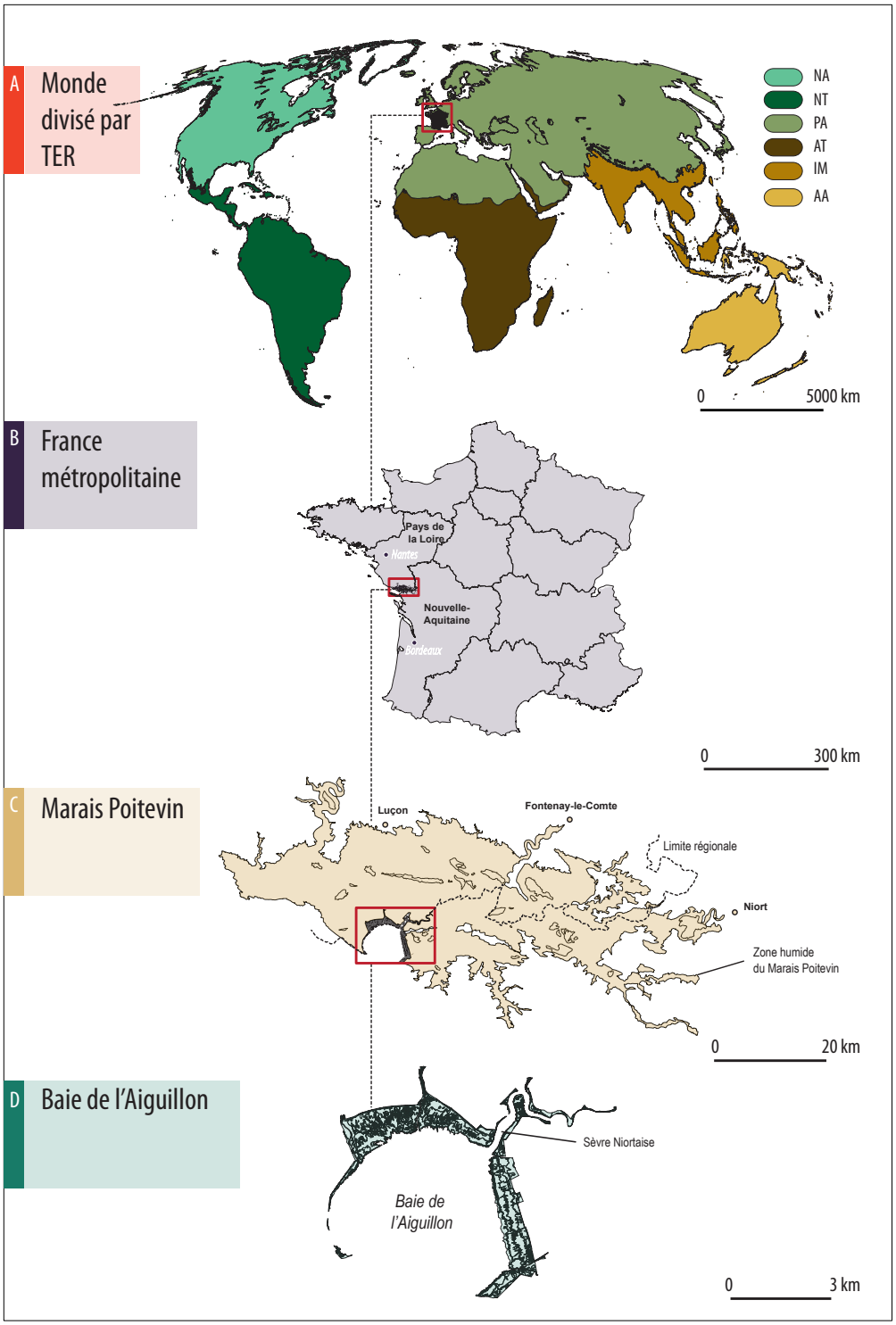


Figure 0.4. Emboitement scalaire des sites étudiés, de la plus large à la plus petite emprise (A) l'emprise mondiale subdivisée en écorégions terrestres (TER), (d'après Olson *et al.* 2001) ; (B) l'emprise de France métropolitaine ; (C) la zone humide du Marais Poitevin et (D) les schorres de la baie de l'Aiguillon.

3.2.2. Données mobilisées

Un grand nombre de données ont été mobilisées dans les travaux présentés. Nous proposons dans le paragraphe à suivre une présentation succincte de l'ensemble d'entre elles. Nous illustrons ensuite leur temporalité en matière d'emprise temporelle (période couverte) et de périodicité (fréquence des données) (figure 0.5). Pour une présentation plus précise de chaque donnée, nous proposons au lecteur de se reporter aux sections « matériels et méthodes » des différents chapitres.

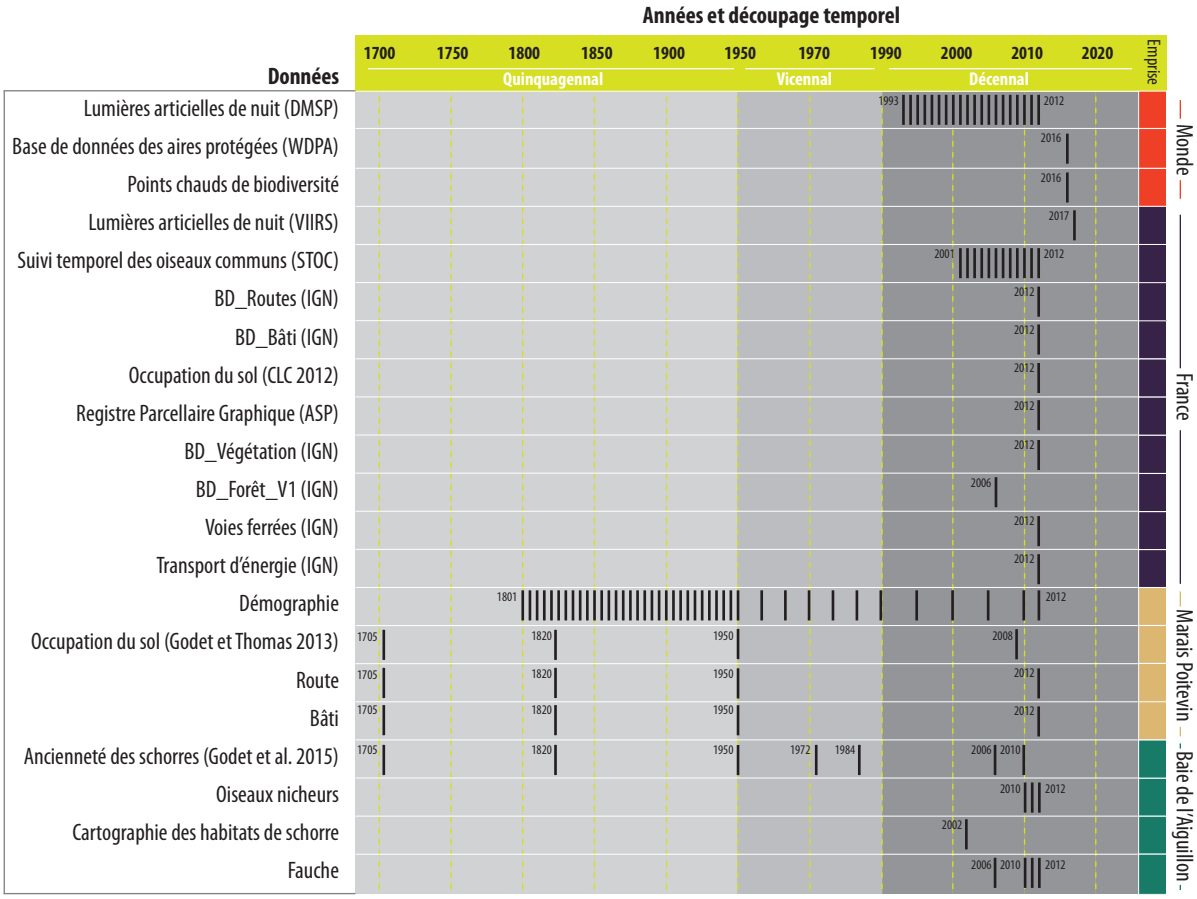


Figure 0.5. Représentation temporelle de l'ensemble des données mobilisées dans le manuscrit de thèse. Chaque barre noire représente une donnée annuelle, reliée à son emprise spatiale.

Deux types de données de lumières artificielles de nuit ont été utilisés. Les données DMSP-OLS et VIIRS, toutes les deux mises à disposition gratuitement par la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration). Plus précisément, nous avons premièrement utilisé le jeu de données DMPS intercalibré par Zhang *et al.* (2016) à partir des DMSP-OLS version 4. La série temporelle comprend des données issues de six satellites qui couvrent 20 ans d'acquisition, de 1993 à 2012. Les données brutes correspondent à la moyenne annuelle de lumière stable, étalonnées de 0 (pas de lumières artificielles) à 63 (valeur à laquelle les capteurs saturent). Les données finales ont une résolution de 30 arcs seconde (équivalent à 1 km à l'équateur) et s'étendent de – 180 à 180 degrés de longitude et de – 65 à 75 degrés de latitude.

Les données de la suite radiométrique d'imagerie infrarouge visible (Visible Infrared Imaging Radiometer Suite, (VIIRS)) ont été utilisées. Ces données sont des images composites générées sur la base des moyennes mensuelles de radiance. Les données sont préalablement filtrées pour exclure les lumières parasites, la foudre, la lumière produite par la lune et les nuages (Mills *et al.* 2013).

Nous avons utilisé la base de donnée mondiales des aires protégées (world database of protected areas) (WDPA) de décembre 2016.

Pour les points chauds de biodiversité (Biodiversity Hotspots), nous nous sommes servis de la base de données de The Critical Ecosystem Partnership Fund en version 2016.1. (http://www.cepf.net/resources/hotspots/Pages/default.aspx).

Pour évaluer la synanthropie des oiseaux à l'échelle de la France, nous avons utilisé la base de données issue de l'inventaire STOC (Suivi Temporel des Oiseaux Communs) qui est un programme de suivi standardisé (Jiguet *et al.* 2012) initié en France en 2001.

Concernant les données des infrastructures du territoire français, la plupart d'entre elles sont extraites de la base de données BD TOPO® de l'Institut Géographique National (IGN) (IGN 2011). Précisément, nous avons mobilisé les données de routes (BD Route), de bâti (BD Bâti), de végétation naturelle et semi-naturelle (BD Végétation), des voies ferrées (BD Voies Ferrées), des réseaux de transport d'énergie (BD Transport énergie) ainsi que les données administratives (BD Administrative).

La base de données Corine Land Cover (CLC) a servi pour différentes parties du travail. CLC est une base de données européenne d'occupation biophysique des sols qui couvre de façon homogène 39 états. Nous l'avons utilisée dans sa version 2012 qui est à ce jour la plus récente.

Pour qualifier l'occupation agricole du sol, le Registre Parcellaire Graphique (RPG) a été utilisé. Le RPG est une base de données géographique servant de référence à l'instruction des aides de la politique agricole commune. Dans la version de 2012 que nous avons exploitée, la base contient des données graphiques à l'échelle des îlots parcellaires au 5 000ème et renseigne de l'utilisation agricole principale parmi 28 classes. Les données du RPG sont produites par l'agence de services et de paiement. Pour une description plus complète, on peut se référer à Cantelaube et Carles (2014).

A l'échelle nationale, nous avons utilisé la base de données BD Forêt version 1.0 de l'IGN. Cette base de données géographique décrit les formations végétales forestières et naturelles pour les éléments de plus de 2,25 ha. Pour une description complète, on peut se référer à IGN (2016).

Les données démographiques des communes de 1801 à 2012 du Marais Poitevin ont été tirées du site « Territoire et population, deux siècles d'évolution. Des villages de Cassini aux communes d'aujourd'hui » de l'École des Hautes Études en Sciences Sociales. (http://cassini.ehess.fr/cassini/fr/html/index.htm).

Les données de l'évolution de l'occupation du sol du Marais Poitevin entre 1705 et 2008 sont

tirées du travail mené par Godet et Thomas (2013).

Les données d'ancienneté des schorres de la baie de l'Aiguillon sont quant à elles extraites d'un précédent travail de Godet *et al.* (2015).

Le travail réalisé à partir des cartes anciennes du Marais Poitevin a permis de créer les données d'évolution des routes et du bâti entre 1705 et 2014. Celles-ci sont présentées en détail dans la publication Guetté *et al.* (2018).

L'inventaire des passereaux nicheurs de la baie de l'Aiguillon pour les années 2010, 2011 et 2012 a été mené par les agents de la réserve naturelle nationale de la baie de l'Aiguillon selon un protocole d'étude standardisé, détaillé dans Guetté *et al.* (2016).

Enfin, la cartographie des habitats de schorre ainsi que les surfaces fauchées de la baie de l'Aiguillon proviennent de données acquises par la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon. Les données d'habitat ont été déterminées par des inventaires terrain et mises à jour par photo-interprétation. Les surfaces de fauche ont quant à elles été déterminées par photo-interprétation pour les dates les plus anciennes et par délimitation sur le terrain à l'aide d'un GPS pour les années 2010, 2011 et 2012.

PARTIE I. UNE ANTHROPISATION GLOBALE, ANCIENNE ET STRUCTURANTE

Introduction de la première partie

Afin de caractériser la répartition spatiale, les dynamiques temporelles et les effets de l'anthropisation sur la biodiversité, nous documenterons dans cette première partie, trois processus d'anthropisation qui relèvent de différentes profondeurs historiques et de trois échelles spatiales emboitées. Ces trois approches nous permettront de distinguer plusieurs caractéristiques de l'anthropisation qui seront ensuite mobilisées dans la deuxième partie de ce mémoire afin de concevoir les outils et méthodes de quantification et cartographie de l'anthropisation et de la naturalité.

A l'échelle mondiale d'abord, nous explorerons, à partir des données de lumières artificielles de nuit, la répartition et la tendance d'évolution depuis les années 1990 de l'anthropisation au regard des espaces à enjeux de conservation pour la biodiversité, précisément les aires protégées mondiales et les points chauds de biodiversité.

A l'échelle de la France métropolitaine ensuite, nous mesurerons comment la répartition spatiale du bâti structure la distribution des espèces et des communautés d'oiseaux par l'utilisation d'une cartographie exhaustive du bâti et des données biologiques, sur près de 20 ans, du Suivi Temporel des Oiseaux Communes (STOC).

Enfin, à l'échelle d'un territoire de zone humide d'environ 100 000 ha, nous reconstituerons dans le Marais Poitevin les trajectoires d'anthropisation sur près de 300 ans à partir de plusieurs indicateurs, en particulier, la démographie, le réseau routier, le bâti et les changements d'occupation du sol.

Les trois chapitres sont présentés sous une forme légèrement modifiée de deux articles publiés dans les revues *Ecological Indicators* et *Applied Geography* et un article sous-presse dans la revue *Biological Conservation*, dont les références et les co-auteurs sont données en début de chaque chapitre.

Illustration ci-contre : *Vincent Van Gogh, La Nuit étoilée, 1889, huile sur toile, 73 × 92 cm, Musée d'Art Moderne, New-York*

Chapitre 1.
Augmentation mondiale des pollutions lumineuses autour des aires protégées et dans les points chauds de biodiversité

Worldwide increase in Artificial Light At Night around protected areas and within biodiversity hotspots

Chapitre légèrement modifié de l'article sous-presse :

Guetté A., Juigner M., Godet L., Worldwide increase in Artificial Light At Night around protected areas and within biodiversity hotspots, *Biological Conservation*

Résumé

La lumière artificielle de nuit (ci-après « ALAN » pour « Artificial Light At Night ») a de nombreux effets négatifs sur la biodiversité, et a récemment été utilisée comme indicateur pour évaluer l'emprise humaine sur les paysages à large échelle spatiale. La proportion dans laquelle l'ALAN affecte les aires protégées (AP) et les points chauds de biodiversité (PB) reste cependant non testée à large échelle spatiale. Nous avons utilisé cet indicateur pour évaluer l'évolution de la répartition spatiale et de la dynamique temporelle de l'anthropisation à l'échelle mondiale, à l'intérieur et autour des AP et des PB. Nous avons trouvé que l'ALAN est faible et stable dans les AP, mais qu'elle est maximale dans une première ceinture extérieure (<25 km) autour des AP et tend à augmenter dans une deuxième ceinture extérieure (25-75 km). Parallèlement, l'ALAN est plus élevée à l'intérieur qu'à l'extérieur des PB, et est même maximale dans une ceinture intérieure, proche de leur périphérie. Ces résultats suggèrent que bien que les AP créent des zones de sécurité en matière d'ALAN, elles tendent à être de plus en plus isolées les unes des autres par une pression humaine répartie sur leurs pourtours. En revanche, les PB sont soumis à une pression humaine croissante, en particulier dans leur périphérie interne. De manière générale, nous suggérons d'intégrer l'ALAN dans les politiques de conservation à grande échelle.

Abstract

Artificial Light At Night (ALAN) has several adverse impacts on biodiversity, and it has been recently used as a proxy to monitor human encroachment on landscapes at large spatial scales. The extent to which ALAN affects protected areas (PAs) and biodiversity hotspots (BHs) remains however untested at large spatial scales. We used this proxy to assess the spatial and temporal trends in the anthropization at a global scale within and around PAs and BHs. We found that ALAN is low and stable over time within PAs, but is the highest in a first outer belt (< 25 km) around PAs, and tends to increase in a second outer belt (25-75 km). In the meantime, ALAN is higher within BHs than outside, and is even the highest and increasing over time in an inner belt, close to their periphery. Our results suggest that although PAs are creating safety zones in terms of ALAN, they tend to be more and more isolated from each other by a concentric human encroachment. In contrast, BHs are submitted to an increasing human pressure, especially in their inner periphery. Overall, we suggest integrating ALAN in large-scale conservation policies.

1. Introduction

Artificial Light At Night (ALAN) is a pervasive phenomenon leading to an increasing light pollution across the globe (Hölker *et al.* 2010), and its study has become a major concern in conservation biology for two reasons.

First, because the adverse impacts of ALAN on biodiversity are now more and more documented. It impacts several taxa, including mammals, birds, reptiles, amphibians, fish, invertebrates and plants, both in terrestrial and aquatic ecosystems (see Gaston *et al.* 2014; Gaston and Bennie 2014; Longcore and Rich 2004 for detailed reviews). ALAN has for example significant impacts on individual movements (e.g. Polak *et al.* 2011; Stone *et al.* 2009), phenology (e.g. Bennie *et al.* 2016), and may lead to dramatic changes in interspecific interactions (e.g. Underwood *et al.* 2017), in community structures (e.g. Meyer and Sullivan 2013), and in essential ecological processes such as pollination (Knop *et al.* 2017).

The second point of conservation interest is that ALAN can be used as a relevant proxy to monitor human encroachment at large (e.g. regional, national, or global) spatial scales. Since the 1990s, the monitoring of ALAN has received a large attention thanks to satellite data from the Defense Meteorological Satellite Program - Operational Linescan System (DMSP-OLS) observations (Elvidge *et al.* 1997) and more recently from the Visible Infrared Imaging Radiometer Suite (VIIRS) Day/Night Band (DNB) (see Falchi *et al.* 2016; Kyba *et al.* 2017). Between 1992 and 2013, no fewer than 144 articles using nightlight data were published in 61 different journals (Huang *et al.* 2014). In addition to several methodological studies dealing with the way to use such data (e.g. Hsu *et al.* 2015; Li *et al.* 2013), different regional (e.g. Bennie *et al.* 2014; de Freitas *et al.* 2017; Liu *et al.* 2012), continental (e.g. Bennie *et al.* 2014; Small and Elvidge 2011) and global (e.g. Bennie *et al.* 2015; Davies *et al.* 2016; Falchi *et al.* 2016) maps of ALAN have been generated. It thus rapidly became a proxy of urban extent (see the review of Li and Zhou 2017), human demography, urban land dynamics and socioeconomic parameters (30, 28 and 27 publications, respectively, reviewed by Huang *et al.* 2014 for these applications). Recently, ALAN was also used as a component of the human footprint (Venter *et al.* 2016) because it can both be monitored at a global scale and at a fine temporal and spatial scale, whereas many other components of global human pressure are only available at either low spatial or low temporal resolutions, and are spatially heterogeneous (Geldmann *et al.* 2014).

However, the literature explicitly linking the spatial distribution of ALAN with areas of special importance for biodiversity remains scarce. To our knowledge, there is for example no studies linking ALAN distribution with Biodiversity Hotspots (BHs), and only three studies linked ALAN distribution with the location of Protected Areas (PAs). For instance, Geldmann *et al.* (2014) used nightlight data together with human population density and land transformation to compute a Temporal Human Pressure Index (THPI), which was compared between the different IUCN protected area categories. However, as they reported, for several technical reasons (particularly the need for homogeneity between the different datasets used), this first and promising study

used rather low spatial resolution data (10 km²), only took into account the largest protected areas (> 200 km²), did not compare artificial nightlight levels within and outside PAs, and only used a difference in artificial nightlight level between the two extreme dates of the dataset (1995 and 2010). Gaston *et al.* (2015), using two decades of ALAN recording data, compared the mean ALAN and its temporal trend in and out of the PAs at a global scale. They found that PAs tended to be darker at night than non-protected areas. The third study was conducted by Davies *et al.* (2016). Following the methods of Gaston *et al.* (2015), they focused on marine PAs and found that artificial light is widespread and increasing in a large percentage of marine PAs.

However, as for any human perturbation, ALAN not only has a direct influence at the exact place where it is located, but may also lead to the spatial fragmentation of "dark areas" (i.e. the areas which are not submitted to ALAN). Both PAs and BHs cannot be viewed as isolated islands, but rather as patches included in a larger landscape matrix. Therefore, it is crucial to assess whether ALAN is increasing not only in but also around (along a continuous spatial gradient) PAs and BHs. Indeed, beyond the situation within a particular zone, the continuous spatial distribution of a given pressure is highly informative in conservation biogeography (Whittaker *et al.* 2005). A given amount of ALAN can lead to very contrasted spatial dynamics depending on the fragmentation of impacted patches.

The aim of our study is to analyze the spatial distribution and the temporal trend in ALAN according to the spatial distribution of PAs and BHs. More precisely, we address the two following objectives:

(i) to draw a global map of the mean ALAN and its temporal trend between 1993 and 2012

Although several static maps of the mean ALAN are available, it is still much more difficult to find maps of its temporal trend at a global scale. Trends were provided by country, by city, and even PAs (Elvidge *et al.* 2014; Gaston *et al.* 2015; Hsu *et al.* 2015). Huang *et al.* (2014) provided a map of the trends for China between 1992 and 2008 (including 1996, 2000 and 2004), Bennie *et al.* (2014) proposed a map of temporal trends in Europe (including 1995-2000 and 2005-2010) and artificial nightlight data at only two different dates were used to map temporal trends in "human pressure" (Geldmann *et al.* 2014) or in "human footprint" (Venter *et al.* 2016) at a worldwide scale. But the spatial distribution of high-resolution and long-term trend in ALAN is missing at a global scale. Here, we aim at proposing a continuous global map of two decades ALAN trend made from the recent inter-calibrated DMSP-OLS NTL time series data (Zhang *et al.* 2016) and computed by a cell by cell regression analysis.

(ii) to analyse the spatial distribution of the mean ALAN and its temporal trend along a continuous spatial gradient from the core of the PAs and the BHs to their peripheries

Protected areas are meant to protect biodiversity from major human pressures. We thus expect them to prevent any increase in ALAN or, at least, to be located where ALAN is the lowest. Biodiversity hotspots (BHs) are considered to be areas hosting the highest biological diversity,

which have to be conserved first. However, they are also among the most densely populated areas (Williams, 2013), and we expect them to be located where ALAN is both high and increasing.

2. Materials and methods

2.1. Nightlight data

The Defense Meteorological Satellite Program - Operational Linescane System (DMSP-OLS) Night-Time Light (NTL) archive is one of the most comprehensive datasets for monitoring, characterizing an understanding global human activities at a global scale and with such a long time lag. Although noise removal and other corrective processing are applied to the NTL imagery by the National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), the time series cannot be directly used for quantitative change analysis because of the presence of systematic biases (Elvidge *et al.* 2014). One of the key issues is the lack of inter- and intra-annual calibration between satellites. Few models have been developed to improve the consistency of the data at global scale (e.g. Elvidge *et al.* 2014; Hsu *et al.* 2015; Zhang *et al.* 2016).

In this study, we used the freely available global inter-calibrated nighttime lights series (hereafter "NTL") from Zhang *et al.* (2016) (http://urban.yale.edu/data). The dataset is a calibrated version using the "Ridgeline Sampling and Regression" method, generated from the stable DMSP-OLS NTL annual composite cloud-free product (version 4). At country and regional scales and among the different calibration methods, the systematic bias minimization of Zhang *et al.* (2016) appears to be superior (Pandey *et al.* 2017). The dataset includes the data from six satellites: F10, F12, F14, F15, F16, and F18 spanning over 20 years from 1993 to 2012 and quantifies the yearly average of stable light, ranging in brightness Digital Number (hereafter "DN") from 0 (no artificial light) to 63 (value at which sensors saturate). Areas contaminated by sunlight, moonlight, fires and other ephemeral lights were removed (see Baugh *et al.* 2010, for a description of the methodology used to develop the Stable Light Product). In this study, we used the data acquired by the most recent satellite when several data were available the same year.

The final products have a spatial resolution of 30 arc second (i.e. 1-km spatial resolution at the equator), spanning -180 to 180 degrees longitude and -65 to 75 degrees latitude. For this study, all the raster data were projected using the Mollweide equal area projection, which accurate representation of areas takes precedence over the shape and angles.

2.2. Protected areas (PAs)

We used the World Database on Protected Areas (WDPA) of December 2016. All the PAs smaller than the spatial resolution of the nightlight data (1 km^2), marine PAs as well as PAs created after 1993 were removed from our analyses. Thus, 40,701 protected areas were analyzed from a total of 211,723 which covered 10,733,883 km^2.

2.3. Biodiversity Hotspots (BHs)

We used the freely available Biodiversity Hotspots database version 2016.1 from the Critical Ecosystem Partnership Fund, (http://www.cepf.net/resources/hotspots/Pages/default.aspx). We removed non-terrestrial hotspots. Our analyses include 36 different biodiversity hotspots (listed in Appendix 1.1).

2.4. Biogeographical regions

Because both ALAN on the one hand and PAs and BHs on the other are unevenly distributed across the globe (in terms of number and coverage), we also disentangle our results according to the 6 main biogeographical realms following the typology of Olson *et al.* (2001): Palearctic (PA), Neotropic (NT), Indo-Malay (IM), Nearctic (NA), Australasian (AA), and Afrotropic (AT). The Antarctic biogeographical realm was not considered because of the poor coverage of nightlight data in this area. All the results by biogeographical realms are given in Appendix 1.2.

2.5. Distance from PAs and BHs borders

To study the spatial distribution of ALAN according to PAs and BHs, two distance maps from (i) PAs and (ii) BHs borders were generated. We used the "Euclidean distance" tool of ArcGis 10.4 which calculates for each cell, the minimum straight-line distance to a border. The result is 2 global maps of a 1 km resolution which represent the distance from PAs and BHs borders, along a continuous spatial gradient. Values are given in negative kilometers for the areas located within PAs and within BHs, and in positive kilometers for the areas out of PAs and BHs. For example a value of -10 means that the pixel is located within a PA or a BH, at 10 km from its border; conversely a value of +10 means that the pixel is located out of a PA or a BH, at a distance of 10 km from its border. 0 values correspond to the areas located within a 1 km belt from the PA and BH borders (1 km within or 1 km from the PA and the BH borders).

2.6. Mapping the mean ALAN and its temporal trends

All the calculation of mean ALAN or temporal trends in ALAN were based on the Digital Number (DN) values available in the Night-Time Light (NTL) series. A workflow chart of the following method is proposed in the Appendix 1.3. The stable light product (DMSP-OLS NTL) suffers from poor geolocation accuracy (Baugh *et al.* 2010).

To calculate the mean ALAN values and their temporal trends throughout the NTL series, we used the GRASSTM module "r.series" (GRASSTM SIG 7.2.0) which makes each output cell value a function of the values assigned to the corresponding cells in the input raster map layers. The module creates an output raster map of a function calculated on the NTL series. To map the mean DN values (i.e. the mean ALAN), we calculated the average and the standard deviation of the DN values in each pixel and throughout the 20 years. The result was two maps: one of the mean

DN values, the other of the standard deviation in the DN values. To map the temporal trends in the DN values (i.e. temporal trends in ALAN), we computed a simple linear regression on the 20 raster maps, with the dependent variable being the DN values, the independent variable being the years, and the statistical individuals being each pixel. This resulted in two additional maps, one corresponding to the mean slope value of the regression (representing the linear temporal trend in ALAN), and the other corresponding to the coefficient of determination of the regression. (The maps of the standard deviation around the mean and the map of the coefficient of determination of the linear regression are given as supplementary information in Appendix 1.4).

2.7. Calculation of ALAN along a continuous gradient of distance from the core to the peripheries of the PAs and the BHs

All the pixels every 5 km² were considered as statistical sample. In a table, the mean ALAN, the trend in ALAN and the distance from PAs and BHs border were merged. We kept the sampling effort (n= 20,347,848) constant among discrete distance classes. Thus, all the individuals were ordered along the distance gradient and then divided into 20 classes of the same areas (equal number of pixels). For each class, the mean and the standard deviation were calculated for the mean ALAN, the trend in ALAN, the distance from PAs and BHs. All the analyses were conducted with R 3.3.2.

3. Results

3.1. Global picture of the mean ALAN and its temporal trend

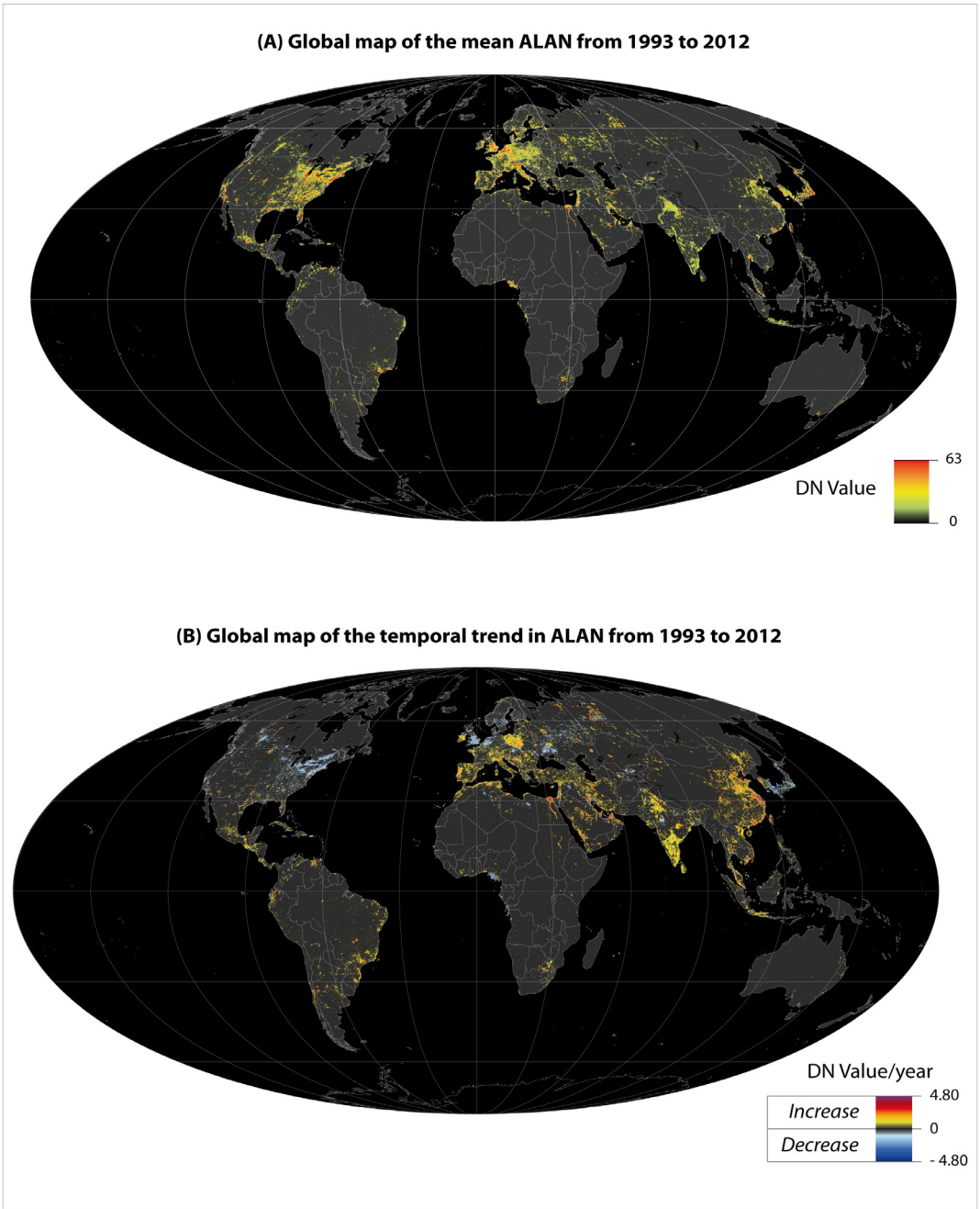


Figure 1.1. Global map of the mean Artificial Light At Night (ALAN) from 1993 to 2012 (A) and its temporal trend (B) over the same period as assessed by a pixel-to-pixel simple linear regression performed on the Digital Numbers (DN) of the Defense Meteorological Satellite Program - Operational Linescane System (DMSP-OLS) Night-Time Light (NTL) archive. See Appendix 1.4 for the map of the standard deviation (C) around the mean (related to map A), and the map of the coefficient of determination (D) of the linear regressions (related to map B).

From west to east, the areas which are the most submitted to ALAN were found in eastern North America, Europe, the Nile Delta, India, eastern China, South Korea, Japan, and Java in Indonesia (figure. 1.1. A). In South America, Africa and Australia, the hotspots of nightlight pollution were limited to the largest cities and their suburbs (figure. 1.1. A).

The map of the temporal trend in ALAN from 1993 to 2012 provided a different picture (figure. 1.1. B). While ALAN increased in some areas already deeply submitted to ALAN, including the Nile Delta, India, eastern China and Java, it was stable or even decreased in the other ALAN hotspots: eastern North America, the core of Europe (ALAN in Europe mainly increased in the periphery of the European Union: Ireland, Portugal, Poland; and in northern Italy) and Japan. The only large area where ALAN decreased was located in eastern Canada.

3.2. Spatial distribution of ALAN according to the distance from PA and BH borders

At a global scale, the mean ALAN differs along the 20 equal size classes of distance from PA borders (figure. 1.2. A-i) (tableau 1.1). Mean ALAN is lower within PAs, higher in their close surrounding (0-25 km) and tended to decrease further from the periphery of the PA borders. The mean ALAN appears lower (< 50 DN value) and stable from 150 km from PA borders (figure 1.2. A-i).

For comparison, the mean ALAN in the BHs and in their 500 km surrounding areas is higher (200.48 DN value in BHs ; 159.53 DN values in PAs). The mean ALAN differs along the 20 equal size classes of distance from BH borders (figure 1.2. A-ii) (tableau 1.2). Mean ALAN is higher within an inside belt of 50 km and drops immediately outside the BH border. From 100 km to the BH borders to 500 km, the mean ALAN falls under the general mean ALAN (=200.48) (figure 1.2. A-ii). The mean ALAN remains stable from 250 km to 500 km from the BH borders.

The temporal trend in ALAN differs according to the distance from PA borders (figure 1.2. B-i) (tableau 1.1). It follows a similar general pattern to the mean ALAN except that the peak is reached farther from the PA borders (25-75 km). The trend in ALAN is higher (between 2 and 3 DN value / year) within the buffer area at 25 to 100 km from PA borders, and the temporal trend is higher than the general mean (2.00 / year).

The temporal trend in ALAN in the BHs and their 500 km surrounding is higher than for PAs (2.85 DN value / year in BHs ; 2.00 DN value / year in PAs). The trend in ALAN differs along the 20 equal size classes of distance from BH borders (figure 1.2. B-ii) (tableau 1.2) and follows a pattern similar to the mean ALAN. The trend in ALAN is also higher within an inside belt of 50 km (between 4 and 5 DN value / year) and falls immediately outside the BH border. From 100 km to 500 km from BH borders, the trend in ALAN is under the general mean (=2.85).

Tableau 1.1. Mean and standard deviation (sd) of distance from PAs, mean ALAN and its temporal trend by classes of distance of the same areas (6,398,350 km²) within and around PAs.

Classes (in km)	Distance mean (in km)	sd	mean ALAN (in DN value * 100)	sd	trend ALAN (in DN value * 100 / year)	sd
[-299 ; -4[	-27,22	36,18	13,53	142,04	0,29	5,40
[-4 ; 1[	-0,94	1,55	212,91	688,59	1,33	14,05
[1 ; 5[	3,13	1,14	396,97	1003,95	1,48	17,77
[5 ; 9[	7,08	1,19	370,19	969,82	1,77	18,03
[9 ; 13[	11,29	1,27	336,94	909,03	2,08	18,17
[13 ; 18[	15,90	1,40	286,00	813,65	2,22	17,91
[18 ; 23[	21,01	1,56	249,55	740,43	2,36	17,83
[23 ; 29[	26,77	1,77	212,90	665,86	2,44	17,32
[29 ; 36[	33,29	2,00	184,08	612,96	2,67	16,93
[36 ; 44[	40,71	2,29	156,23	551,71	2,76	16,43
[44 ; 53[	49,20	2,62	137,93	514,10	2,88	16,27
[53 ; 64[	58,96	3,02	120,34	476,74	2,85	16,02
[64 ; 76[	70,27	3,52	101,25	429,28	2,66	15,30
[76 ; 90[	83,48	4,13	89,72	413,01	2,47	14,40
[90 ; 108[	99,15	4,95	73,54	361,24	2,16	13,61
[108 ; 129[	118,23	6,13	60,85	337,73	1,88	12,76
[129 ; 159[	143,08	8,46	45,66	311,78	1,40	10,95
[159 ; 205[	179,83	13,31	40,55	297,15	1,37	11,52
[205 ; 293[	243,56	25,18	48,74	319,64	1,40	11,24
[293 ; 500]	379,21	59,08	52,85	346,93	1,61	13,86

Tableau 1.2. Mean and standard deviation (sd) of distance from BHs, mean ALAN and its temporal trend by classes of distance of the same areas (3,491,525 km²) within and around BHs.

Classes (in km)	Distance mean (in km)	sd	mean ALAN (in DN value * 100)	sd	trend ALAN (in DN value * 100 / year)	sd
[-431 ; -132[	-200,45	60,27	113,34	461,09	2,14	12,25
[-132 ; -81[	-103,83	14,85	161,60	570,20	3,15	14,72
[-81 ; -51[	-64,43	8,58	210,30	664,09	3,75	15,88
[-51 ; -31[	-40,08	5,76	239,31	723,47	4,24	16,69
[-31 ; -17[	-23,31	4,02	273,67	794,01	4,73	17,73
[-17 ; -7[	-11,56	2,84	322,86	898,00	5,47	19,70
[-7 ; -1[	-3,45	1,85	393,90	1053,54	5,30	20,97
[-1 ; 14[	5,63	4,54	252,88	814,53	3,64	17,68
[14 ; 39[	25,95	6,99	193,29	678,67	3,20	16,60
[39 ; 68[	52,93	8,52	195,29	687,03	2,93	15,95
[68 ; 102[	84,66	9,77	182,58	663,96	2,36	15,23
[102 ; 139[	120,17	10,68	181,63	653,80	2,47	16,33
[139 ; 178[	158,13	11,23	153,55	554,83	2,05	15,46
[178 ; 219[	198,28	11,89	155,76	559,75	1,88	14,33
[219 ; 262[	240,24	12,34	167,05	607,74	1,71	14,00
[262 ; 306[	283,73	12,82	144,09	530,63	1,61	13,91
[306 ; 352[	329,17	13,39	155,98	581,46	1,67	14,73
[352 ; 400[	376,28	13,78	170,88	627,11	1,69	15,57
[400 ; 449[	424,59	14,11	172,96	644,33	1,32	14,35
[449 ; 500]	474,52	14,66	168,71	621,03	1,79	14,40

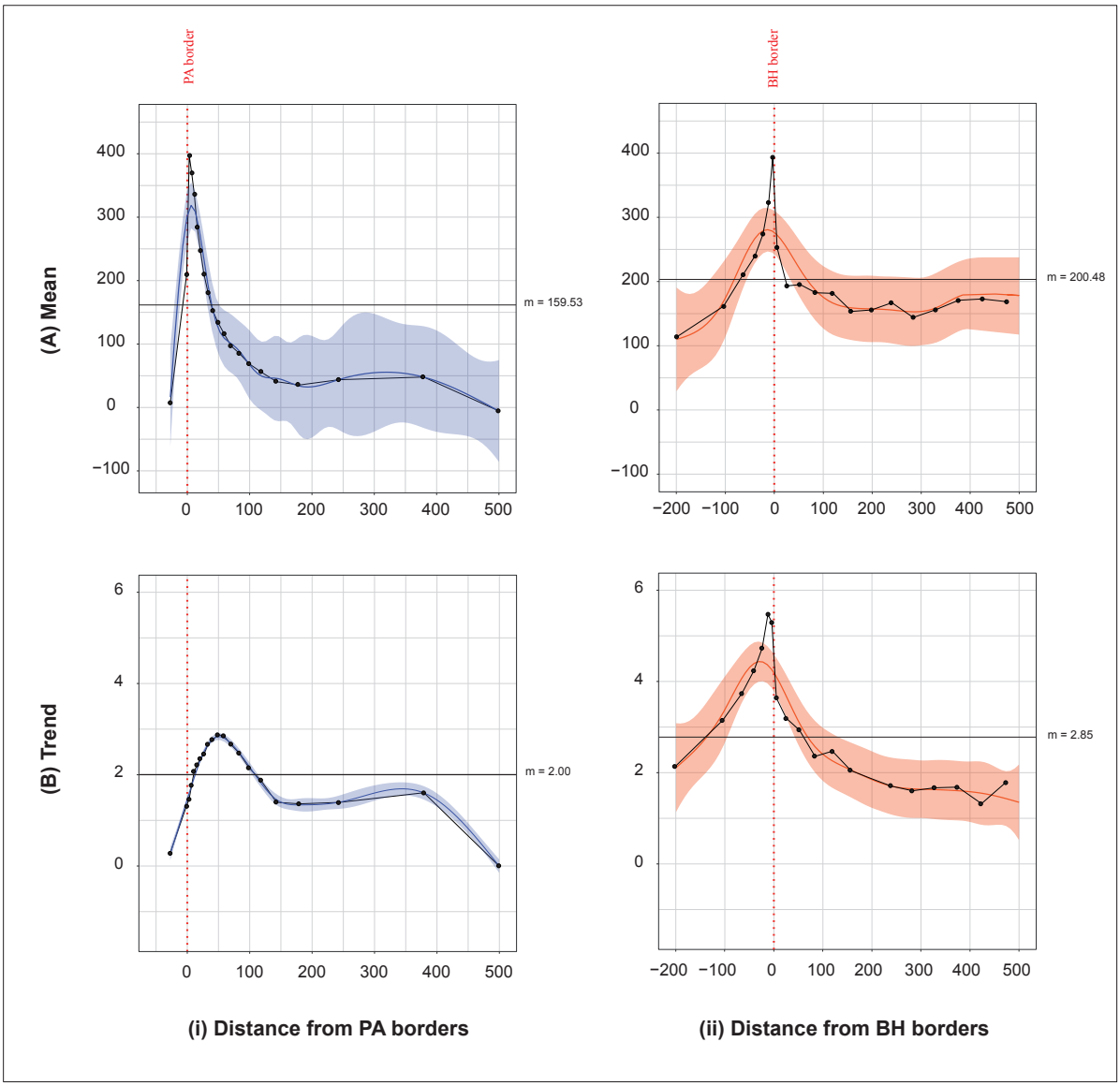


Figure 1.2. Plots of (A) mean Artificial Light at Night (ALAN) and (B) its temporal trend according to the distance (in km) from (i) Protected Area (PA) borders and (ii) Biodiversity Hotspot (BH) borders. Mean ALAN are given in Digital Numbers (DN * 100) from the Defense Meteorological Satellite Program - Operational Linescane System (DMSP-OLS) Night-Time Light (NTL) archive. Trend in ALAN are given in DN value *100/year and distances are given in km. X-axis corresponds to the mean values of (A) mean ALAN and (B) trend in classes of ALAN ; Y-axis corresponds to the mean distance of the classes. Curves represent generalized additive model (GAMs) with a smoothed function (s) of the distance (Trend or Mean~s(distance)) and the colored shade represent the standard errors.

4. Discussion

4.1. Protected areas are saved from ALAN but not their surroundings

The distribution of ALAN and its temporal trend are known to have different spatial and temporal patterns globally depending on the countries (Elvidge *et al.* 2014), what is also reflected by our global picture (figure 1.1.) and confirmed by our analyses by biogeographic realms (Appendix 1.2). Less expected was the clear pattern of the spatial distribution of ALAN according to the distance to PAs.

The good news is that PAs seem to be much less exposed to ALAN than non-protected areas, both at a global scale and in each of the six main biogeographic realms. With a different methodological approach, this fits with the conclusions of Gaston *et al.* (2015): ALAN is lower and its temporal increase is less important within PAs than outside. However, we also found that mean ALAN reaches a peak immediately in the PA surroundings (in the first 25 km), and that ALAN mostly increase in a second belt (25-75 km). PAs thus seem to play their role of defense against human encroachment, but human presence is dense at their close proximity, and tends to extend across a second belt. This agrees with other studies reporting an increasing urban growth at the periphery of PAs (Mcdonald *et al.* 2009, 2008). Moreover, this trend will probably continue in the future, as the distance between PAs and cities is predicted to decrease by 2030 (Mcdonald *et al.* 2008). However, the increase in human population at the borders of PAs has been the subject of much controversy. Our results fit with the study of Wittemyer *et al.* (2008) who found in a set of 306 PAs in Africa and Latin America that human population growth rates were nearly double the average rural growth. But this result was challenged by Joppa *et al.* (2009), who argued that it was due to an artifact of the datasets used, and by Joppa *et al.* (2010), who considered the available global datasets insufficient to assess the so-called "global-park questions". The three mechanisms at the origin of potential population growth at the periphery of PAs were summarized by Scholte and De Groot (2010): "frontier engulfment" (PAs established in a still-intact area are later engulfed by an extraction frontier and then by agriculture); "attraction model" (people are attracted to PAs for economic reasons); "incidental mechanisms" (PAs may become refuges for people living in countries subjected to conflicts or natural disasters).

Whatever the origin of this increase in ALAN around PAs, this phenomenon deserves a special interest in a conservation perspective for at least two reasons.

First, because it reveals a spatial isolation of PAs that tend to become more and more isolated "dark islands" surrounded by high ALAN. From a conservation biogeography perspective, these belts of high and increasing ALAN may weaken potential connectivity in the global PA network, and may play a role of ecological barriers for many species that prevent potential exchanges between PAs and their peripheries.

Second, if ALAN is high and increasing around PAs at a close distance, its effects may also

impact the areas within PAs, because ALAN may have biological influence to a larger extent than lit areas by several mechanisms (Gaston *et al.* 2015). In particular, ALAN can be visible at many kilometers in the PAs while the lit area is located around the PA. Specific plants or animals with positive light attraction within PAs can thus be attracted out of PAs, and the belts surrounding PAs with high ALAN may thus act as ecological traps.

4.2. Biodiversity hotspots are impacted by ALAN, especially their inner periphery

Comparatively to PAs, BHs are exposed to an intense ALAN within their perimeter. At a global scale, the mean ALAN is greater within BHs than outside. We expected this result because BHs are defined as places where exceptional concentration of endemic species are undergoing exceptional loss of habitat (Myers *et al.* 2000). The temporal trend in ALAN appears also greater within BHs than in their surrounding areas, highlighting a greater increase in human pressure inside than outside. This fits with Williams (2013) who found that during 2000-2010, the number of people living in BHs increased in absolute numbers and as a fraction of the global population. A few years before, Cincotta *et al.* (2000) also reported that in 1995, 20% of the world's population was living within the BHs, and that population growth rates in the hotspots from 1995 to 2000 were higher than that of the world.

Within BHs, we finally found a peak of both mean ALAN and temporal trend in ALAN at a 50 km inner periphery from BH borders. We suppose this result is mainly explained by the singularity of coastal zones included in the BHs. In a large proportion of BH borders, coastlines play the role of frontier and several studies have shown that coastal zones are associated with large and growing concentration of human population, settlements and socioeconomic activities (Small and Nicholls 2003). Small and Nicholls (2003) found that in 1990s, lighted settlements were concentered within 5 km of coastlines worldwide and the near-coastal population living within 100 km of the shoreline was in 2000 3 times higher than the global average density. More recently, Kummu *et al.* (2016) found that between 1990 and 2010, the population living closer than 200 km from the coast increased from 2.7 to 3.5 billion people and is projected to reach 4.2 billion by the year 2030. Within BHs, which are exposed to high level of ALAN, coastal areas included in BHs are probably experiencing even more human pressures.

4.3. Limitations and conservation perspectives

Although the calibrated time series from the DMSP-OLS Nighttime Light Data is the longest and one of the more accurate consistent nightlight time series, caution is required when interpreting results derived from this data. There are several biases inherent in the DMSP-OLS NTL series data listed by Zhang *et al.* (2016), especially the lack of onboard calibration, the lack of systematic recording of in-flight gain changes, a limited radiometric dynamic range, and signal saturation in dense urban centers. Atmospheric condition changes, satellite shifts, sensor degra-

dation and different satellite overpassing times can also be considered biases. Although these are minimized by the calibration model developed by Zhang *et al.* (2016), inconsistencies, in the form of differences in pixel values from two satellites of the same region and year, still exist in NTL data despite the application of calibration methods (Pandey *et al.* 2017). Caution is also required in the interpretation of the temporal trends we calculated, as DN values are known to saturate at a DN value of 63 with the DMSP dataset (Elvidge *et al.* 2009). ALAN can thus increase in the brightest areas, such as urban centers, but we failed at detecting this trend and such areas appear with stable ALAN.

However, we think the overall results of the study are quite robust to these drawbacks because several methodological and statistics precautions have been taken.

Firstly, our analyses took into account large areas at both global and biogeographical realms scales, with a large number of PAs and large areas of BHs. Secondly, to study the ALAN distribution, we focused on means and temporal trends calculated on all the pixels of the 20 years data records, rather than year-to-year comparison that would have been less robust. Average and linear regression calculations are also controlled by a mapping of the standard error and the coefficient of determination. Moreover, the overall spatial patterns we found are robust because we took into account all the pixels every 5 km as statistical individuals contrary to others studies for which PAs and BHs are the statistical individuals (Gaston *et al.* 2015; Geldmann *et al.* 2014). Finally, although the data are not free from specific bias, these ones should be constant with respect to the question addressed in this paper. In other words, there is no reason that the pattern found within and around PA or BH borders can be attributed to a systematic and directional shift in data quality.

Nightlight data offer a promising way to monitor human pressures at a large spatial scale, at a fine spatial resolution, and from the early 1990s to today, as new satellite data are now available from 2012 onwards (derived from the new Visible Infrared Imaging Radiometer Suite (VIIRS)). The VIIRS offers the first-ever calibrated nighttime radiance measurement at a global scale, at a spatial resolution of near 750 m, in a spectral band of 500 to 900 nm (Kyba *et al.* 2017; Miller *et al.* 2013). This new dataset will be very useful to detect recent trends in ALAN.

Caution is however required when using such data (DMSP but also VIIRS data). While nightlight data can be considered a proxy of different human pressures, it must be acknowledged that this is an indirect and partial way of measuring such pressures, and even urban sprawl. Many countries are not entirely electrified (e.g. in Sahel), other anthropic elements generate ALAN (e.g. gas flaring, etc.), and high-latitude areas are not well covered.

These data are now more often used as one component of the human footprint or human pressure. However, there are advantages of using only nightlight data because human pressure indices are synthetic indicators, which give rise to several problems: the resulting maps are "cartographic monsters" (putting together very different things); there is always a need for a hierarchization between pressures to obtain real and direct conservation implications; and "none of the existing

products include all possible sources of human pressure on nature, either because spatial products for the omitted components do not exist or because the scale or quality of existing products prevents their inclusion" (Geldmann *et al.* 2014).

In the future, it could be interesting to cross ALAN trend data with biological indicators now available at a global scale, such as the Living Planet Index (Loh *et al.* 2005), to understand how human pressures may affect large spatio-temporal trends in biodiversity. At national and transnational scales, citizen-science monitoring programs now provide data that could also be crossed with this kind of human pressure.

Annexe 1.1.

List of the biodiversity hotspots (from the Biodiversity Hotspots database version 2016.1 from the Critical Ecosystem Partnership Fund, freely available at: http://www.cepf.net/resources/hotspots/Pages/default.aspx).

Biodiversity hotspot names
Atlantic Forest
California Floristic Province
Cape Floristic Region
Caribbean Islands
Caucasus
Cerrado
Chilean Winter Rainfall and Valdivian Forests
Coastal Forests of Eastern Africa
East Melanesian Islands
Eastern Afromontane
Forests of East Australia
Guinean Forests of West Africa
Himalaya
Horn of Africa
Indo-Burma
Irano-Anatolian
Japan
Madagascar and the Indian Ocean Islands
Madrean Pine-Oak Woodlands
Maputaland-Pondoland-Albany
Mediterranean Basin
Mesoamerica
Mountains of Central Asia
Mountains of Southwest China
New Caledonia
New Zealand
North American Coastal Plain
Philippines
Polynesia-Micronesia
Southwest Australia
Succulent Karoo
Sundaland
Tropical Andes
Tumbes-Choco-Magdalena
Wallacea
Western Ghats and Sri Lanka

Annexe 1.2.

Results by biogeographical realms

1. Global picture of the mean ALAN and its temporal trend

Both mean ALAN and their temporal trends were unevenly distributed according to the different biogeographical realms. Three categories can be distinguished. A first category includes the Australasian and the Afrotropic realms where mean ALAN and their temporal trends were the lowest (tableau 1.3) A second category includes the Palearctic and the Neotropic realms where there were a quite similar temporal trend in ALAN although mean ALAN was twice as high in the Palearctic than in the Neotropic realm. The last category includes the Indo-Malay and the Nearctic realms, where there were the two highest mean ALAN, but with opposite temporal trends. Among the six realms, ALAN had the most important increase in the Indo-Malay realm, whereas ALAN was slightly decreasing in the Nearctic realm.

Tableau 1.3. Mean and standard deviation of mean ALAN and trend in ALAN by biogeographical realms.

	(A) Mean ALAN		(B) Trend in ALAN	
REALM	Mean	SD	Mean (*100)	SD (*10)
Australasian (AA)	20.90	233.47	0.26	4.67
Afrotropic (AT)	30.62	272.51	0.71	9.30
Indo-Malay (IM)	275.35	639.17	7.89	20.54
Nearctic (NA)	277.81	855.15	-0.81	13.89
Neotropic (NT)	96.27	470.21	2.17	10.82
Palearctic (PA)	183.92	633.60	2.76	17.92

2. Spatial distribution of ALAN according to the distance from PAs and BHs border

Whichever biogeographical realm was considered, mean ALAN was low within protected areas, maximal in their close proximity (0-20 km) and tended to decrease further from the periphery of the protected areas (figure 1.3. A-i). There were slight differences for the Indo-Malay realm where the maximal level of ALAN was reached between 20 to 50 km from PAs, and in the Afrotropic realm where there was a slightly higher level of ALAN at more than 100 km than at 50-100 km (figure 1.3. A-i).

This overall picture remained the same concerning the temporal trend in ALAN: it increased less within PAs than outside them (figure 1.3 B-i), and proportionally increased dramatically at close proximity to the PAs but at a larger distance from the PA borders (0 to 100 km).

Different patterns can be distinguished: in Indo-Malay and Palearctic realms, the peak trend in ALAN was located in a second belt around PA borders (around 100 km for Indo-Malay realm and 50 km for Palearctic realm) ; in Neotropic, Australasian and Afrotropic realms, the spatial pattern of trend in ALAN was quite similar as the mean ALAN. The peak is located between 0-20 km

from PA borders. The notable exception was the Nearctic where ALAN slightly decreased within PAs, and this decrease was even greater at the periphery of the PAs, but slightly increased further than 50 km from them.

Means ALAN was highest within the BHs, and decreased further away from the BH borders in all the biogeographical realms except Indo-Malay, where it was lower in the BHs than around them and Nearctic realm where ALAN reached a second peak at 400 km from de BH borders (figure 1.3. A-ii). For five of the six realms (except Indo-Malay), there were a peak of ALAN located at their inner periphery of 50 km.

The temporal trend in ALAN remained very close to the mean ALAN patterns excepted Nearctic realm where ALAN increased within the BH as Palearctic, Neotropic, Australasian and Afrotropic realms. In the Indo-Malay realm, the trend in ALAN was very similar as their mean ALAN.

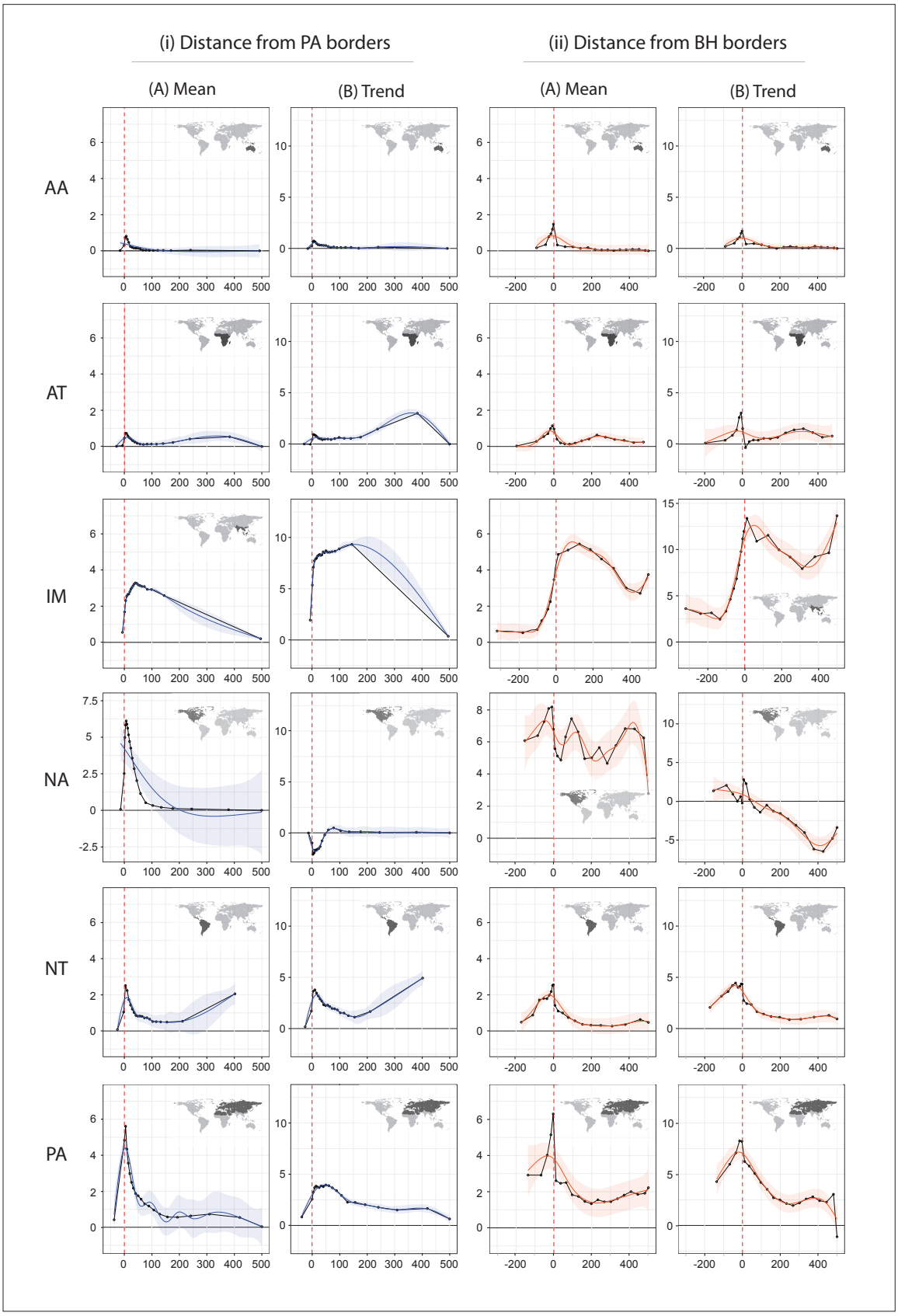
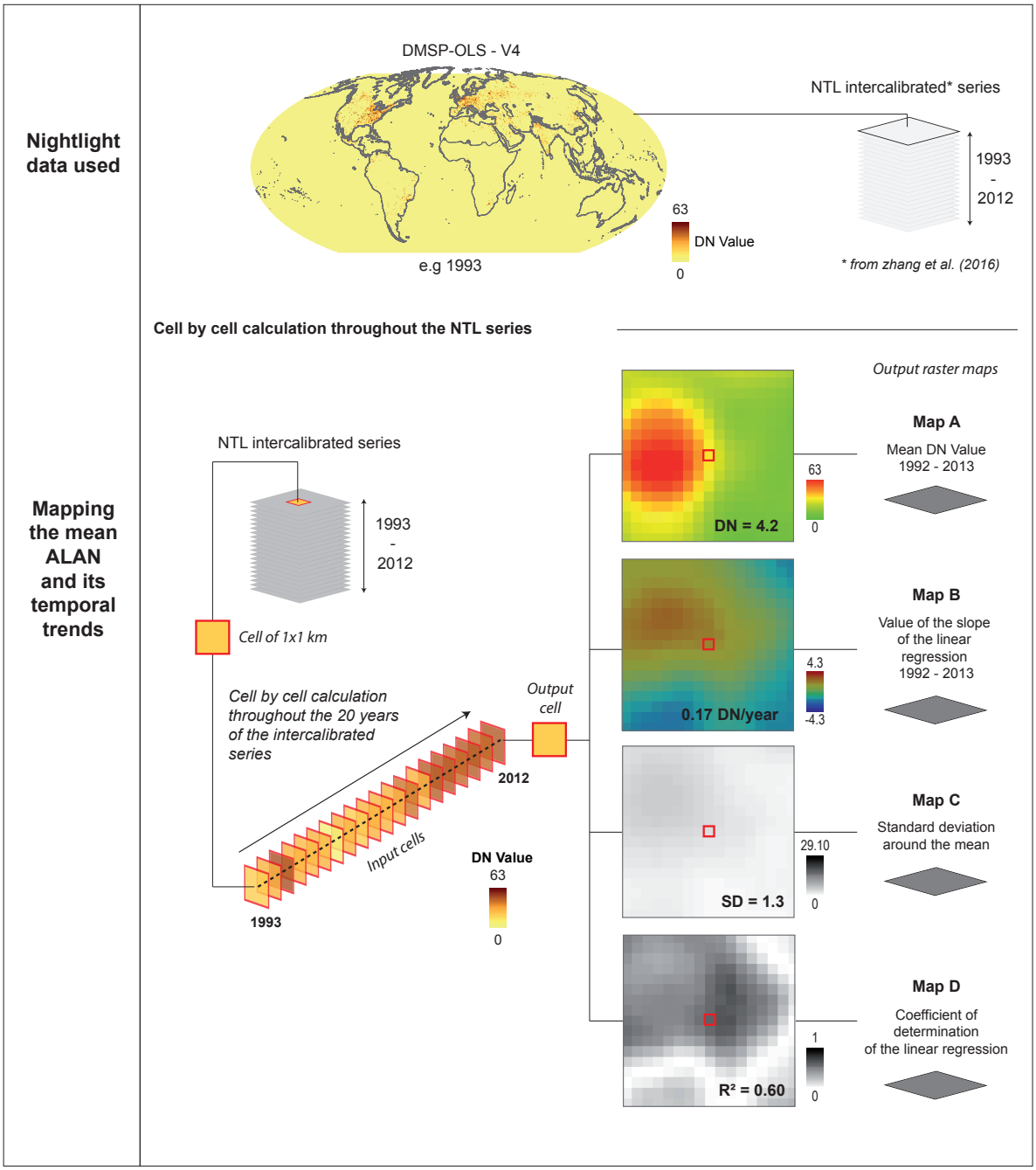


Figure 1.3. Plots of (A) mean ALAN and (B) its temporal trend according to the distance from (i) PA and (ii) BH borders for each of the 6 realms. Means ALAN are given in DN values, trends ALAN in DN value/year and distances in kilometers. Curves represent generalized additive model (GAMs) with a smoothed function (s) of the distance (Trend or Mean~s(distance)).

Annexe 1.3.

Workflow chart of the mapping of the mean ALAN and its temporal trends.



Annexe 1.4.

Maps of the standard deviation (C) around the mean (related to map A in figure 1.1.), and the map of the coefficient of determination (D) of the linear regression (related to map B in figure1.1.).

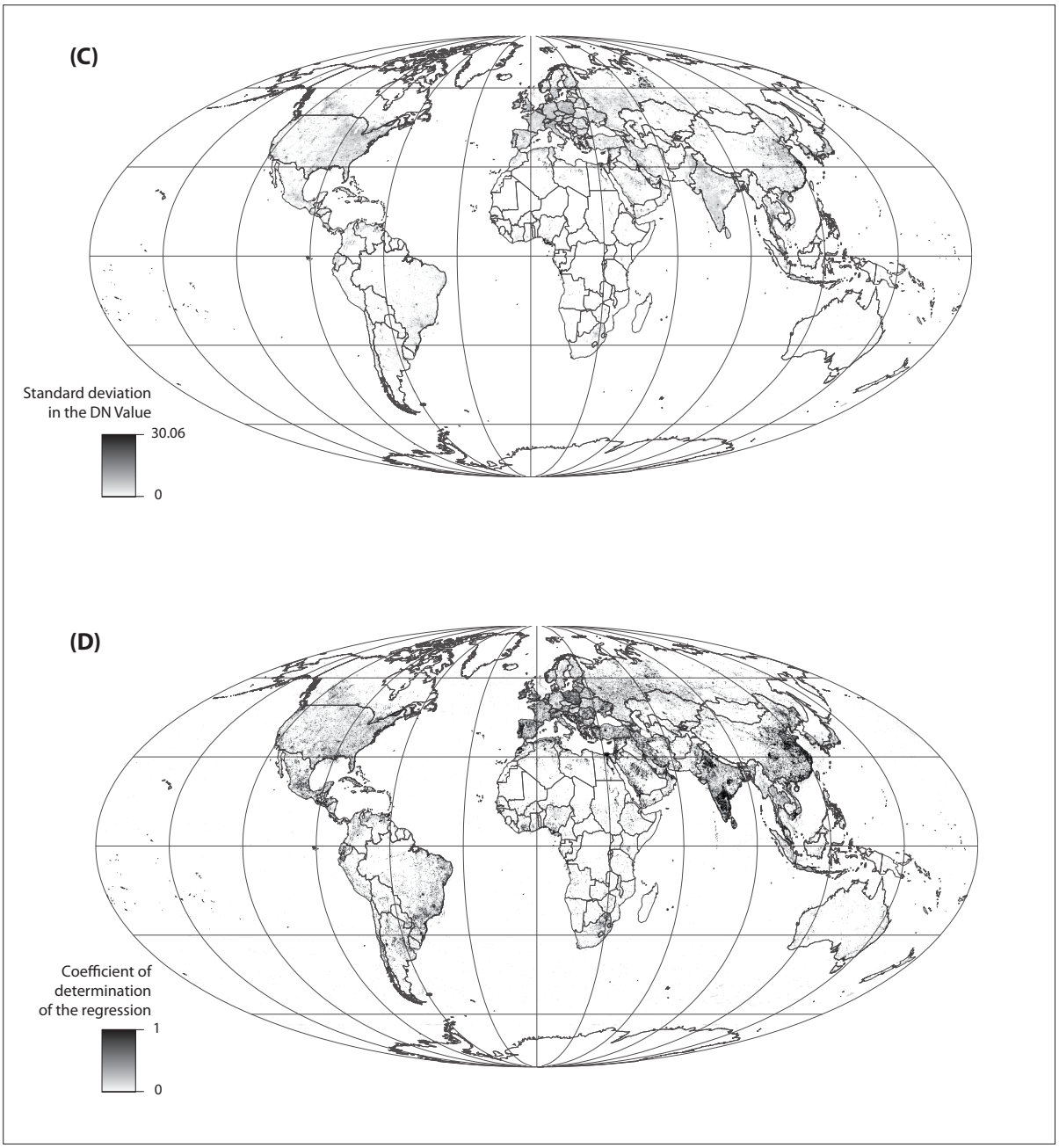


Illustration ci-contre : *Odilon Redon, Le corbeau, 1882, fusain sur papier vergé, 39,9 × 27,9 cm, Musée des Beaux-Arts du Canada, Ottawa*

Chapitre 2.
Mesurer la synanthropie des espèces et des communautés pour suivre les effets de l'urbanisation sur la biodiversité

Measuring the synanthropy of species and communities to monitor the effects of urbanization on biodiversity

Chapitre légèrement modifié de la publication :

Guetté A., Gaüzère P., Devictor V., Jiguet F., & Godet L., 2018, Measuring the synanthropy of species and communities to monitor the effects of urbanization on biodiversity, *Ecological Indicators, 79, 139–154*

Résumé

L'urbanisation est considérée comme l'un des plus importants changements d'occupation du sol avec de nombreux effets négatifs sur la biodiversité. Cependant, l'évaluation quantitative des réponses de la biodiversité à l'urbanisation reste difficile car certaines espèces peuvent être directement et négativement affectées par l'étalement urbain, alors que d'autres peuvent en bénéficier. De plus, la sensibilité des espèces aux infrastructures humaines (leur « synanthropie ») peut être décomposée entre la ségrégation spatiale des individus dans les habitats urbains et la tendance temporelle de l'espèce dans ces habitats, ce qui est rarement explicitement distingué. Ici, nous avons confronté la répartition spatiale à fine échelle du bâti, avec la distribution spatiale et les tendances temporelles des 119 oiseaux nicheurs français les plus communs, suivis dans 2124 placettes de 2001 à 2012. Nous avons développé et testé deux indicateurs de « synanthropie ». Le premier indicateur (S1) différencie les espèces selon un gradient continu des «non-urbains » (faible S1) aux «urbains» (S1 élevé). Le deuxième indicateur mesure l'effet bénéfique ou néfaste de la densité de bâti sur les tendances temporelles des populations. Il permet de distinguer les « urbains perdants » qui ont des tendances temporelles inférieures plus la densité de bâti est importante (faible S2), des « urbains gagnants » (S2 élevé) ayant des tendances plus positives dans les zones plus urbanisées. Nous avons ensuite testé les relations entre S1 et S2 avec un ensemble d'espèces et de traits d'histoire de vie. Enfin, nous avons transposé ces indicateurs d'espèces aux communautés en utilisant les moyennes pondérées par communautés pour tester le lien entre la synanthropie des communautés avec la richesse spécifique, et les tendances spatiales, temporelles et spatio-temporelles de la synanthropie des communautés d'oiseaux. Nous avons trouvé que 43% des espèces étaient des « urbains » et 18% des « urbains gagnants ». Les « urbains » et les « urbains gagnants » sont des espèces largement distribuées et localement abondantes. Les « urbains » se nourrissent principalement au sol mais n'y nichent pas. A l'échelle des communautés, les richesses spécifiques élevées sont associées aux valeurs moyennes de synanthropie des communautés, suivant l'hypothèse de perturbation intermédiaire. Nous avons trouvé que les moyennes et les tendances de synanthropie des communautés ne sont pas distribuées de manière aléatoire dans l'espace. Ces deux indicateurs de synanthropie peuvent être utilisés pour différents groupes taxonomiques et différents espaces pour évaluer la proportion d'espèces synanthropes au sein des communautés, pour suivre leurs tendances temporelles et leur distribution spatiale ce qui peut présenter un complément aux indicateurs synthétiques d'empreinte humaine sur la biodiversité.

Abstract

Urbanization is considered as one of the most important land-use and land-cover (LULC) changes with multiple pervasive effects on biodiversity. However, the quantitative assessment of biodiversity responses to urbanization remains challenging because some species can be directly and negatively affected by the spread of human settlements, while others can benefit from this LULC change. Moreover, although species sensitivity to urban settlements (their "synanthropy") can either correspond to the spatial segregation of individuals within urban habitats or to their positive temporal trends in these habitats, these two facets are hardly distinguished explicitly. Here, we confronted the fine-scale spatial distribution of all the buildings in France with the spatial distribution and population trends of the 119 most common French breeding birds monitored in 2124 plots from 2001 to 2012. We developed and tested two indicators of "synanthropy". The first indicator (S1) differentiates species along a continuous gradient from urban "avoiders" (low S1) to urban "dwellers" (high S1). The second indicator measures the beneficial or detrimental effect of building densities on the temporal trends of the populations. It allows the segregation among urban "losers" having lower temporal trends with increasing buildings (low S2) from urban "winners" (high S2) having more positive trends in more urbanized areas. We then tested the relationships between S1 and S2 with a set of species and life history traits. Finally, we transposed these species indicators to communities using community weighted means to test the link between the synanthropy of communities with bird species richness, and the spatial, temporal and spatio-temporal trends of the synanthropy of bird communities. We found that 43% of the species were "urban dwellers", and 18% "urban winners". Both urban dwellers and winners were species widely distributed and locally abundant. Urban dwellers were mainly ground feeders but did not nest on the ground. At the community level, high species richness was associated with medium-values of community synanthropy, following the intermediate-disturbance hypothesis. We found that the average value of community synanthropy and their trend were not randomly distributed in space. These two indicators of synanthropy can be used in different taxonomic groups and areas to assess the proportion of synanthropic species within communities, to monitor their temporal trends and their spatial distribution and represent a straightforward complement to the synthetic indicators of human footprint on biodiversity.

1. Introduction

We now live in the anthropocene (Crutzen 2002), a new era where humans dominate the planet to the extent that half of the terrestrial surface is covered by anthropogenic ecosystems (Ellis *et al.* 2013; Hooke and Le Martin-Duque 2012). Among the different facets of the "human footprint" (*sensu* Wackernagel and Rees 1996), urbanization is both a simple and a straightforward way to identify the human encroachment on landscapes (Sanderson *et al.* 2002). However, urbanization can be viewed as a temporal process or a spatial pattern. We considered here urbanization as a spatial pattern, and therefore focused on spatial gradients of urbanization. Moreover, urbanization can be defined by population size, population density or impervious surface area or built structures (Wu 2014), and built structures may include any human constructed elements such as roads, buildings, runways, and industrial facilities (Liu *et al.* 2014). Here, we used the spatial distribution of buildings as a proxy of built areas, and therefore as a proxy of spatial pattern of urbanization. Urbanization is now considered as the main factor of biotic homogenization (McKinney 2006) and is listed in the IUCN threats classification scheme (code 1.1 "Housing & urban areas").

However the specific effect of urbanization on biodiversity suffers from the lack of more advanced indicators. Previous attempt to estimate the response of species or assemblages to the increase in urban habitats have used crude and qualitative classifications such as "urban tolerant" with no further distinctions (e.g. Conole and Kirkpatrick 2011). Moreover the spatial and temporal responses have, to our knowledge, never been explicitly distinguished and compared. The most advanced studies of what we call "synanthropy" (the spatial and temporal response of species to urbanization) are available for birds among which 75% of the families and 20% of the species present in the world now occur in cities (Aronson *et al.* 2014). Up to now, whether and how birds respond to the human settlements have been investigated in three different ways: (i) a classification of species according to their "synanthropy" (i.e. their association to humans and their settlements); (ii) the identification of the particular species' traits that characterize synanthropic birds; (iii) the influence of building distribution and density on different facets of bird communities.

For instance, in the first approach, Nicholson (1951) early distinguished birds living in cities and farms, in rural areas, gardens or orchards. Klausnitzer (1993) distinguished synanthropic birds according to the proportion of individuals living in anthropogenic habitats and according to the time they spend in their life cycle in such environments. Johnston (2001) distinguished American breeding birds between full, casual or partial synanthropes according to a decreasing dependence of species to humans. Beyond these discrete categories, quantitative indices of synanthropy were also early developed, taking into account the respective proportion of individuals present in urban, rural and uncultivated areas (Nuorteva 1963, 1971; Vianna *et al.* 1998). Recently, Battisti and Fanelli (2016) developed two indicators of "hemeroby" applied to breeding birds of Central Italy, namely "HS" (mean hemeroby score) and "HH" (hemerobiotic entropy) based on the relative abundance of each species in habitats classified according to their ability to cope with human disturbance.

According to the second approach, urbanization was considered as a filter favoring particular traits. Granivorous, aerial insectivorous, ground foragers, cavity nesters (Allen and O'Conner 2000; Chace and Walsh 2006; Emlen 1974; Kark *et al.* 2006), sedentary birds (Alle and O'Conner 2000; Chace and Walsh 2006; Kark *et al.* 2006; Kluza *et al.* 2000; Poague *et al.* 2000; but see Croci *et al.* 2008), social birds (Kark *et al.* 2006), species with a wide latitudinal and altitudinal tolerance (Bonier *et al.* 2007) as well as exotic species (Lim and Sodhi 2004) are among the traits commonly found to characterize "urban species". At the opposite, species intolerant to urbanized areas are rather insectivorous, carnivorous (Lim and Sodhi 2004) or forest specialists (Croci *et al.* 2008).

Finally, at the community level, the impact of building distribution and density were mainly assessed along static spatial gradients of urbanization (see the review of Chace and Walsh 2006). Bird densities (Beissinger and Osborne 1982; Gavareski 1976; Lancaster and Rees 1979; Walcott 1974) as well as bird biomass (Mills *et al.* 1989; Nuorteva 1971) tend to be higher in cities than in surrounding habitats, contrary to species richness (Beissinger and Osborne 1982; Cam *et al.* 2000; Gavareski 1976; Lancaster and Rees 1979; McKinney 2006) and species diversity (Emlen 1974; Mills *et al.* 1989). Fitting with the intermediate-disturbance hypothesis (Wilson 1990), the maximal species diversity is generally found at intermediate levels of urbanization (Blair 1999; Jokimäki and Suhonen 1993; McKinney 2006). At the global scale, a comparative study between urban and non-urban sites suggested that urbanization has driven a severe decrease in the density of many bird species (Aronson *et al.* 2014). Overall, this spatial approach generally concludes that urbanization act as a filtering process selecting only specific species leading to the homogenization of communities.

But beyond the spatial relationships between urbanization and bird species or communities, whether the temporal dynamics of species and communities are modified along increasing levels of urbanization have received much less attention. Consequently, the investigation of bird synanthropy has been limited to a static consideration of responses to human settlement, casting some doubts on the ability of previous indicators to differentiate contrasting situations and ongoing responses. For instance, species can be more or less abundant along urbanization gradients but either decrease or increase in time along the same gradients. Urbanized areas can be either chosen or avoided by birds, and, in turns, these areas may represent either habitats of high quality where populations increase, or habitats of low quality where populations decrease. In other words, for a given species urbanized areas can represent sources or sinks (i.e. "ecological traps") depending on whether they are selected or avoided by that species and contribute positively or negatively to its temporal trend (Battin 2004). According to the "neighborhood effect" (Dunning *et al.* 1992), previously known as the "small-scale landscape effects" (Buechner 1989), species abundance may be strongly influenced by the characteristics of the contiguous patches. Thus, a given species could be less abundant in urban habitats because resources there are low, but increasing in the same habitat because the resources are even lower in other habitats. Last, species specific responses to habitat changes are not synchronized with environmental changes, and observed spatial

patterns can therefore be influenced by lagged responses creating extinction debt or colonization credits (Jackson and Sax 2010). Adopting a temporal approach to estimate synanthropy of birds is therefore crucial and both spatial and temporal relationships must be simultaneously studied to differentiate among these situations.

Among the few studies exploring the temporal trends in birds related to urbanization, Walcott (1974) documented a dramatic drop in bird species richness following massive decrease of natural habitats in two cities of Massachusetts between 1860 and 1964. Aldrich and Coffin (1979) documented an increase in bird species richness and in density following a housing development but a dramatic change in the abundance of the most common birds in Virginia between 1949 and 1979. Fitzgerald *et al.* (1999) showed a strong decrease in five bird species following a urbanization process in Missouri. In Europe, Nowakowski (1996) showed that the urban development of Olsztyn (Poland) between 1968 and 1993, led to the disappearance of six species, the appearance of five others, the decrease in abundance of 15 species and the increase of 11 others. Recently, in the USA, in forest areas where housing developed, Pidgeon *et al.* (2014) demonstrated a positive correlation between housing density and species richness, but also that species richness decreased in time when housing developed. One of their main findings was that where housing developed earlier and where housing densities were higher, the effect of housing development was the most negative. However, very few studies have conducted analysis of spatial and temporal dynamics of birds along an urbanization gradient over large spatial scales. Moreover, the benefits and detrimental effects of built-up areas on biodiversity were essentially studied at the population level for single species (for a review see Chace and Walsh 2006), but we failed to find a study comparing the proportion of birds more or less abundant in urbanized areas to birds increasing or decreasing in these habitats, as well as the temporal trends of these two categories of species among communities.

In this study, by coupling the fine-scale proportion of built areas with the distribution of the 119 most common breeding birds in France, we (i) proposed two new indicators of synanthropy allowing the quantitative estimation of species responses to urbanization according to the spatial distribution of their abundances ("urban dwellers" versus "urban avoiders"), or their temporal trends ("urban winners" versus "urban losers") along the proportion of built area. We also tested (ii) whether urban dwellers and winners could be characterized by specific life-history traits. Finally (iii) at the community level, we tested the relationships between the synanthropy of the communities and species richness, and we assessed the temporal, spatial and spatio-temporal trends in the synanthropy of bird assemblages.

2. Materials and methods

2.1. Data on buildings

We used a vector building dataset produced by the French National Geographic Institute (BD TOPO® - IGN) in which every single building is mapped at a scale of 1:5000 (here, cells of this dataset are interpolated using the nearest neighbor resampling method in a raster file with a spatial resolution of one pixel = 5 x 5 meters). This dataset is updated every three years depending on French administrative departments and represents the most accurate available data on human settlements in this country. In this study, we first merged the 96 latest building datasets corresponding to all French departments with a temporal extent from 2010 to 2013. We then extracted building area cover for each of the 2,124 plots where birds were sampled (see below).

2.2. Bird data

We used data from the French Breeding Bird Survey (FBBS), a large scale monitoring program that followed a standardized protocol in France since 2001 (Jiguet *et al.* 2012). In this program, a 2 km × 2 km plot was selected at random in a 10-km radius around the residence of each skilled volunteer ornithologist. In each plot, 10 point counts were evenly distributed across the different habitat types available within the plot. Then, in each point count, the birdwatcher recorded all birds seen and heard during 5 min in two sessions (April and May) during the breeding season. In this study, we used all the plots surveyed at least one year from 2001 to 2012 (i.e. 2124 plots) and we considered the 119 most common species that represent 99% of the total bird abundances. In each plot, only the maximal abundance of each species was selected between the two sessions.

2.3. Species life history traits

We selected 27 life history traits previously used by Devictor *et al.* (2010) and Godet *et al.* (2015) and mainly taken from Cramp (1977-1994) (see tableau 2.1. for the whole list of traits). These traits are either qualitative or quantitative and measure different aspects of resources used by birds, and were identified by several studies as traits potentially "filtered" by urbanization (see Chace and Walsh 2006). In addition of resource use and foraging strategy, these traits include three complementary facets of bird commonness developed by Godet *et al.* (2015), namely SAI, SGI and SRI. SAI represents the level of local abundance of a species (i.e. a high value of SAI means that the species is locally abundant). SGI represents the level of habitat specialization of a species (i.e. a high value of SGI means that the species is a habitat generalist). SRI represents the spatial extent of the geographical range of the species in France (i.e. a high value of SRI means that the species is widely distributed).

Tableau 2.1. List of life history traits taken from Cramp (1977-1994). SAI, SGI and SRI are three indices of species commonness taken from Godet *et al.* (2015) reflecting species mean local abundance, species generalization regarding its habitat selection (i.e. the opposite of its specialization), and species geographical range respectively.

Traits	Values
Migratory status	Sedentary/Migratory
Average weight (in g)	Quantitative continuous
Mean number of eggs per year	Quantitative continuous
Relation between weight and wing length	Quantitative continuous
Longevity (in years)	Quantitative continuous
Position of the nest	On the ground, on vegetation, on a cliff, on a cliff or on vegetation
Feeds on vertebrates	Yes/No
Feeds on invertebrates	Yes/No
Feeds on plants	Yes/No
Feeding strategy: pursues its prey	Yes/No
Feeding strategy: gleans its prey	Yes/No
Feeding strategy: pounces on its prey	Yes/No
Feeding strategy: grazes	Yes/No
Feeding strategy: digs	Yes/No
Feeding strategy: scavenges	Yes/No
Feeding strategy: probes	Yes/No
Feeding place: in water	Yes/No
Feeding place: in mud	Yes/No
Feeding place: on ground	Yes/No
Feeding place: among vegetation	Yes/No
Feeding place: in air	Yes/No
Species abundance index (SAI)	Quantitative continuous
Species generalization index (SGI)	Quantitative continuous
Species range index (SRI)	Quantitative continuous

2.4. Species indicators: urban dwellers and avoiders (S1), versus urban winners and losers (S2)

For a given species, we estimated the extent to which its site-scale abundance distribution and its temporal trend were related to the building area cover within each 2 km × 2 km plot. For each species, we performed a linear mixed model where the log-transformed abundance of the species was the explained variable, regressed over the continuous fixed effect of year (2001–2012), building area (hereafter "building", in m^2) and the interaction year:building. In order to account for the specificity of each site (e.g. the skill of observers and the structural spatial gradient of species distribution and other environmental variables), we considered the site as a factorial random effect in this model. We log-transformed abundance value rather than performing poisson or negative-binomial generalized model because it was the most efficient way to reduce the over-dispersion of residuals arising for narrower distributed species.

For each species, we extracted the model coefficients describing the population trend (year estimate), the effect of building area cover on abundance (building area estimate) and the interaction term (year:building estimate).

The regression coefficient for the effect of building area corresponds to the indicator S1 and represents the spatial dynamics of species along the urban gradient. Species with positive and high regression coefficient for the effect of building area are hereafter considered as "urban dwellers", and species with negative regression coefficient are hereafter considered as "urban avoiders".

The regression coefficient for the interaction term (year:building) corresponds to the indicator S2 and represents the temporal dynamics of species along the urban gradient. The species with even more positive temporal trends with increasing urbanization (given by the regression coefficient of the interaction year:building) are hereafter considered as "urban winners", and species with more negative trends with increasing urbanization are hereafter considered as "urban losers".

2.5. Community indicators

We calculated two community indicators C1 and C2, which correspond, for a given assemblage, to the abundance-weighted mean of S1 and S2 respectively. As several species can be gregarious and may be found at very low or very high numbers locally, C1 and C2 were also calculated using log (x+1) transformed abundances. In order to check whether potential changes in C1 or C2 can be driven only by change in species abundances or by local colonizations and extinctions of species, we also calculated non-weighted means of C1 and C2 (i.e. using presence-absence data instead of abundance). For example, in a community with one individual with a S1 value of 0.75, and three individuals of an indicator S1 of 2.25, then C1 = (1*0.75+3*2.25)/(1+3) = 1.875 considering raw abundances, C1 = (log(1+1)*0.75+log(3+1)*2.25)/(log(1+1)+log(1+3)) = 1.75 considering log (x+1) transformed abundances, and C1 = (0.75+2.25)/2 = 1.5 considering presence/absence data. We expect C1 (or C2) to increase following the increase in the relative abundance (or occurrence) of urban dwellers, i.e. with high S1 (or winners, with high S2).

2.6. Data analysis

Bird species were classified in different categories according to the magnitude and direction of their S1 and S2 values. For S1: significant urban dwellers (i.e. for which the spatial association was statistically significant and positive, $P < 0.05$), neutral urban dwellers (i.e. for which the spatial association was statistically non-significant, $P > 0.05$), significant urban avoiders (i.e. for which the spatial association was statistically significant and negative, $P < 0.05$). For S2: significant urban winners (i.e. for which the spatial association was statistically significant and positive, $P < 0.05$), neutral urban (i.e. for which the spatial association was statistically non-significant, $P > 0.05$), significant urban losers (i.e. for which the spatial association was statistically significant and negative, $P < 0.05$). The combination of these categories leads to a classification of species among 9 categories (see figure 2.1). For an illustrative purpose only, we also represent the proportion of

species with significant temporal increase of their abundance, with significant temporal decrease of their abundance, and with non-significant demographic abundance trends at the national scale, whatever the habitat they live in (calculated using a log-linear model with site as a random factor and year as a continuous variable over the period 2001-2012).

We used multiple linear regression models to test the relationship between the indicators S1 and S2 on the one hand, and all the life-history traits on the other hand. Best linear models were selected using the "regsubsets" function of the "leaps" package implemented in R. This function plots a measure of fit (using the R^2) against subset size (Miller 2002). This algorithm enables to select the best combination of factors (here, the life history traits) that best explains the variance of a variable (here, S1 and S2).

To test if species richness was maximal at intermediate levels of community synanthropy (as expected from the intermediate disturbance hypothesis), the links between C1 and C2 on the one hand, and bird species richness on the other hand were tested through simple linear regressions and second-order polynomial (quadratic) regressions, using data from all monitored plots between 2001 and 2012.

To test if the link between the driver (the area covered by buildings) and the two indicators C1 and C2 were robust and significant, the link between C1 and C2 on the one hand, and the area covered by buildings on the other hand, were tested through simple linear regressions, using data from all monitored plots between 2001 and 2012.

Temporal trends of C1 and C2 were estimated with linear mixed models, using data from all monitored plots between 2001 and 2012. In these models, plot was considered as a random factor and year as a continuous fixed-effect variable. These models thus provide the average trend in C1 and C2, accounting for variation among sites.

Spatial distributions of C1 and C2 were mapped using the mean values of C1 and C2 of all the 2124 plots, and these values were interpolated by the inverse distance weighting method.

Spatio-temporal (i.e. spatial distribution of temporal changes) of C1 and C2 were mapped using the "curve-fit" package for ArcGis® developed by De Jager and Fox (2013). "Curve-fit" allows to conduct linear regression analysis on the range of values within input raster images (here, the spatial distributions of C1 and C2 that have been interpolated by the inverse distance weighting method), independently for each pixel. Here we mapped both the slope of these linear regressions (that represents the spatial distribution in the temporal trend in C1 and C2) and the associated coefficient of determination R2. In this way, we were able to identify where C1 and C2 increased or decreased through time and across space and the corresponding map of confidence. The first year of monitoring (2001) was not taken into account for this analysis, because the monitored plots were too concentrated to give suitable interpolated maps.

3. Results

3.1. Urban dwellers and urban winners

The list of all the species with their respective dwelling (indicator S1) or winning (indicator S2) coefficients is presented in Appendix 2.1.

49 species (41%) were identified as urban dwellers (indicator S1), 22 species (18%) as urban winners (indicator S2), and 13 species (10%) were both urban dwellers and winners (figure 2.1).

More generally, the more a species was an urban dweller (indicator S1), the more it was an urban winner (indicator S2) (linear model between S1 and S2, $F_{1,117} = 16.41$, $R^2 = 0.12$, $P < 0.0001$).

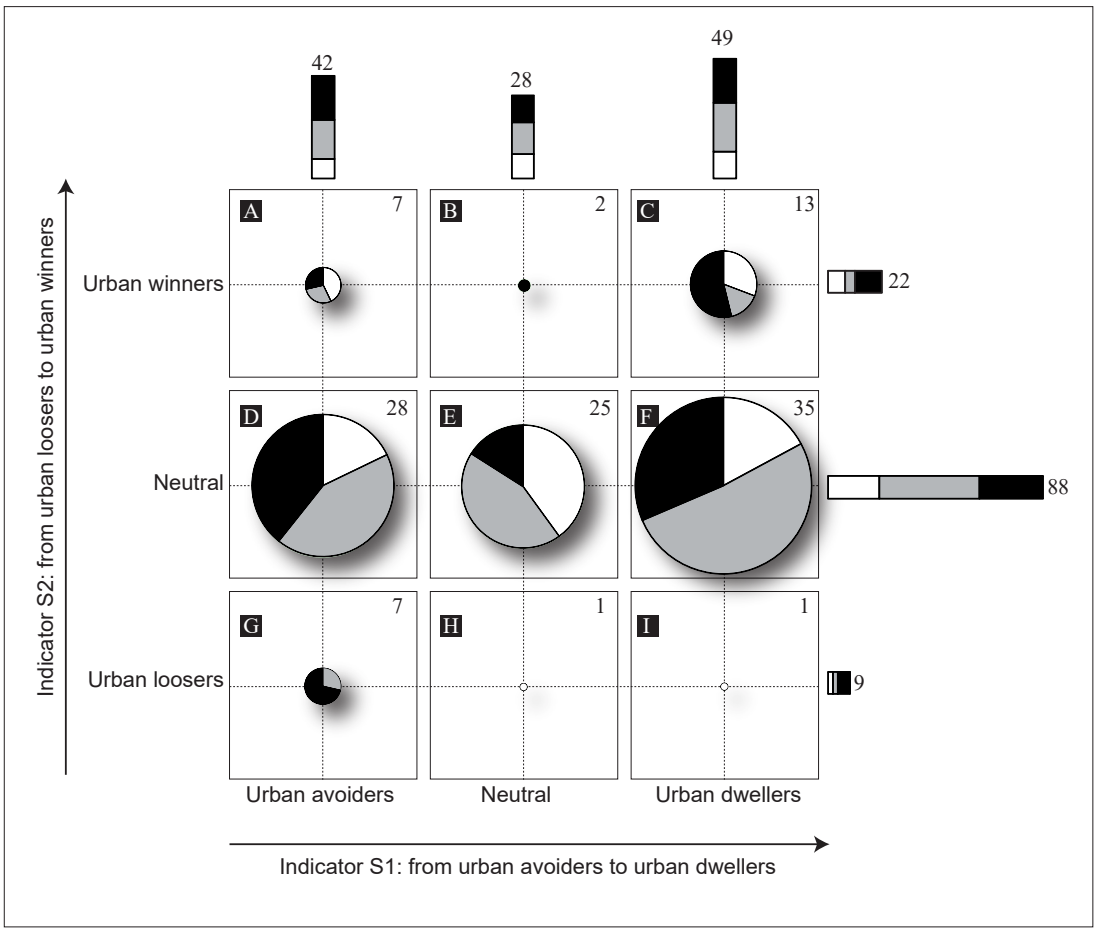


Figure 2.1. Number of bird species according to their status as urban dwellers (indicator S1) or as urban winners (indicator S2). The sizes of the circles are proportional to the number of species in each category. Bars indicate to total number of species in row and columns. Black indicates the number of species with positive abundance trends from 2000 to 2012, grey indicates the number of species with non-significant abundance traits from 2000 to 2012, white indicates the number of species with negative abundance trends from 2000 to 2012. Numbers indicate the number of species in each category which are labelled from "A" to "I".

3.2. Life history traits of urban dwellers and urban winners

The list of all the species with their respective life history traits is presented in Appendix 2.2.

Urban dwelling (S1) was positively and significantly linked with the following life history traits: ground foraging, species abundance index, species range index and negatively and significantly linked with the following traits: species generalization index, nesting on the ground (tableau 2.1).

Urban winning (S2) was positively and significantly linked with species abundance index and species generalization index (tableau 2.2).

Tableau 2.2. Best regression models for urban dwellers and urban winners in relation to species life history traits. 0< P < 0.001 (***); 0.001 < P < 0.01 (**); 0.01< P < 0.05 (*).

Indicator S1 : urban dwellers					
	Estimate	Std. error	*t* value	Pr(>|t|)	
Intercept	-0.1113565	0.0964824	-1.154	0.250934	
Feeds on the ground	0.0650053	0.0212027	3.066	0.002731	**
Species abundance index	0.0388726	0.0084414	4.605	1.11e-05	***
Species generalization index	-0.0038274	0.0011235	-3.407	0.000919	***
Species range index	0.0016240	0.0006134	2.647	0.009301	**
Nests on the ground	-0.0720553	0.0245150	-2.939	0.004010	**
Cavity-nester	0.0061923	0.0288293	0.215	0.830328	
Finds its food by digging	-0.0803287	0.0443676	-1.811	0.072944	
Relation between weight and wing length	0.1358445	0.1014492	1.339	0.183318	
Indicator S2: urban winners					
	Estimate	Std. error	*t* value	Pr(>|t|)	
Intercept	-7.218e-03	2.741e-03	-2.633	0.009645	**
Feeds in vegetation	-3.169e-03	1.913e-03	-1.656	0.100457	
Aerial feeder	-2.560e-03	2.136e-03	-1.199	0.233146	
Species abundance index	2.023e-03	5.553e-04	3.643	0.000408	***
Species range index	1.263e-04	4.061e-05	3.109	0.002375	**
Nests on vegetation	1.504e-03	1.485e-03	1.013	0.313368	

3.3. Link between the synanthropy of the communities and species richness

Species richness was linked to C1 and C2, with the highest levels of species richness found at medium levels of C1 and C2 (polynomial regressions of second order, C1: $F_{2,2121} = 231$, $R^2 = 0.17$, $P < 0.0001$; C2: $F_{2,2121} = 216$, $R^2 = 0.16$, $P < 0.0001$) (figure 2.2). These quadratic relationships explained more variance than linear ones (linear regression between species richness and C1: $F_{2,2122} = 0.93$, $R^2 = 0.0044$, $P = 0.33$; linear regression between species richness and C2: $F_{2,2122} = 5.9$, $R^2 = 0.0028$, $P = 0.014$).

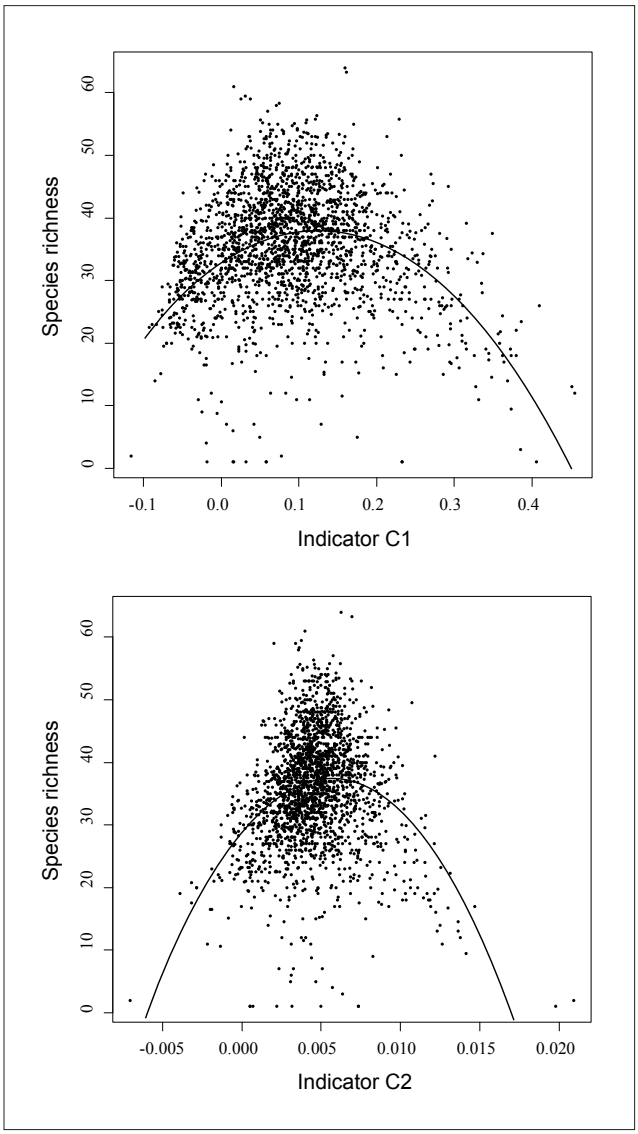


Figure 2.2. Relation between species richness (Y-axis) and the synanthropy of the communities (C1, X-axis on the first graph; C2, X-axis on the second graph). Black lines represent the polynomial regressions.

3.4. Link between the synanthropy of the communities and the density of buildings

C1 and C2 are positively and significantly correlated with the area covered by buildings (linear models; C1: $F_{2,2122} = 898.5$, $R^2 = 0.29$, $P < 0.0001$; C2: $F_{2,2122} = 747.5$, $R^2 = 0.26$, $P < 0.0001$).

3.5. Temporal trends in the synanthropy of the communities

During the period 2001-2012, we found a non-significant trend in C1 (figure 2.3 - linear model, F-statistic = 0.11, df = 10, P = 0.73). A non-significant decrease was also found using log (x+1) transformed abundances (figure 2.3 - linear model, F-statistic = 0.40, df =10, P = 0.53). However, using presence-absence transformed abundances, we found a weak but significant decrease in C1 figure 2.3 linear model, F-statistic = 5.32, df = 10, P = 0.043).

C2 significantly increased (figure 2.3 - F-statistic = 7.76, df = 10, P = 0.019). We found similar trends using log (x+1) transformed abundances (figure 2.3 - F-statistic = 7.26, df = 10, P = 0.022) or presence-absence transformed abundances (figure 2.3 - F-statistic = 5.16, df = 10, P = 0.046).

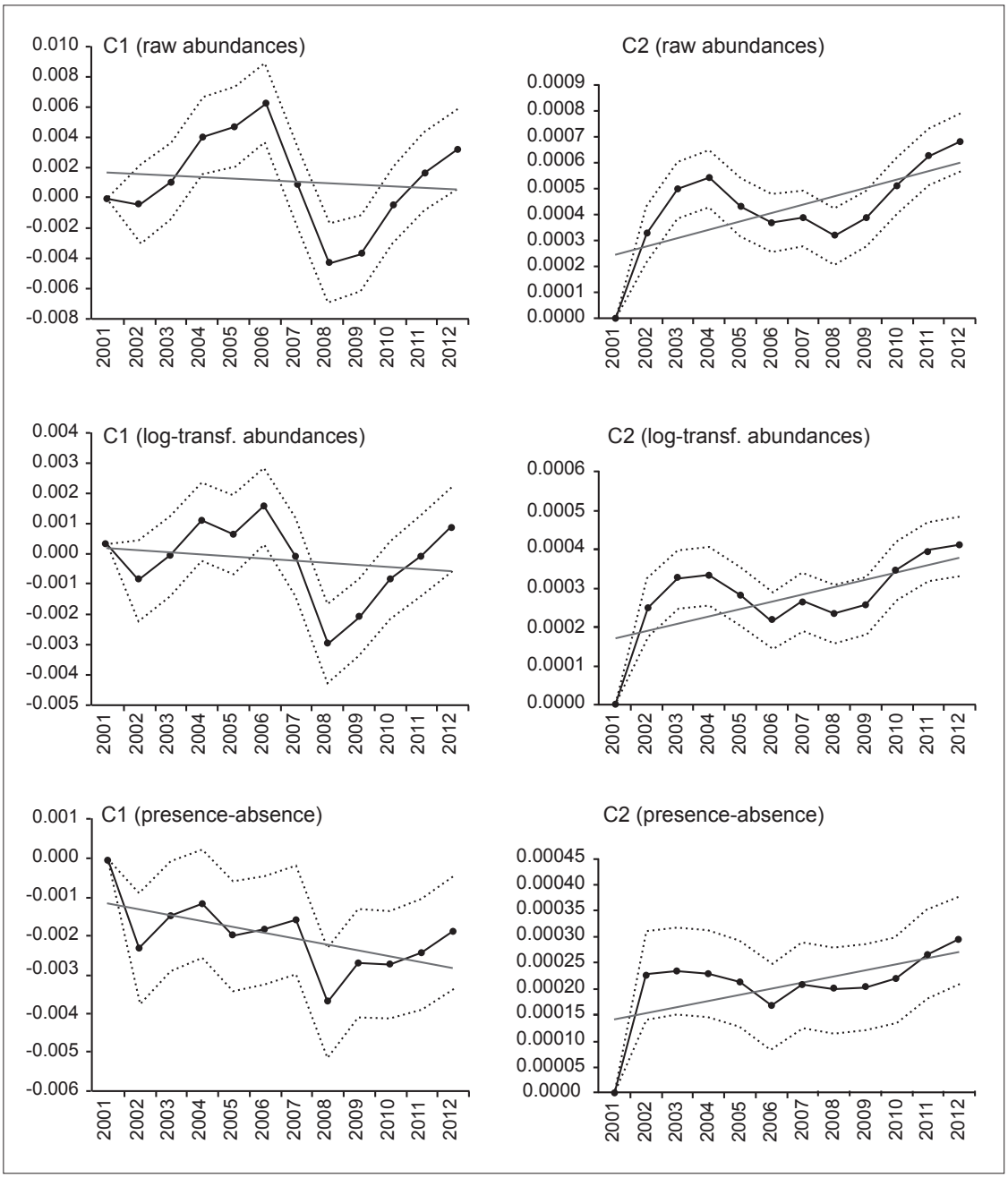


Figure 2.3. Temporal trend of C1 (left) and C2 (right) from 2001 to 2012 (first year set to zero). For C1 and C2, we proposed 3 different indicators respectively based on raw abundances of birds (first line), log-transformed abundances of birds (middle) or presence-absence of bird species (third line). Dashed lines represent errors around the mean.

3.6. Spatial distribution of the synanthropy of the communities

Overall, the different maps of synanthropy of bird communities (figure 2.4) were very similar either by considering the proportion of urban dwellers (C1) or of urban winners (C2), or by considering indicators respectively based on raw abundances of birds, log-transformed abundances of birds, or presence-absence of bird species. Low levels of synanthropy (in blue on the maps) were found in mountainous areas (Pyrénées, Alps, Massif Central), and the forest region of North-Eastern France. At the opposite, high levels of synanthropy were found in densely populated areas as well in the most cultivated areas of Western France and close to the largest cities.

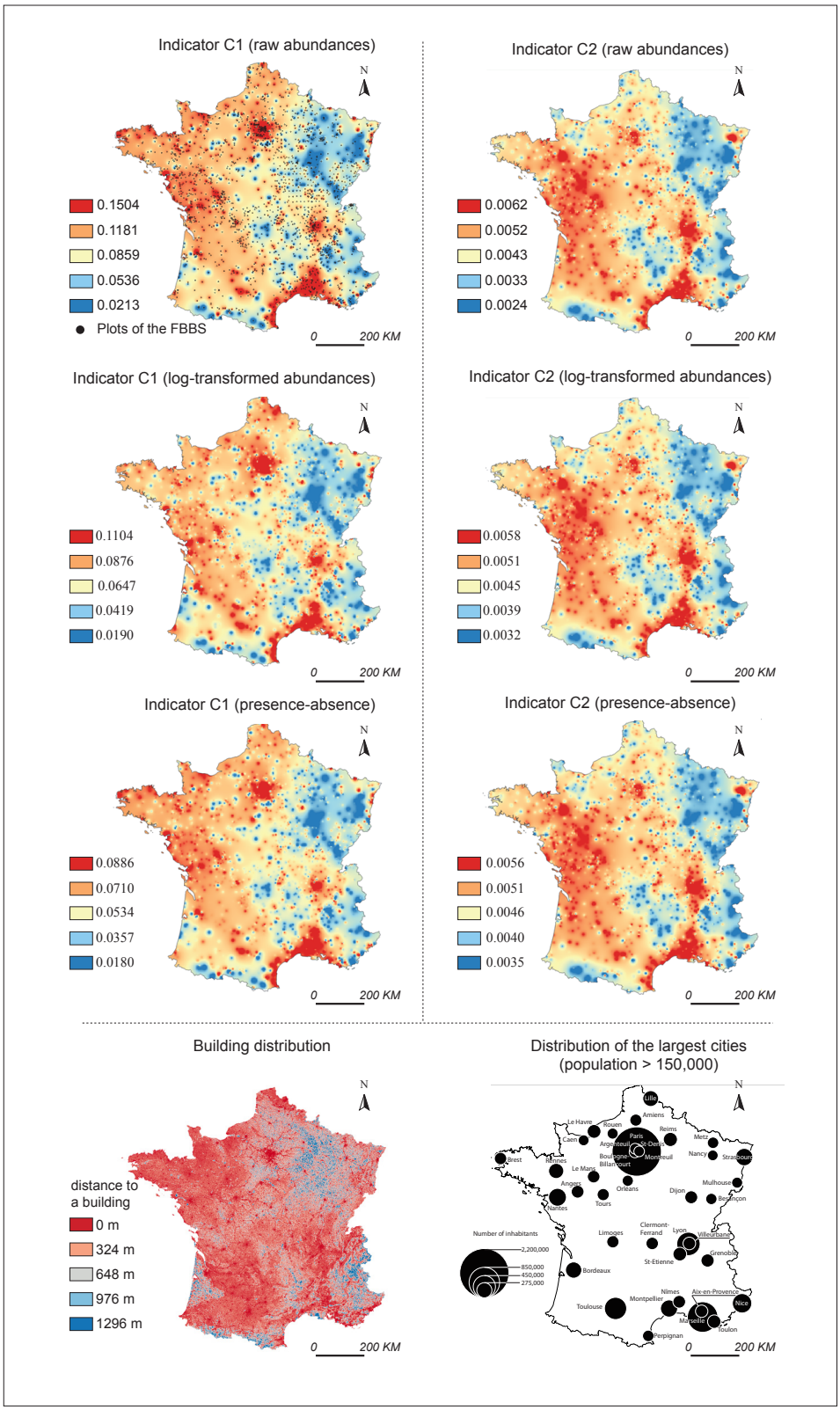


Figure 2.4. Spatial distribution of the synanthropy of bird communities according to the C1 indicator and the C2 indicator, based on raw abundances of birds, log-transformed abundances of birds, or presence-absence of bird species. Black dots correspond to the monitored plots in the French Breeding Bird Survey. For an illustrative purpose, the distribution of buildings as well as the distribution of the main cities were also mapped.

3.7. Spatio-temporal dynamics of the synanthropy of the communities

When mapping the linear temporal trends of C1 and C2 from 2002 to 2012, we also found a clear spatial congruence between C1 and C2. The areas where bird communities were becoming richer in urban dwellers (positive trends in C1 – in red in figure 2.5) and richer in urban winners (positive trends in C2 – in red in figure 2.5) roughly corresponded to intermediate levels of mean C1 and C2 (in yellowish in figure 2.4).

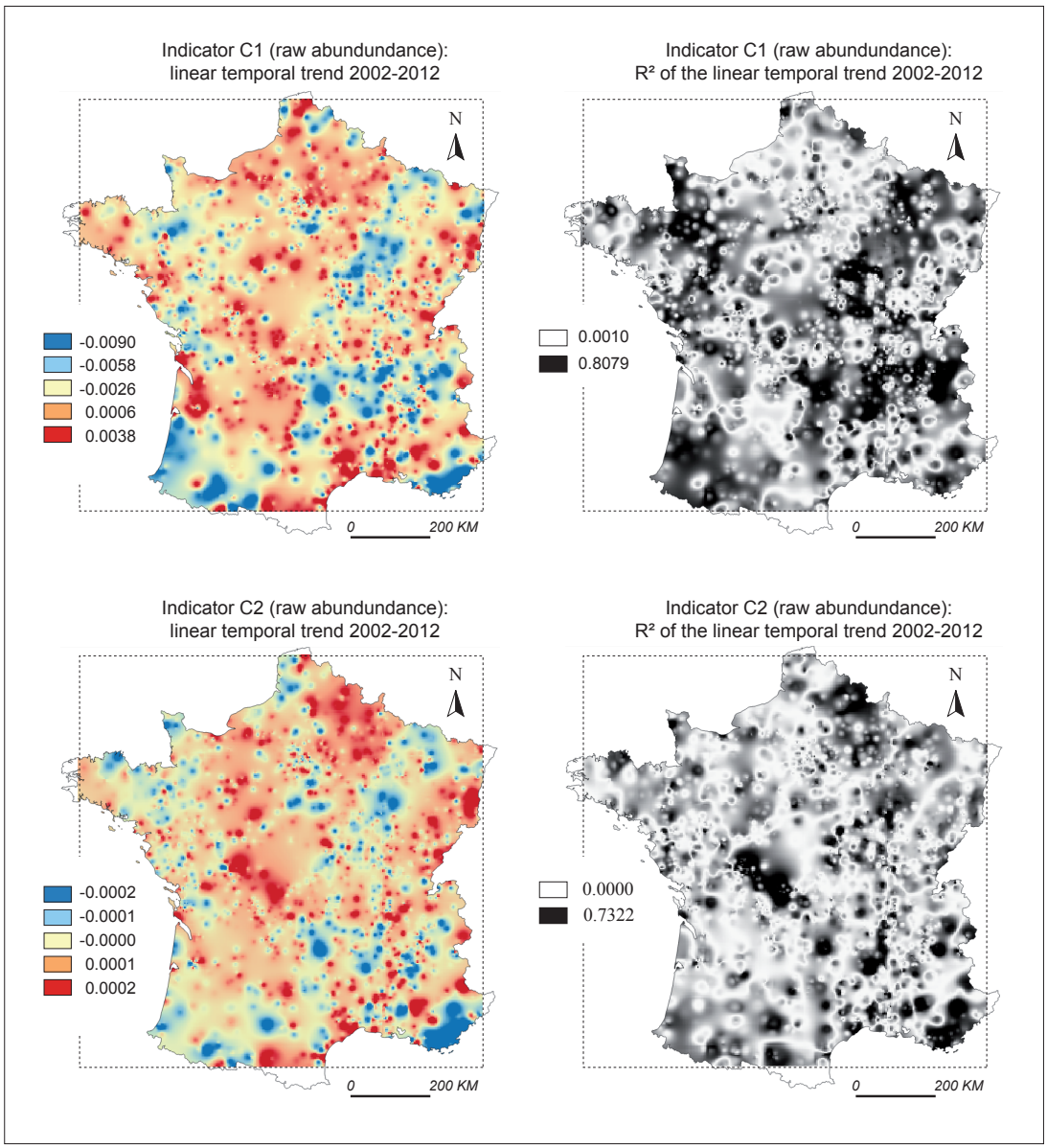


Figure 2.5. Spatio-temporal trends in C1 (first line) and C2 (second line). Linear trend (left) and R^2 (right) associated to the linear models. Dashed lines represent the spatial limit of the overlap of the maps of C1 and C2 between 2002 and 2012.

4. Discussion

In this paper, we proposed two novel indicators of species and community responses to urbanization in considering their spatial and temporal dynamics separately along a gradient of increasing proportion of built-up areas. Using this approach, we found that almost half of the common breeding bird species (49 among 119 - 43%) can be considered as urban dwellers. Indeed, the abundances of these species are positively associated with building density. Using a worldwide dataset, Aronso *et al.* (2014) recently estimated that 2,041 on 10,052 bird species, i.e. 20% of the bird species of the world, occur in cities. The high proportion of bird species we identified as urban dwellers in France is probably due to the old and intense history of urbanization in France.

Classifying species according to S1 and S2 leads to different and more nuanced categories (figure 2.1): future urban dwellers (category "A" figure 2.1), urban dwellers that still increase in built areas (category "C" figure 2.1), urban avoiders and losers (category "G" figure 2.1), urban dwellers decreasing in built areas. This last category can be considered as species caught in "ecological traps" (category "I" figure 2.1). There is also probably important contrast regarding the value of S1 and S2 within each species (i.e. at the population level) in time and space that is not taken into account in this paper. Therefore, the values of S1 and S2, have to be considered as a classification of the species relative to each other, rather than in terms of absolute values. For example, the Blackbird *Turdus merula* is known to become more and more synanthropic in time, and is not yet synanthropic in a few areas in Europe such as in southeastern France where its abundance is also very low (see Evans *et al.* 2010); it S1 and S2 values would thus be probably different if we consider different areas or different periods.

Our species urban dwelling indicator (S1) is highly correlated with the synanthropic indicator of Nuorteva (1971) in Finland, which took into account the respective proportion of individuals present in urban, rural and uncultivated areas (linear model between the synanthropic indicator of Nuorteva and S1: for the 23 species common to both datasets, $F_{1,21} = 17.34$, $R^2 = 0.45$, $P < 0.001$). S1 is also highly correlated with the hemeroby score developed by Battisti and Fanelli (2016) for breeding birds in central Italy (linear model between the hemeroby score of Battisti and Fanelli and S1 for the 63 species common to both datasets, $F_{1,61} = 37.8$, $R^2 = 0.38$, $P < 0.001$).

Urban winners, i.e. birds for which populations increase in time where building density is high, represent 18% (22 among 119) of the common breeding bird species, that is to say two times less that urban dwellers. S2 is a complementary facet of S1, as a species can be an urban dweller (high S1) but may be an urban loser (low S2). Although this combination is rare with our dataset (only one species), it may enable to detect species for which cities may act as ecological traps (Battin 2004), hosting sink populations.

The species traits associated to synanthropy and synanthropisation according to our study correspond to the species traits already identified by several authors as traits associated with city birds. We found that both urban dwellers and winners are species with high local abundances, and

large range distribution, which corresponds respectively to the findings of Kark *et al.* (2006) who found that city birds are social birds (and thus rather colonial), and Bonier *et al.* (2007) who found that city birds are species with large latitudinal and altitudinal ranges. We also found that urban dwellers are ground feeders, which can be linked to many studies revealing that city birds are also species that tend to feed on the ground (Allen and O'Connor 2000; Chace and Walsh 2006; Emlen 1974; Kark 2006). We combine to these studies that on average, urban dwellers do not nest on the ground, and are habitat specialists.

At the national scale, S1 and S2 do not reveal the ongoing reorganization of bird assemblages towards more or less urban dwellers and winners. We did not find particular trends in community composition using overall change in community weighted means. Indeed, the C1 indicator, revealing the proportion of urban dwellers within communities, does not significantly increase from 2001 to 2012, and even slightly decreases when the temporal trend is reflecting the balance of local extinction and extirpation (i.e. using presence-absence data instead of abundances). This might be explained by the very old history of human anthropization in France. Analyzing the bird community dynamics according to human development over the last decade means that we analyze the result of this perturbation long after it started, in a country already deeply modified by human settlements. However, as revealed by the trend in the C2 indicator, urban winners are more and more dominating the communities, suggesting that these species are probably benefiting from building development by colonizing (category "A" in figure 2.1) and expanding (category "C" in figure 2.1) in built landscapes.

At the scale of the communities, the highest values of species richness are found at intermediate levels of community synanthropy (both for C1 and C2). C1 and C2 may be considered as indicators of perturbation revealing a human footprint on bird communities. When human pressure is moderate, it favors the presence of many species, following the intermediate disturbance hypothesis (see Connell 1978) found in the relationship between bird richness and the level of urbanization. McKinney (2006) also found that the highest bird diversity is found in suburbs and the lowest diversity in the core of the cities. In Italy, Battisti and Fanelli (2016) also found that the highest bird species richness occurred in intermediate level of habitat hemeroby. Buildings may thus play a role of "keystone structures" (Tews *et al.* 2004) for several bird species by providing more niches. Looking at the identity of the species, because species with high S1 and S2 are rather common species (abundant, with large geographical range and/ or generalist), it is more likely that the increase in species richness correspond to an increase in the commonest species (i.e. species with the highest local abundances and ranges) within communities, which can be considered as a specific form of biotic homogenization (Devictor *et al.* 2008).

Interestingly, the non-significant or weak temporal trends in the average synanthropy of bird communities measured at the national scale (C1 and C2) mask a clear spatial segregation of these values as well as a non-random spatial distribution of the local temporal trends. High levels of synanthropy are found in densely built areas Western France and around the largest cities, as op-

posed to mountainous and forest landscapes with low building densities (North-Eastern France, mountains of the Alps and the Pyrénées, extreme Southwest) in which the average values of C1 and C2 are low (figure 2.4). The local temporal trends in C1 and C2 are also found in areas dominated by human settlements and reflect a less documented dynamics: the relative local enrichment in urban dwellers and winners. Several areas can be highlighted in which those dynamics occur and mirror a rapid response of bird communities to local land-use and land-cover changes.

The two indicators S1 and S2, applied at the community levels (C1 and C2) are robust, as the temporal, spatial and spatio-temporal trends we highlighted do not change by taking into account raw abundances of birds, log-transformed abundances or the presence-absence of species. We also found a robust and significant link between the area covered by buildings and the two indicators C1 and C2. Although these links are expected by construction (S1and S2 are derived from the relationships between abundances and built-up areas) this confirm that these two indicators actually reflect the level of urbanization and can be used as a proxy to determine the influence of this driver on the avifauna. In particular, such indicators can be used in the monitoring of the human influence on biodiversity and can be applied on different taxonomic groups wherever large-scale monitoring schemes of biodiversity are running. We thus propose to use these more complete indicators of synanthropy to different taxonomic groups and with different spatial and temporal resolution to better describe the human footprint on biodiversity.

Annexe 2.1.

List of all the species with their respective dwelling (indicator S1) or winning (indicator S2) coefficients.

Scientific names	S1	S2	Population dynamics 2001 -2012	A	B	C	D	E	F	G	H	I
Acrocephalus palustris	0,007	0,001	0,003	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Acrocephalus schoenobaenus	0,006	0,001	-0,002	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Acrocephalus scirpaceus	0,010	0,000	0,003	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Aegithalos caudatus	0,010	0,007	-0,001	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Alauda arvensis	-0,016	0,008	-0,048	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Alectoris rufa	0,017	0,001	0,000	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Anas platyrhynchos	0,139	0,018	0,022	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Anthus campestris	-0,010	0,000	0,000	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Anthus pratensis	0,005	0,001	-0,018	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Anthus trivialis	-0,181	0,011	0,019	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Apus apus	0,086	0,012	0,011	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Ardea cinerea	0,032	0,000	-0,005	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Bubulcus ibis	0,003	0,006	0,004	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Burhinus oedicnemus	0,001	0,001	0,004	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Buteo buteo	-0,005	-0,011	0,000	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Carduelis carduelis	0,248	0,021	-0,081	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Certhia brachydactyla	-0,063	-0,009	0,024	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Certhia familiaris	-0,023	-0,003	0,006	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Cettia cetti	0,032	0,002	-0,010	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Chloris chloris	0,389	0,029	-0,061	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Chroicocephalus ridibundus	0,016	0,001	-0,005	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Cisticola juncidis	0,016	0,001	-0,016	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coccothraustes coccothraustes	-0,090	-0,009	0,012	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Columba livia	0,256	0,014	0,026	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Columba oenas	-0,014	0,001	0,011	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Columba palumbus	0,070	0,025	0,153	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Corvus corax	-0,011	0,001	0,002	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Corvus corone	0,233	0,001	0,053	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Corvus frugilegus	0,072	0,021	-0,010	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Corvus monedula	0,102	0,004	0,020	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Coturnix coturnix	-0,029	0,003	0,012	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Cuculus canorus	-0,138	0,004	0,005	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Cyanistes caeruleus	0,097	0,012	0,033	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Cygnus olor	0,014	0,000	0,006	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Delichon urbicum	0,074	0,001	0,010	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Dendrocopos major	-0,155	0,023	0,049	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Dendrocopos medius	-0,068	-0,005	0,007	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Dryobates minor	-0,007	-0,001	-0,002	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Dryocopus martius	-0,104	0,003	0,016	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Egretta garzetta	0,004	0,001	-0,003	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Emberiza calandra	-0,032	-0,002	0,004	0	0	0	1	0	0	0	0	0

Emberiza cia	-0,010	-0,002	-0,001	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Emberiza cirlus	0,085	0,002	0,004	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Emberiza citrinella	-0,007	-0,003	-0,077	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Emberiza schoeniclus	-0,002	0,001	-0,006	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Erithacus rubecula	-0,145	-0,010	-0,090	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Falco tinnunculus	0,065	0,000	-0,001	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Fringilla coelebs	-0,143	-0,010	0,025	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Fulica atra	0,021	0,003	0,002	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Galerida cristata	0,009	0,001	0,000	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Gallinula chloropus	0,063	-0,003	-0,005	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Garrulus glandarius	-0,118	-0,008	0,056	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Himantopus himantopus	-0,003	0,000	0,000	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Hippolais polyglotta	0,037	0,015	0,054	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Hirundo rustica	0,169	0,002	-0,001	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Jynx torquilla	-0,017	-0,008	0,001	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Lanius collurio	0,009	0,004	0,003	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Larus argentatus	0,020	-0,001	0,001	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Larus fuscus	0,005	0,001	-0,002	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Larus michahellis	0,012	0,004	0,001	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Linaria cannabina	0,041	0,001	-0,050	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Locustella naevia	-0,027	-0,010	-0,001	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Lophophanes cristatus	-0,100	0,007	0,001	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Loxia curvirostra	-0,022	0,000	0,003	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Lullula arborea	-0,018	0,003	-0,009	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Luscinia megarhynchos	0,069	0,008	0,041	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Merops apiaster	0,006	0,002	0,000	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Milvus migrans	0,024	0,006	0,013	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Motacilla alba	0,098	-0,007	0,005	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Motacilla cinerea	0,013	0,000	-0,002	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Motacilla flava	-0,046	-0,002	0,016	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Muscicapa striata	-0,001	-0,003	0,006	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Oenanthe oenanthe	-0,009	-0,003	-0,004	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Oriolus oriolus	0,009	0,002	0,017	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Parus major	0,105	0,012	0,053	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Passer domesticus	0,751	0,018	-0,009	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Passer montanus	0,045	0,007	-0,026	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Perdix perdix	-0,022	-0,005	-0,003	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Periparus ater	-0,086	0,002	-0,002	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Phalacrocorax carbo	0,008	0,003	0,005	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Phasianus colchicus	0,015	0,020	0,064	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Phoenicurus ochruros	0,294	0,000	0,014	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Phoenicurus phoenicurus	0,036	0,002	0,045	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Phylloscopus bonelli	-0,047	-0,008	0,014	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Phylloscopus collybita	-0,121	0,014	-0,058	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Phylloscopus sibilatrix	-0,118	-0,003	0,000	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Phylloscopus trochilus	-0,154	0,006	0,008	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Pica pica	0,406	0,005	0,024	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Picus viridis	0,132	0,018	0,012	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Podiceps cristatus	0,007	-0,001	-0,003	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Poecile montana	-0,025	-0,001	-0,002	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Poecile palustris	-0,133	-0,012	0,033	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Prunella modularis	0,096	-0,008	-0,025	0	0	0	0	0	1	0	0	0

Pyrrhula pyrrhula	-0,061	-0,004	-0,011	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Regulus ignicapillus	-0,070	0,007	0,011	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Regulus regulus	-0,056	-0,001	-0,014	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Saxicola rubetra	0,004	0,001	-0,013	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Saxicola rubicola	0,058	0,006	-0,042	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Serinus serinus	0,180	0,014	-0,045	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Sitta europaea	-0,169	-0,010	0,028	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Streptopelia decaocto	0,463	0,004	0,056	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Streptopelia turtur	-0,087	0,017	-0,067	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Strix aluco	-0,015	0,001	0,005	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Sturnus vulgaris	0,452	0,006	0,003	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Sylvia atricapilla	-0,013	0,001	0,084	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Sylvia borin	-0,068	-0,002	-0,014	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Sylvia cantillans	-0,036	-0,004	0,004	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Sylvia communis	0,058	0,007	0,002	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Sylvia curruca	-0,002	-0,001	0,004	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Sylvia melanocephala	-0,018	-0,003	-0,008	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Sylvia undata	-0,029	-0,001	-0,007	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Tadorna tadorna	-0,001	-0,001	0,000	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Troglodytes troglodytes	-0,017	-0,004	-0,077	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Turdus merula	0,102	-0,014	-0,011	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Turdus philomelos	-0,143	0,014	-0,015	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Turdus pilaris	0,004	0,001	-0,006	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Turdus viscivorus	-0,091	0,014	-0,001	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Upupa epops	0,043	0,006	0,008	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Vanellus vanellus	0,016	0,001	-0,008	0	0	0	0	0	1	0	0	0

Annexe 2.2.

List of life history traits of the 119 studies species.

Migratory status (Sedentary/Migratory), Average weight (in g) (Quantitative continuous), Mean number of eggs per year (Quantitative continuous), Relation between weight and wing length (Quantitative continuous), Longevity (in years) (Quantitative continuous), Position of the nest (H=on the ground, E=on vegetation, R=on a cliff, T=in a cavity, RE= on a cliff or on vegetation), Feeds (V= vertebrates, I= invertebrates, P= plants, IP= invertebrates/plants, VI= vertebrates/ invertebrates, VIP= vertebrates/plants/invertebrates), Feeding strategy (Pu=pursuit, Gl=gleaning, Po=pouncing, Gr=grazing, Di=digging, Sc=scavenging, Pr=probing), Feeding place (W=water, M=mud, G=ground, V=vegetation, A=air), Species abundance index (SAI) (Quantitative continuous), Species generalization index (SGI) (Quantitative continuous), Species range index (SRI) (Quantitative continuous).

Scientific names	Migratory status	Average weight (in g)	Mean number of eggs per year	Relation between weight and wing length	Longevity (in years)	Position of the nest	Feeds	Feeding strategy	Feeding place	SAI	SGI	SRI
Acrocephalus palustris	migratory	13	4	0,6579	8	E	I	Pu	V	1,43	33,69	18,99
Acrocephalus schoenobaenus	migratory	11,5	5	0,6842	7	E	I	Pu	V	1,6	34,08	36,43
Acrocephalus scirpaceus	migratory	12,5	4,5	0,6579	12	E	IP	Pu	V	1,64	23,82	52,14
Aegithalos caudatus	sedentary	8	10	0,7429	8	E	IP	PuGl	V	2,09	36,49	63,47
Alauda arvensis	sedentary	45	16,2	0,5286	12	H	IP	GlDi	G	2,26	0	58,68
Alectoris rufa	sedentary	425	26	0,6947	6	H	P	GlGr	G	1,43	29,17	42,64
Anas platyrhynchos	sedentary	1125	11	0,6313	29	H	IP	GlGr	W	3,53	12,82	60,35
Anthus campestris	migratory	24	9	0,6415	5	H	IP	Pu	G	1,37	33,09	14,36
Anthus pratensis	sedentary	20,5	8	0,617	8	H	IP	PuGl	G	1,66	36,81	33,17
Anthus trivialis	migratory	22,5	10	0,6346	8	H	I	Pu	A	1,31	28,26	59,46
Apus apus	migratory	41,5	3	0,3667	21	R	I	Pu	A	5,4	26,81	63,48
Ardea cinerea	sedentary	900	4	0,5081	25	E	VI	Po	WG	1,62	21,5	64,43
Bubulcus ibis	sedentary	350	4,5	0,543	15	H	VI	Gl	G	4,86	42,61	6,3
Burhinus oedicnemus	migratory	410	2	0,5185	16	H	VI	PuGl	G	1,45	33,53	18,77
Buteo buteo	sedentary	875	3	0,4481	25	E	V	Po	A	1,13	26,95	63,48
Linaria cannabina	sedentary	17,5	10	0,6087	9	H	IP	PuGl	GV	2,11	33,61	63,48
Carduelis carduelis	sedentary	16	10	0,5778	8	E	IP	Gl	GV	1,86	26	63,3
Chloris chloris	sedentary	29,5	10	0,5769	13	E	IP	PuGl	V	1,54	18,89	63,12
Certhia brachydactyla	sedentary	10	13	0,6579	9	T	I	Di	V	1,18	29,25	63,06
Certhia familiaris	sedentary	9,5	11	0,6234	7	T	I	Di	V	1,11	24,03	17,26
Cettia cetti	sedentary	14	9	0,9643	5	E	I	PuGl	GA	1,56	20,99	41,52
Cisticola juncidis	sedentary	10	12,5	0,7692	5	E	IP	PuGl	GV	1,39	16,63	9,7
Coccothraustes coccothraustes	sedentary	55	4,5	0,5806	10	E	IP	PuGl	V	1,44	23,45	48,09
Columba livia	sedentary	270	10	0,5639	6	R	P	Gl	G	7,17	14,33	51,51

Columba oenas	sedentary	295	5	0,5	12	T	P	Gl	V	1,3	41,95	44,85
Columba palumbus	sedentary	485	2,25	0,529	16	E	IP	Gl	GV	1,82	35,29	63,4
Corvus corax	sedentary	525	4,5	0,4896	20	E	VIP	GlSc	GV	1,41	42,32	20,35
Corvus corone	sedentary	1145	4,5	0,5342	16	RE	VI	Sc	G	1,97	35,99	63,48
Corvus frugilegus	sedentary	450	4	0,5371	20	E	P	Gl	G	7,67	31,61	36,15
Corvus monedula	sedentary	245	5	0,4818	14	T	VIP	Gl	GV	4	39,77	58,24
Coturnix coturnix	migratory	102,5	25	0,5075	8	H	IP	Gl	G	1,11	17,97	61,3
Cuculus canorus	migratory	117,5	13	0,55	13	E	VI	Gl	V	1,19	34,09	63,48
Cygnus olor	sedentary	11000	6,5	0,5644	20	H	IP	Gr	WG	3,12	38,04	34,22
Delichon urbicum	migratory	18	8	0,4545	15	R	I	Pu	A	5,52	34,24	63,55
Dendrocopos major	sedentary	80	5,5	0,6164	11	T	IP	Di	V	1,19	27,31	62,52
Dendrocopos medius	sedentary	65	5,5	0,6269	8	T	I	Di	V	1,14	19,79	37,44
Dryobates minor	sedentary	20	5	0,5577	7	T	I	Di	V	1,08	40,41	59,17
Dryocopus martius	sedentary	325	5	0,697	11	T	IP	Di	V	1,06	23,1	38,18
Egretta garzetta	sedentary	500	4,5	0,6742	9	E	VI	Po	W	2,03	35,48	27,76
Emberiza cia	sedentary	25	11,25	0,6667	10	R	IP	Gl	G	1,44	39,05	17,42
Emberiza cirlus	sedentary	21	10,5	0,6226	10	E	IP	Gl	GV	1,22	26,63	56,93
Emberiza citrinella	sedentary	27	10	0,6226	12	H	IP	Gl	GV	1,41	24,37	57,63
Emberiza schoeniclus	sedentary	20,5	9	0,6458	11	H	IP	Pu	GV	1,41	18,54	48,71
Erithacus rubecula	sedentary	19	10	0,6667	15	E	IP	Gl	GV	1,44	29,65	63,47
Falco tinnunculus	sedentary	245	4,5	0,4897	16	E	VI	Po	G	1,18	29,21	62,9
Fringilla coelebs	sedentary	21,5	4,5	0,62	14	E	IP	Gl	GV	1,97	37,97	63,46
Fulica atra	sedentary	775	16	0,5	18	H	IP	GlGr	W	2,85	24,87	51,36
Galerida cristata	sedentary	40	10	0,5397	5	H	IP	Gl	G	1,35	33,26	31,47
Gallinula chloropus	sedentary	330	14	0,6381	15	H	IP	GlGr	W	1,32	16,97	60,77
Garrulus glandarius	sedentary	165	6	0,68	18	E	VIP	PuGl	GV	1,38	31	63,46
Himantopus himantopus	migratory	180	4	0,5	10	H	I	Pr	WM	2,82	33,84	62,28
Hippolais polyglotta	migratory	12,5	4	0,6667	6	E	I	Pu	VA	1,24	32,69	61,94
Hirundo rustica	migratory	20,5	9	0,4848	16	R	I	Pu	A	2,88	24,78	63,13
Jynx torquilla	migratory	37,5	13,5	0,6346	10	E	I	Gl	G	1,13	43,41	42,8
Lanius collurio	migratory	34,5	4,5	0,6863	7	E	VI	PuPo	G	1,31	24,52	49,19
Larus argentatus	sedentary	1000	3	0,4236	32	H	VI	GlSc	MG	7,2	43,91	3,57
Larus fuscus	migratory	825	3	0,4058	26	H	VIP	GlSc	WMG	7,31	46,98	5,62
Larus michahellis	sedentary	1000	2,5	0,4375	25	H	V	Pu	WMG	5,12	42,69	10,06
Chroicocephalus ridibundus	sedentary	287,5	2,5	0,402	32	H	VIP	PuGl	WMG	5,1	38,35	24,77
Locustella naevia	migratory	13	11	0,6667	5	H	I	Pu	VA	1,11	36,5	46,01
Loxia curvirostra	sedentary	40	3,5	0,6071	4	E	IP	GlGr	V	2,87	38,03	15,78
Lullula arborea	sedentary	26	8,75	0,4833	8	H	IP	PuGl	GV	1,31	23,11	48,62
Luscinia megarhynchos	migratory	22,5	9	0,6957	5	H	I	Gl	GV	1,66	28,43	60,37
Merops apiaster	migratory	61	6,5	0,6022	7,5	T	I	Pu	GA	3,92	43,47	10,01
Emberiza calandra	sedentary	46,5	7,5	0,6034	10	H	IP	Gl	GV	1,62	13,88	37,46
Milvus migrans	migratory	800	2,5	0,3966	23	E	V	Sc	MG	1,46	38,62	49,8
Motacilla alba	sedentary	23	11	0,5806	10	T	I	Pu	G	1,28	29,12	63,22
Motacilla cinerea	sedentary	20	10	0,6379	3	T	V	Pu	WM	1,26	28,62	53,91
Motacilla flava	migratory	23	7,5	0,6071	8	H	I	Pu	V	1,7	7,66	41,43
Muscicapa striata	migratory	16	10	0,5773	9	E	I	Pu	A	1,21	42,91	61,49
Oenanthe oenanthe	migratory	23,5	8,25	0,4918	7	T	IP	PuGl	GVA	1,68	34,6	21,46
Oriolus oriolus	migratory	71,5	5	0,6316	8	E	IP	PuGl	V	1,18	31,52	55,77
Periparus ater	sedentary	9	20	0,6053	7	T	IP	Gl	VA	1,62	13,34	48,1
Cyanistes caeruleus	sedentary	10,5	9	0,8846	15	T	IP	Gl	V	1,51	37,02	62,71
Lophophanes cristatus	sedentary	11,5	13	0,575	5	T	IP	Gl	V	1,29	15,15	56,58
Parus major	sedentary	18,5	15,75	0,5714	15	T	I	Gl	GV	1,61	40,26	63,48
Poecile montana	sedentary	10,5	8	0,6216	9	T	IP	Gl	GV	1,3	34,84	50,69
Poecile palustris	sedentary	10,5	8,5	0,5227	10	T	IP	Gl	GV	1,35	23,47	59,47
Passer domesticus	sedentary	30	10	0,6	13	R	IP	Gl	GV	4,78	0,26	63,48

Passer montanus	sedentary	22	12,5	0,56	10	T	IP	Gl	G	2,77	37,7	60,37
Perdix perdix	sedentary	400	15	0,6452	7	H	IP	Gl	G	2,08	8,03	50,83
Phalacrocorax carbo	migratory	2250	5	0,6	20	E	V	Pu	W	3,08	42,12	9,67
Phasianus colchicus	sedentary	1150	12	0,8875	8	H	IP	Gl	G	1,2	32,32	61,92
Phoenicurus ochruros	sedentary	17	10	0,5714	8	T	I	PuGl	GA	1,3	10,97	63,03
Phoenicurus phoenicurus	migratory	16	12	0,6222	9	T	I	PuGl	V	1,19	32,93	54,14
Phylloscopus bonelli	migratory	8	5,5	1	7	H	I	PuGl	VA	1,45	29,82	49,23
Phylloscopus collybita	migratory	7,5	11	0,6286	7	H	I	Pu	V	1,41	31,29	62,62
Phylloscopus sibilatrix	migratory	9,5	6	0,5814	7	H	I	PuGl	V	1,27	15,02	45,45
Phylloscopus trochilus	migratory	9	6	0,5897	7	H	I	Pu	V	1,36	28,32	42,82
Pica pica	sedentary	177,5	6	0,8974	15	E	VIP	GlSc	GV	1,57	20,49	62,52
Picus viridis	sedentary	200	6	0,7805	7	T	I	GlDi	GV	1,1	39,91	63,48
Podiceps cristatus	sedentary	975	3,5	0,5543	10	H	VI	Pu	W	2,46	31,18	52,79
Prunella modularis	sedentary	20	10	0,6905	9	E	IP	Gl	GV	1,23	38,71	58,25
Pyrrhula pyrrhula	sedentary	26	9	0,5536	17	E	P	Gl	V	1,23	29,56	60,11
Regulus ignicapillus	sedentary	6	18	0,6	4	E	I	PuGl	VA	1,22	21,16	40,92
Regulus regulus	sedentary	6	20	0,6	7	E	I	Gl	V	1,25	14,66	54,54
Saxicola rubetra	migratory	20	5,5	0,5682	5	H	I	PuGl	G	1,64	36,03	60,31
Saxicola rubicola	sedentary	15,5	12,5	0,641	5	H	I	Po	G	1,4	25,36	62,66
Serinus serinus	sedentary	12	7	0,4314	9	E	IP	Gl	V	1,41	24,12	63,28
Sitta europaea	sedentary	21,5	8,5	0,7778	9	T	IP	GlDi	V	1,34	17,71	62,15
Streptopelia decaocto	sedentary	187,5	6,75	0,6275	16	E	IP	Gl	G	1,81	8,81	59,85
Streptopelia turtur	migratory	187,5	5	0,54	13	E	P	GlGr	GV	1,29	35,35	61,51
Strix aluco	sedentary	505	3,5	0,3838	18	T	VI	Po	G	1,11	40,01	63,46
Sturnus vulgaris	sedentary	78	11	0,6197	15	T	IP	Gl	GV	3,37	30,29	62,95
Sylvia atricapilla	migratory	17	7,5	0,5652	7	E	I	Pu	V	1,81	39,58	63,47
Sylvia borin	migratory	19,5	4,5	0,6364	7	E	I	Pu	V	1,19	33,39	60,76
Sylvia cantillans	migratory	11	7	0,6667	8	E	I	Pu	GV	1,49	25,99	8,57
Sylvia communis	migratory	15	4,5	0,6364	9	E	I	Pu	V	1,34	25,23	61,31
Sylvia curruca	migratory	13	5	0,7105	7	E	I	Pu	V	1,1	41,42	28,67
Sylvia melanocephala	sedentary	13	8	0,8182	7	E	IP	Pu	V	1,57	20,57	8,28
Sylvia undata	sedentary	11	8	0,8333	7	E	I	Pu	V	1,45	25,37	19,1
Tadorna tadorna	sedentary	1250	9	0,5785	16	T	I	Pr	WM	3,8	39,47	8,24
Troglodytes troglodytes	sedentary	10,5	6	0,6333	6	T	I	Gl	V	1,51	31,48	63,48
Turdus merula	sedentary	95	10	0,6759	16	E	IP	Gl	GV	1,87	39,09	63,48
Turdus philomelos	sedentary	77,5	10	0,6667	14	E	I	Gl	G	1,33	33,14	60,9
Turdus pilaris	sedentary	110	8,25	0,6296	18	E	IP	Gl	GV	2,19	46,06	19,37
Turdus viscivorus	sedentary	125	8	0,6034	11	E	IP	Gl	GV	1,25	29,77	61,09
Upupa epops	migratory	67,5	7,5	0,6136	11	T	I	Pr	GV	1,18	35,99	56,97
Vanellus vanellus	migratory	230	4	0,4041	23	H	I	Gl	G	2,63	37,37	38,43

Illustration ci-contre : *Claude Masse, Carte contenant une partie du bas Poitou et de l'aunis, 1701, Service historique de la Défense, Vincennes*

Chapitre 3.

Anthropisation historique d'une zone humide : augmentation continue de l'emprise humaine par le bâti et les routes versus allers - retours temporels de la démographie

Historical anthropization of a wetland: steady encroachment by buildings and roads versus back and forth trends in demography

Chapitre légèrement modifié de la publication :

Guetté A., Godet L., Robin M., 2018, Historical anthropization of a wetland: steady encroachment by buildings and roads versus back and forth trends in demography , *Applied Geography* , 92, 41-49

Résumé

Les zones humides littorales ont été profondément modifiées par les humains au cours des derniers siècles. L'évaluation de ces changements a été principalement documentée par l'étude des changements d'occupation/usages du sol, et plus particulièrement la cartographie des changements de composition des principaux habitats. A travers l'exemple de la deuxième plus grande zone humide de France (le Marais Poitevin, 1000 km²), nous proposons de tester si le suivi des changements de composition d'habitats est suffisant pour évaluer l'anthropisation d'une zone humide. Nous avons documenté, pour la première fois à une telle échelle temporelle et spatiale et à une telle résolution, l'évolution historique de la démographie, du bâti et des routes, au cours des trois derniers siècles dans cette région. Ces données ont ensuite été comparées aux changements historiques de composition d'habitats. Nous avons trouvé que si les tendances temporelles des changements d'habitats sont intimement liées à l'évolution de la population (qui a connu des augmentations et des diminutions), l'évolution du bâti et des routes est en constante augmentation au cours des 300 dernières années. Par conséquent, les espaces éloignés des structures humaines (bâti et routes) sont devenus de plus en plus rares. Nos résultats suggèrent que pour évaluer l'anthropisation d'une zone humide, ce sont non seulement les changements de composition d'habitats qui doivent être pris en compte, mais aussi toutes les structures anthropiques, qui peuvent changer radicalement un paysage.

Abstract

Coastal wetlands have been deeply modified by humans over the last centuries. The assessment of such changes has mainly been documented through traditional Land-Use or Land-Cover (LULC) change studies, basically mapping changes in the composition of the main habitats. Through the example of the second largest wetland in France (the Marais Poitevin, 1,000 km²), our aim was to test whether only taking into account changes in habitat composition is sufficient to assess the anthropization of a wetland. For the first time at such a temporal and spatial scale and at such a spatial resolution, we documented the historical evolution of human demography, buildings and roads over the three last centuries in this area. These data were then compared with historical changes in habitat composition. We found that backward and forward temporal trends in habitat composition were linked with the evolution of human demography but that building and road density increased steadily over time. Consequently, remote areas far from human artifacts (buildings and roads) have become increasingly scarce. Our results suggest that to assess the anthropization of a wetland, not only changes in habitat composition should be taken into account but also every human artifact that can dramatically change a landscape.

1. Introduction

Wetlands are among the most productive ecosystems in the world (Dugan 1993; Keddy 2014) and provide habitats for the survival of a disproportionately high percentage of endangered and threatened species (Mitsch and Gosselink 2015). However, since 1900, unprecedented loss of wetlands has occurred all over the world and they have become increasingly rare and limited in size (for a review see Nivet and Frazier 2004). 87% of wetlands may have disappeared since 1700, and 64 to 71% of the area they covered in 1900 was lost in the 20th century (Davidson 2014). To monitor these changes, Dixon *et al.* (2016) constructed a global index of the change in natural wetland extent (Wetland Extent Change) based on a meta-analysis. At local scales, a number of studies have quantified the loss of particular habitats within wetlands such as saltmarshes (e.g. Puissant *et al.* 2008; Baily and Inkpen 2013; Godet *et al.* 2015). Other studies have focused on land cover changes in wetlands either over short-term periods (e.g. recent decades) using remote-sensing methods (Dingle Robertson *et al.* 2015; Isunju and Kemp 2016) or during historical time, but on study sites of small spatial extent (Cousins 2001; Gustavsson *et al.* 2007; Johansson *et al.* 2008; Skaloš *et al.* 2011).

As well as habitat loss or conversion, human demography, building and road development are other facets of landscape anthropization, sometimes even recognized as a primary cause of anthropogenic landscapes (Hammer *et al.* 2004). These three indicators are usually used together at a large spatial scale to quantify global indices of human pressure at a given time (e.g. the "human footprint", Sanderson *et al.* 2002). They are also used to assess their impact on biodiversity (Strittholt and Dellasala 2001; Chen and Roberts 2008; Pidgeon *et al.* 2014) or on landscape fragmentation (McGarigal *et al.* 2001; Hawbaker *et al.* 2006). While several studies have assessed urbanization within wetlands or at their periphery (e.g. Lee *et al.* 2006; Ancog and Ruzol 2015), explicit quantification and mapping of the long-term spatio-temporal extent of demography, buildings and roads in wetlands have not received much attention. Moreover, wetland anthropization assessment has focused on either habitat losses and changes or some indicators of human encroachment but has failed to test whether they follow the same trends.

In this study, we propose to quantify and map the evolution of three facets of anthropization: demography, buildings and roads over 300 years using high-resolution historical records and to compare it with habitat cover changes in a large wetland of 100,000 hectares. We selected the Marais Poitevin (MP) as a model for several reasons. First, because it is one of the largest wetlands in Western Europe. Also, because a preliminary study was conducted on the temporal evolution of demography and the dynamics of building but only on a restricted area of the western MP (Pouzet *et al.* 2015). Finally, the habitat loss and conversion of this wetland are well known and documented. Croplands and grasslands have followed backward and forward temporal trends and, as in many other wetlands, the most natural habitats such as marshes, saltmarshes and other marine habitats have faced a massive decline (Godet and Thomas 2013). In the MP, the recognition of these loss and changes in natural habitats in the 1970s led to the establishment of a policy (e.g. the

creation of natural reserves) to maintain saltmarshes and grasslands, considered the last remaining 'natural' habitats. However, because of a lack of knowledge about human encroachment, such as building or road development, there were no conservation policies to manage or control such processes.

Our primary hypothesis is that the evolution of demography, buildings and roads shows trends other than those of habitat cover. This provides complementary approaches to assess and monitor the anthropization of wetlands.

The specific aims of our study are (i) to quantify three indicators of human encroachment (demography, buildings, roads) over 300 years and compare the temporal trends in these indicators with those in grassland and cropland cover; (ii) to map the spatio-temporal evolution of buildings and roads in terms of both densification and sprawl.

2. Materials and Methods

2.1. Study site

The Marais Poitevin (MP) is the largest Atlantic wetland in France and covers approximately 100,000 ha (Verger 2009). In this study, we applied a 500-meter buffer zone around the official perimeter of the MP (Forum des Marais Atlantiques Conservatoire du Littoral 1999) in order to assess the temporal evolution of the buildings and road network inside and at the edge of the wetland. The total area considered in this work thus encompasses 140,542 ha (figure 3.1).

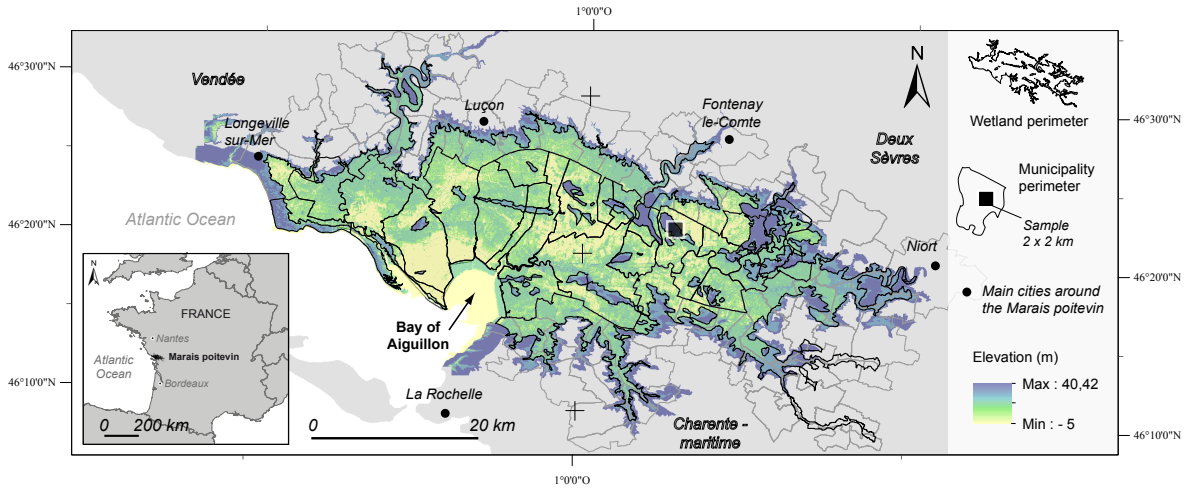


Figure 3.1. Location of the study site.

2.2. Demography assessment

Because the demography census is recorded by municipality which does not match the study site, only municipalities totally included within the study site were selected (municipality perimeters with black outlines in figure 3.1). The area covered by the selected municipalities represents 75% of the total area of the study site. For each of these 31 municipalities, all the 33 years, with intervals of 5 to 6 years, of the demography census from 1801 to 2012 were used to assess the evolution of demography.

2.3. Building and road data processing and mapping

Four datasets were used to assess the temporal evolution of building and road networks from 1705 to 2014 (see a sampling example of the data sources used and a step by step workflow of the data processing in the figure 3.2). In order to compare the temporal trend in building and road distribution with changes of the two main land cover assessed by Godet et Thomas (2013), we reused the 3 same original documents dated 1705, 1820 and 1950. The first is composed of 7 historical maps drawn by the French engineer Claude Masse dated 1705 (scale 1:28,000) ; the second is the 'Etat-Major' historical maps dated 1820 which have a resolution of 1:40,000 and the third is composed of panchromatic aerial photographs of 1950 taken by the French National Geographic Institute (IGN) at a scale of 1:26,000. For detailed information about scanning, georeferencing and ortorectification process of these 3 documents, see Godet et Thomas (2013), pp 134-136. Finally, the most recent dataset comes from a vector database (BD TOPO®) also produced by the IGN in 2014.

With help of a Geographical Information System (GIS), all roads were vectorized as lines and buildings as polygons (see a sampling example in figure 3.2-b), using the same 1:1000 zoom scale for the Claude Masse and Etat-Major maps. Photo-interpretation of the 1950 aerial photographs and their vectorization were performed using the same zoom scale. Finally, the 2014 BD TOPO® dataset was used as the most recent year known. For the 1705, 1820, and 1950 datasets, 871 kilometers of roads and 45,184 buildings, which represent 2024 hectares, were manually vectorized.

The density of both roads and buildings was calculated and mapped for each of the 4 selected years (see a sampling example in figure 3.2-c). The Kernel density was used for points and lines of the spatial analyst toolbox in ArcGis 10.2 to calculate a magnitude per unit area from point/polyline features that fall within a neighborhood around each cell. Because the road network has a low density, the density calculation for roads was performed in a radius of a 1000-meter circle (314.16 ha). Road density maps are expressed in kilometers of road per square kilometer. Buildings were converted into centroid point features to calculate their density in a radius of 500 meters (78.54 ha). The radiuses were chosen by an empirical method in order to obtain a normal distribution of the values of the densities.

The sprawl of roads and buildings was assessed by calculating and mapping remoteness (see a sampling example in figure 3.2-d). Remoteness can be defined geographically as the distance from the nearest point of access to a road or a building. It was performed with ArcGis Spatial Analyst, using the Euclidean distance tool to calculate for each cell the Euclidean nearest distance to any road or building. It describes each cell's relationship to a set of sources based on the straight-line distance. For both raster layers, variables were then categorized into 5 classes as follows]0 – 200];]200 – 500];]500 – 1000];]1000 – 1500]; > 1500 meters. In a further step, road and building layers were summed to obtain a single map of distance from human settlement. The resolution chosen for the raster data process was a pixel of 5 meters which is a trade-off between accuracy and the final size of the raster data.

2.4. Changes in habitat composition

We directly used the data of Godet et Thomas (2013) related to land cover changes in the MP from 1705 to 2008, for a comparison purpose with the temporal evolution of the demography, building and road distribution. We specifically extracted from Godet et Thomas (2013) the temporal evolution of the area covered by the two main habitats: croplands and grasslands.

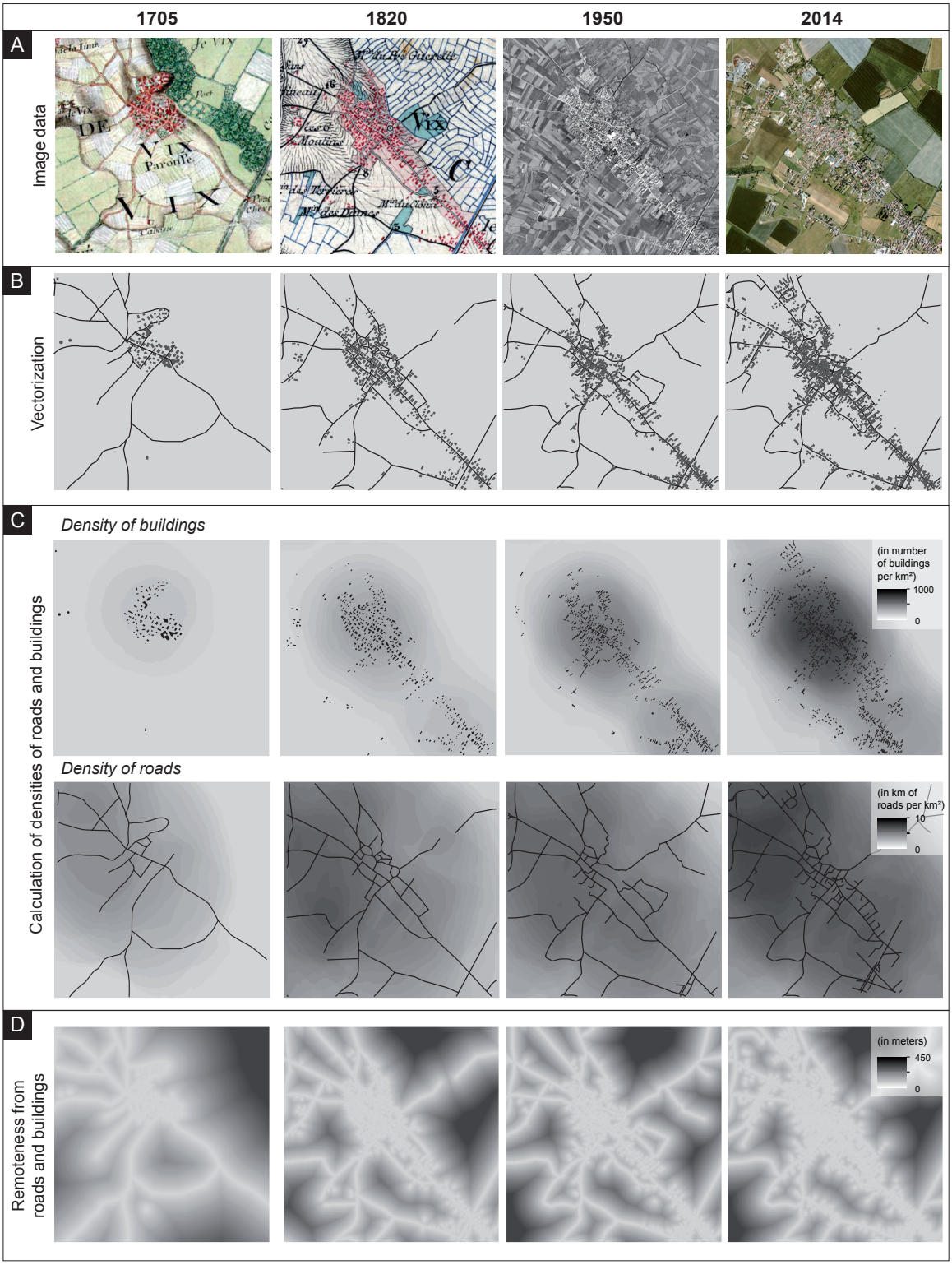


Figure 3.2. Diagram of image and data processing views in a sampling example (2 x 2 km, located in the figure 3.1 for each of the four years with (a) the original documents used, (b) the digitalization process of roads and buildings, (c) the calculation of densities of roads and buildings and (d) the calculation of the distance from roads and buildings.

3. Results

3.1. Evolution of demography, roads and buildings over 300 years

3.1.1. Demography

In the 31 municipalities, the population evolution followed three different steps (figure 3.3). First, the population increased from 1800 to 1866 (linear model + 232.27 inhabitants per year (± 15.66 s.d), $R^2 = 0.95$, $P < 0.0001$). Then, between 1866 and 1946, the population decreased from 41,911 to 30,425 inhabitants (linear model -155.4 inhabitants per year (± 16.34 s.d.), $R^2 = 0.86$, $P < 0.0001$). Finally, the population increased from 1946 to 2009 to reach 39,151 inhabitants in 2009 (linear model +120.92 inhabitants per year (± 23.57 s.d.), $R^2 = 0.76$, $P < 0.0001$).

3.1.2. Buildings and roads

Over the study period, the total area of buildings and the total road length steadily increased (figure 3.3). Only 1820, 1950 and 2014 data covered the entire study site, so the year 1705 was excluded from the comparison of building area and road length over the whole study site. From 1820 to 1950, the road network increased from 188 to 220 km and the number of buildings increased from 12,002 to 27,167 (+ 87.72 hectares). Then, between 1950 and 2014, the trend grew, with 144 additional kilometers of roads (from 220 to 364 km) and 61,931 additional buildings (from 27,167 to 89,098) which represent 465 hectares.

3.1.3. Comparison of the trends in demography, road length, building area and habitat changes

The cropland/grassland ratio on the study site (taken from Godet et Thomas, 2013, figure 3.4, p 137) showed back and forth temporal trends, which can be compared with the temporal trend in the demography (figure 3.3). The high number of inhabitants corresponded to a high proportion of croplands. However, both the area covered by buildings and the road network length showed a steady increase, with no back and forth trend (figure 3.3).

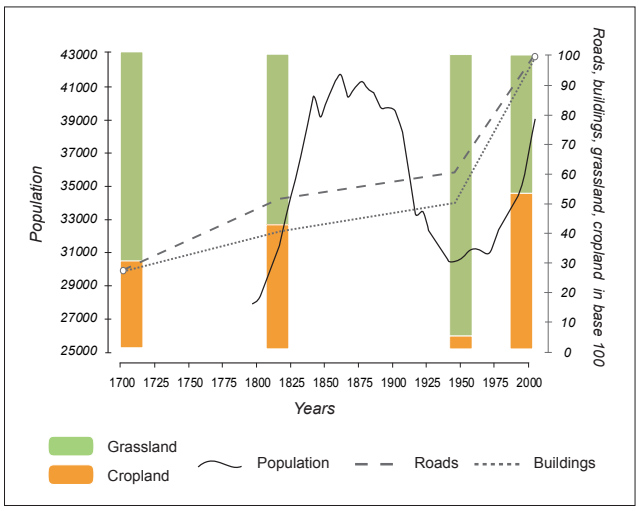


Figure 3.3. Evolution of the population (in number of inhabitants), densities of roads and buildings (in base 100) and ratio of cropland and grassland from 1705 to 2014 taken from Godet et Thomas (2013).

3.2. Maps of the spatio-temporal evolution of buildings and roads in terms of both densification and sprawl

3.2.1. Densification

Between 1705 and 2014, there was a significant densification of both roads and buildings (figure 3.4). The mean building density increased from 4.59 buildings per km² (± 11.73 s.d.) in 1705 to 58.50 buildings per km² (± 157.95 s.d.) in 2014. In the same way, the mean density of roads increased from 0.80 km / km² (± 0.95 s.d.) in 1705 to 2.52 km/km² (± 1.79 s.d.) in 2014. Over the whole period, the road and building densities steadily increased with an acceleration from 1950.

However, the densification of roads and building was not distributed homogeneously throughout the study site (figure 3.4). From 1705 and then 1820, the highest densities of buildings and roads were located in the highest topographic areas (see figure 3.1 to locate the highest area, and figure 3.4 to locate the evolution of buildings and roads). The eastern part of the wetland also had higher densities of buildings and roads that the western part. From 1950, the initially densest areas continued to become denser. There was also a sprawl and some dense areas merged together.

Finally, in the western part of the study site, precisely on the coastline, located to the west of the Bay of Aiguillon, a new extremely dense area of roads and buildings appeared. Whereas in 1705 and 1820 this area had very low densities of roads and buildings, it became the densest area in 2014.

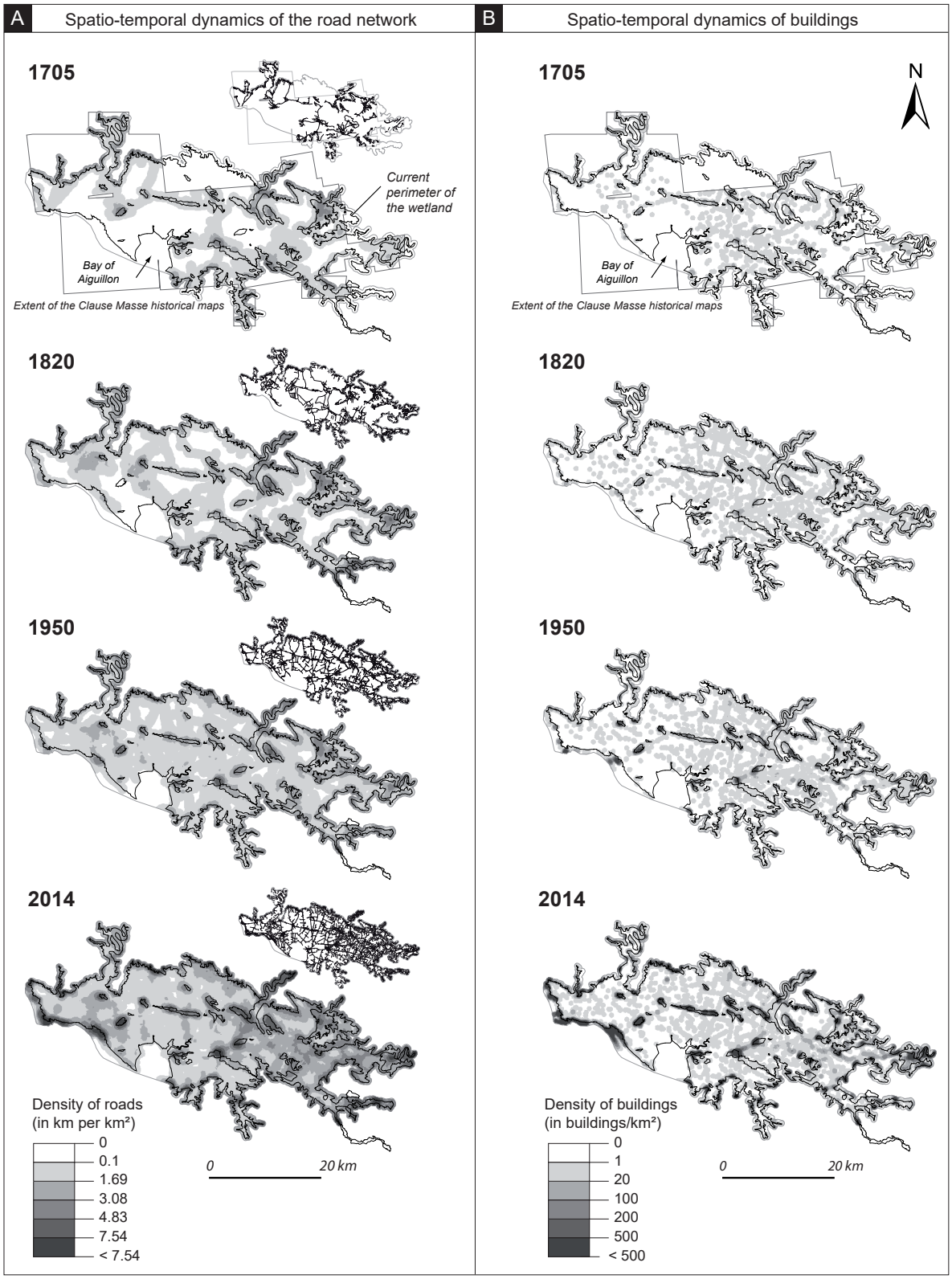


Figure 3.4. Maps of the density of (a) roads in km per km² and (b) buildings in number of buildings per km² (b) for 1705, 1820, 1950 and 2014.

3.2.2. Remoteness

The average distance from roads and buildings (tableau 3.1) and the extent of the remote area (tableau 3.2) decreased steadily over the study period.

Between 1705 and 1820, the average distance from a road decreased from 1148 m to 611 m and from a building, from 807 m to 515 m. In 1950, the average distance from a road was 376 m and from a building 484 m. Over the last period, the trend remained the same. In 2014, the average distance from a road was 247 m and from a building 388 m. Over the entire period, the maximal distance from a road decreased from 9,032 m to 3,418 m and from a building from 5,409 m to 3,568 m.

Tableau 3.1. Temporal evolution of the maximum and average distance from roads and buildings from 1705 to 2014.

Date	Maximum distance from a road (in m)	Average distance from a road (in m)	Maximum distance from a building (in m)	Average distance from a building (in m)
1705	9,032	1,148 (± 1,455 s.d.)	5,409	807 (± 854 s.d.)
1820	5,769	611 (± 764 s.d.)	4,130	515 (± 502 s.d.)
1950	4,530	376 (± 467 s.d.)	3,874	515 (± 502 s.d.)
2014	3,418	247 (± 332 s.d.)	3,568	388 (± 379 s.d.)

By taking into account both roads and buildings together (hereafter called "human artifacts"), almost 40% of the wetland was located at more than 500 meters from human artifacts in 1705, and this proportion dropped to 22% in 1820, 18% in 1950 and only 10% in 2014. The proportion of the wetland located at more than 1500 m from human artifacts decreased from 10.54% to 1.36% of the total area. Conversely, the percentage of wetland area located at less than 200 m from human artifacts increased from 31.30% in 1705 to 62.87% in 2014 (see figure 3.5).

Tableau 3.2. Areas (in ha and in % of the total wetland area) located at a distance greater than 200, 500, 1000, and 1500 meters from the nearest road/building.

Class of remoteness from roads and buildings	1705	1820	1950	2014
[0 – 200[	36,748 (31.30%)	64,770 (46.10%)	68,995 (49.10%)	88,361 (62.87%)
[200 - 500[	33,666 (28.68%)	45,694 (32.52%)	45,757 (32.56%)	38,582 (27.45%)
[500 - 1000[	25,517 (21.74%)	21,264 (15.13%)	19,994 (14.23%)	10,402 (7.40%)
[1000 -1500[	9,083 (7.74%)	4,107 (2.92%)	2,962 (2.11%)	1,287 (0.92%)
[1500 - >1500]	12,375 (10.54%)	4,675 (3.33%)	2,823 (2.01%)	1,915 (1.36%)

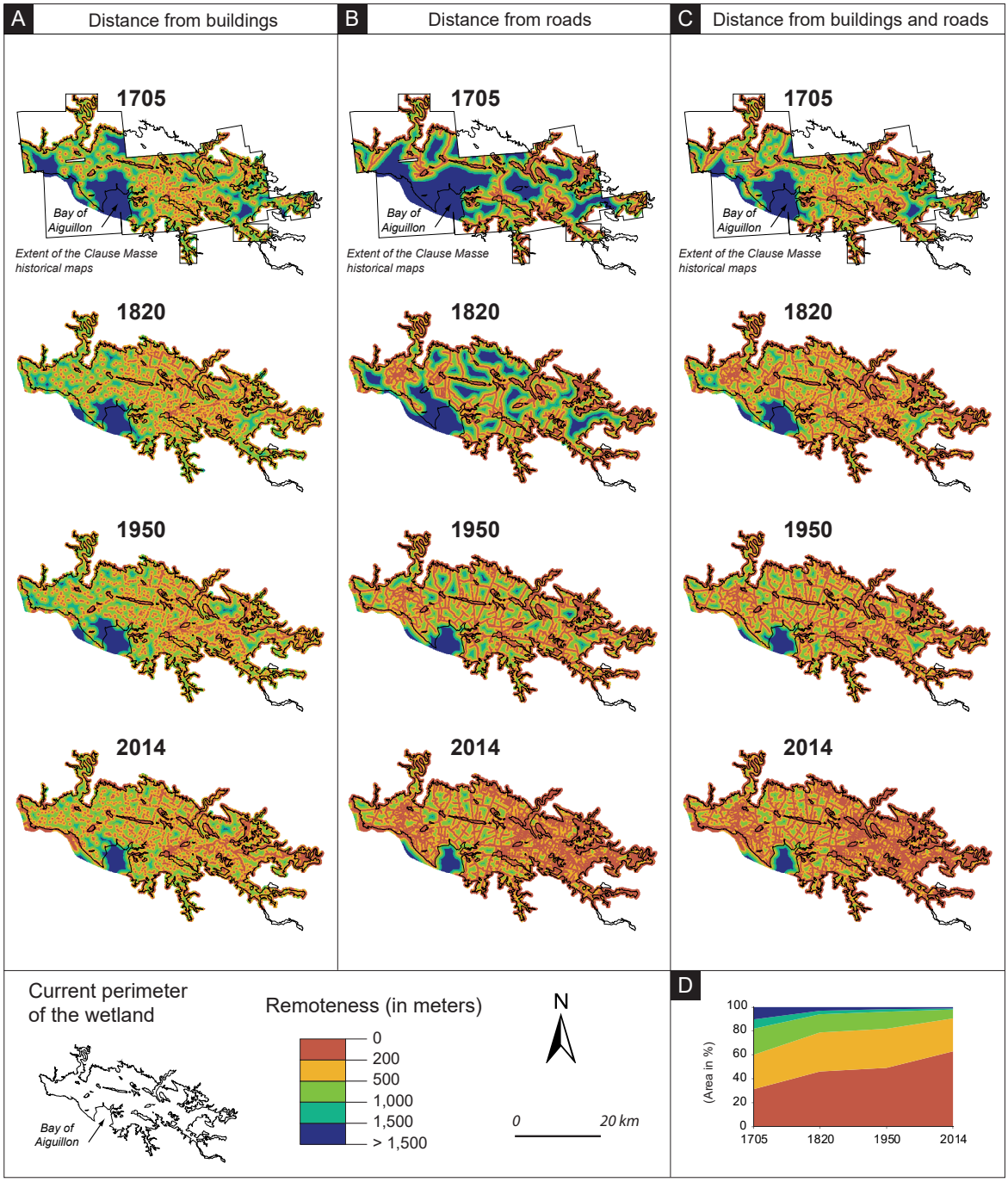


Figure 3.5. Remoteness (in meters) from (A) buildings, (B) roads, (C) buildings and roads pooled together, categorized into five classes, in 1705, 1820, 1950, 2014 and represented in 2014 in relative areas covered by each of the 5 classes (D).

4. Discussion

4.1. A steady growth of human encroachment over three centuries in the largest French Atlantic wetland

The first main result of this study is that contrary to cropland - grassland cover changes (assessed by Godet et Thomas 2013) and demography, which followed similar back and forth trends over three centuries, buildings and roads grew steadily over the same period.

It is generally accepted that population growth must be expected to play a major role in explanations of land cover change but there is a combination of factors that determines the direction and extent of these changes (Lambin and Geist 2006). In the MP, we have shown that demography can be considered a powerful driver of land cover changes over 300 years, particularly concerning the evolution of the relative area covered by grassland and cropland. (Godet and Thomas 2013) have shown how in the MP the exceptional increase in grassland and decrease in cropland from the end of the 19th century to the 1950s can be partly explained by the decrease in the population between the 1860s and 1950s described at a national scale by Dupâquier (1989). Our results, based on the assessment of population evolution at a municipality scale, confirm that demography may play an important role in the evolution of grassland and cropland cover in the MP over the study period.

More surprising is the absence of an obvious link between the temporal trend in demography on the one hand, and the temporal trend in building density and road network length on the other hand. This result differs from another study, which observed a strong relationship between road densification and population growth in an urban area (Strano *et al.* 2012). However, these overall trends can hide stagnation in building and road development during the period of population decline that we cannot detect in our study because of the difference in the temporal extent analyzed between population and roads and buildings. In the MP, over the four years of the study, both buildings and roads followed a significant and constant growth. The total area covered by buildings tripled and the road length doubled, between 1820 and 2014. Even during the period of a decrease in demography, the growth of buildings and roads remained steady. These results highlight an incremental phenomenon of human encroachment, as demonstrated for human intrusion since 1870 in the Highlands of Scotland (Carver and Wrightham 2007).

Moreover, the significant development of coastal tourism since the 1950s has promoted the development of roads and buildings on the coastline as we showed to the west of the Bay of Aiguillon, and as demonstrated in several parts of European coastlines (European Environment Agency 2006).

To date, many studies have focused on the evolution of roads and buildings but mainly in recent decades and in urban areas. Our study shows that the phenomenon of human encroachment is ancient and does not only apply to urban areas. Processes of "densification and expan-

sion" (Broitman and Koomen 2015) or "densification and exploration" (Strano *et al.* 2012) already identified in urban contexts also occurred in more natural areas such as wetlands.

4.2. New insights into wetland anthropization assessment

Our study also highlights the importance of taking into account the evolution of roads and buildings in the assessment of land cover changes in wetlands. Usually, land cover is defined by "the attributes of the Earth's land surface and immediate subsurface, including biota, soil, topography, surface and groundwater, and human (mainly built-up) structures" (Lambin and Geist 2006). Theoretically, the study of land cover changes may include roads and buildings but in fact, most studies do not quantify their evolution. This is mainly due to both the scarcity of accurate historical maps for long-term analyses and the low resolution of satellite imagery, which does not allow the mapping of individual buildings. Furthermore, the digitalization of buildings and roads at such a spatial extent and resolution requires a very long period of manual work because there is no satisfactory automatic method when original data are as diverse as in this study (different sets of old maps and old aerial photographs).

In addition, our study shows that the assessment of building and road evolution requires specific spatial analyses as calculation and mapping of densities and remoteness and cannot be quantified only in terms of spatial extent as for other land cover types. The first reason is that at a regional scale, the areas covered by roads and buildings represent a very small proportion of the total area of any study site. For example, in the MP, the building land cover increased from 0.37% in 1820 to 0.93% in 2014 of the total area, which appears almost insignificant compared to other land cover changes. This simple quantitative approach hides a real increase in building number over this period. The second reason is that the mapping of buildings and roads can only reasonably be carried out in most cases in terms of points (buildings) and lines (roads), which does not allow any real quantification of surface areas.

To achieve this, the use of remoteness analysis appears to be a very useful method to map the spatial extent of the impact of the evolution of roads and buildings. Generally used to assess the wilderness character of a landscape (Carver *et al.* 2013) or to identify the wilder parts in a country (e.g. Müller *et al.* 2015), the average distance from any roads or buildings is a good index of the evolution of human encroachment in a wetland. For example, over the period 1820 – 2014, we have shown that the average distance from the closest building decreased from 515 meters to 388 meters, which highlights a massive loss of the most remote areas.

Moreover, the effect-distance from roads and buildings has both a real meaning for the perception of the naturalness of a landscape (Scottish Natural Heritage 2012), especially in an open landscape of wetland where human features are visible and audible from a long distance, and strong impacts on several components of biodiversity (see Forman and Alexander 1998).

Thus, over three centuries of land cover changes in the MP, the loss of remote areas due to human settlement is probably a conservation issue similar to the conversion of grasslands to croplands. Studying the evolution of roads and buildings at a suitable spatial resolution scale with appropriate spatial analysis seems to be a complementary approach to the traditional analysis of land cover changes.

Conclusion de la première partie

La première partie de ce travail a pointé trois caractéristiques de l'anthropisation.

Illustré par la répartition et la tendance d'évolution mondiale des lumières artificielles de nuit, le chapitre 1 a montré le caractère global de l'anthropisation. Toutefois, couplée avec les espaces à enjeux de conservation pour la biodiversité, l'anthropisation adopte des formes particulières. Elle se concentre et augmente intensément dans les points chauds de biodiversité, elle est plus faible dans les aires protégées mais se reporte sur leurs pourtours. Au-delà de la tendance d'augmentation mondiale, se cachent différents modèles d'évolution, d'augmentation, de stagnation voire en certains lieux de diminution. L'anthropisation est bien globale mais se répartit de manière graduelle dans le temps et l'espace.

Par le croisement de la densité de bâti avec la distribution spatiale des oiseaux communs à l'échelle de la France métropolitaine, nous avons mis en avant, dans le chapitre 2, l'effet structurant de l'anthropisation sur la biodiversité. Loin d'être aléatoires, la composition et les abondances des espèces d'oiseaux varient clairement en fonction de la densité de bâti. Beaucoup d'espèces sont plus abondantes dans les secteurs à forte densité de bâti même si une faible part d'entre elles ont une tendance d'évolution positive dans ces milieux anthropisés. A l'échelle de la France, on observe très clairement un lien spatial entre l'anthropophilie des communautés d'oiseaux et la densité de bâti, illustrant parfaitement l'effet spatialement structurant de l'anthropisation sur la biodiversité.

La documentation et la confrontation sur une période historique de plusieurs indicateurs d'anthropisation, dans le chapitre 3, a montré la singularité des trajectoires temporelles d'anthropisation en fonction des indicateurs suivis. Sur près de 300 ans, la démographie et les changements principaux d'occupation du sol ont connu des phases d'alternances synchrones. En revanche, l'évolution du bâti et des routes s'est produite de manière constante avec une accélération plus marquée à partir des années 1950. Cette évolution est telle que les espaces éloignés du bâti et des routes ont quasiment disparu à l'échelle de la zone humide du Marais Poitevin. L'anthropisation est de toute évidence un processus ancien mais dont certains moteurs se sont plus récemment accélérés.

Cette première partie a montré la polymorphie spatiale et temporelle de l'anthropisation. La diversité de ses formes justifie une pluralité des méthodes de quantification et de suivi, qui doivent s'adapter à des échelles de temps et d'espace variées. C'est ce que la deuxième partie de ce mémoire propose de faire.

PARTIE II.

MÉTHODES DE QUANTIFICATION ET DE CARTOGRAPHIE DE L'ANTHROPISATION ET DE LA NATURALITÉ

Introduction de la seconde partie

Partant du constat de la polymorphie spatiale et temporelle de l'anthropisation, cette deuxième partie exposera deux approches méthodologiques complémentaires qui permettent de mesurer et de cartographier l'anthropisation et son pendant, la naturalité. Trois échelles spatiales sont à nouveau mobilisées : l'échelle nationale pour identifier les grands patrons spatiaux, l'échelle territoriale pour contextualiser et préciser les processus et l'échelle de l'habitat pour tester les effets sur la biodiversité.

Dans le premier chapitre de cette deuxième partie, nous présenterons les résultats d'un travail mené pour le compte du groupe de travail *wilderness et nature férale* de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN). Dans le but d'identifier les espaces les plus faiblement anthropisés en France, une méthodologie de quantification et de cartographie multicritère de l'anthropisation a été proposée. Nous la présenterons en détail ainsi que les résultats de son application sur un secteur situé en Loire-Atlantique.

Le deuxième chapitre portera, dans une approche complémentaire à la méthodologie précédente, sur un travail de synthèse des concepts de spatialisation de la notion de naturalité. A partir d'une revue de la littérature à ce sujet, nous proposerons des outils et des méthodes qui permettent de mesurer et de cartographier des catégories de naturalité à l'échelle territoriale. Nous en présenterons une application sur le territoire du Marais Poitevin.

Le dernier chapitre de ce mémoire présentera, à l'échelle d'un habitat particulier, les effets de la naturalité sur la biodiversité. En déclinant, à l'échelle des schorres de la baie de l'Aiguillon, plusieurs facettes de naturalité, précédemment déterminées, nous les confronterons avec la distribution spatiale des principaux groupements végétaux et passereaux nicheurs.

Le premier chapitre est présenté sous une forme remaniée d'un rapport technique UICN à paraître, relatif à la méthodologie de cartographie des pressions anthropiques cumulées. Les deux autres chapitres sont proposés sous une forme légèrement modifiée de deux articles, l'un publié dans la revue *Wetlands Ecology and Management* et l'autre soumis à la revue *Cybergeo*. Les références détaillées ainsi et les co-auteurs sont donnés en début de chaque chapitre.

Illustration ci-contre : *Douanier Rousseau, Deux lions à l'affût dans la jungle, 1909-1910, 84,5 × 119,8 cm, Collection privée*

Chapitre 4.
« Où sont les espaces non-anthropisés ? » Méthode de cartographie et de modélisation des pressions anthropiques cumulées en France

Chapitre basé sur le rapport technique (à paraître) :

Guetté A., Carruthers-Jones J., Carver S., Lefebvre T., Méthodologie de cartographie des pressions anthropiques cumulées pour l'identification des espaces à haut degré de naturalité en France, *rapport UICN France*

Préambule

Le travail présenté dans ce chapitre s'inscrit plus largement dans un projet initié en 2015 par le groupe de travail *wilderness et nature férale* du comité français de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN). Le groupe de travail s'est notamment fixé pour objectif d'aider tous les acteurs concernés à cartographier les espaces de wilderness et de nature férale. C'est dans ce cadre que Steve Carver et Jonathan Carruthers du Wild Research Institut, ainsi que moi-même avons été sollicités pour développer une méthode de cartographie à cet effet. Le chapitre qui suit présente en détail la méthodologie élaborée avec l'appui d'un groupe de travail spécialement créé et son application à une échelle régionale. Cette étape s'inscrit avant le déploiement de la méthodologie à l'échelle nationale prévue courant 2018. Tous les résultats proposés dans ce chapitre sont ceux de l'auteur.

1. Introduction

1.1. Contexte de l'étude

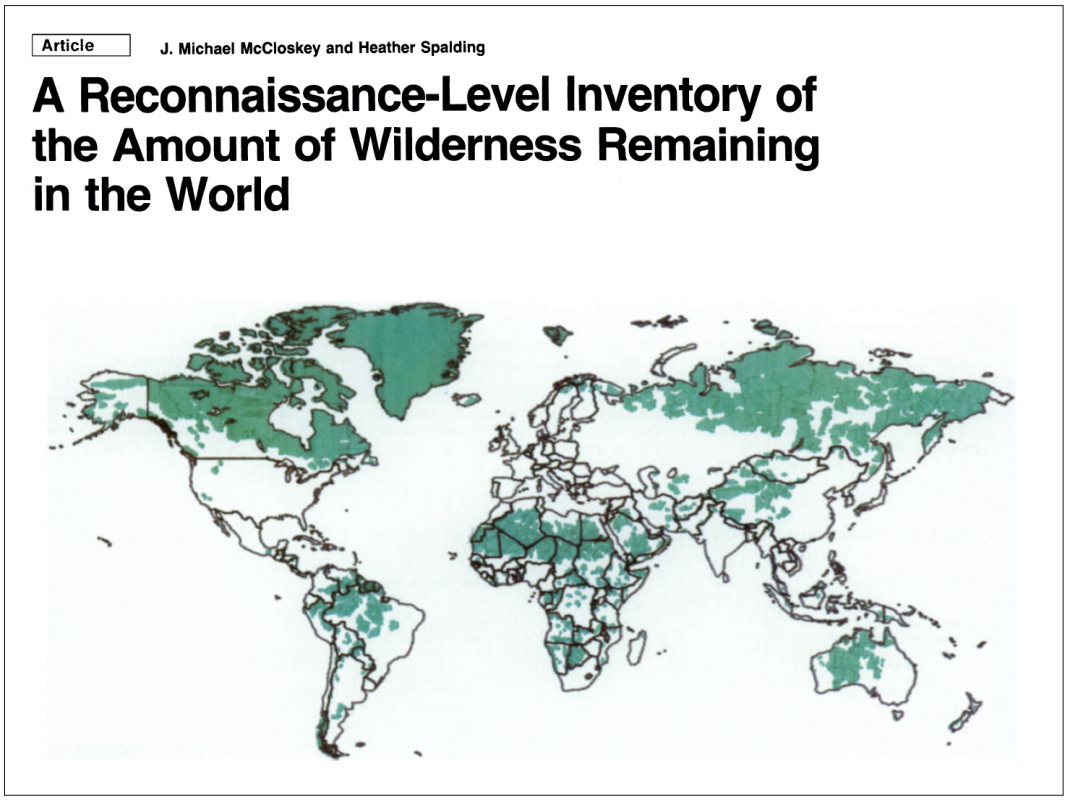
Le 3 février 2009 à Prague, le parlement européen a adopté une résolution invitant la commission européenne à se saisir des enjeux relatifs à la préservation des « zones encore vierges ainsi que les zones où les activités humaines sont minimales » (Parlement européen 2009). Parmi les objectifs énoncés, la cartographie européenne de ces espaces a été identifiée comme prioritaire. Depuis, une première carte a été dressée en 2011 à l'échelle européenne et différentes initiatives ont été menées à des échelles plus grandes, notamment au Angleterre, en Écosse, en Autriche, en Suisse, au Danemark, etc. A l'heure actuelle, aucune carte permettant d'identifier les espaces où les activités humaines sont minimales n'a été produite en France. Partant de ce constat, le groupe de travail *wilderness et nature férale* de l'UICN s'est donné pour mission en 2015, après une première phase de réflexion relative à l'appropriation des définitions et concepts de la Wilderness dans le contexte socio-culturel français, de développer une méthodologie permettant de cartographier un gradient de naturalité le plus finement possible et à l'échelle de la France métropolitaine. C'est dans ce cadre que le *Wildland Research Institut* (auteur de la carte européenne) ainsi que le laboratoire LETG ont été sollicités pour développer cette méthodologie. Elle est présentée dans le chapitre qui suit.

1.2. Quatre décennies de cartographie et de modélisation de la wilderness à travers le monde : quid de la France ?

Bien avant la résolution de Prague sur la wilderness, de nombreux travaux de cartographie des espaces sauvages ont été menés à travers le monde. Depuis les années 1980, avec l'amélioration des Systèmes d'Information Géographique, et plus récemment grâce à la prise de conscience des enjeux de préservation des espaces de wilderness, on assiste à un développement important des modélisations cartographiques de ces espaces à travers le monde.

Le paragraphe suivant propose un aperçu de l'évolution de ces cartographies de wilderness en présentant les travaux les plus importants et en mettant l'accent sur la diversité des échelles et des méthodes. Cette synthèse actualisée s'inspire de celle réalisée par Carver et Tin (2013). Pour une présentation plus exhaustive de l'historique des méthodes de cartographie et de modélisation de la wilderness, on peut se reporter à l'ouvrage de Carver et Fritz (2016).

Une des premières cartes mondiales de wilderness est celle produite par McCloskey et Spalding publiée en 1989 dans la revue *Ambio*. Cette carte présente un inventaire des espaces de wilderness définis comme « des espaces non développés, toujours primaires, dominés par les forces de la nature et couvrant une surface minimale de 400.000 ha ». Les critères retenus pour la cartographie sont alors l'absence de routes et de structures humaines dans un bloc continu d'au moins 400.000 ha. (figure 4.1).



Article J. Michael McCloskey and Heather Spalding

A Reconnaissance-Level Inventory of the Amount of Wilderness Remaining in the World

Figure 4.1. Carte extraite de McCloskey et Spalding (1989).

On peut reprocher à cette carte de proposer une vision binaire de l'espace, avec d'un côté les espaces de wilderness et de l'autre les espaces considérés comme anthropisés.

Plus récemment, d'autres projets ont porté sur la cartographie de l'empreinte humaine et de la wilderness mais cette fois d'après le concept de « continuum de wilderness » formulé par Lesslie et Taylor (1985). L'approche par continuum ou spectre de pression anthropique considère que la « qualité de wilderness » est inversement proportionnelle aux impacts humains et que cette qualité est quantifiable le long d'un gradient pour n'importe quel endroit sur Terre, en utilisant des critères de pression anthropique. Plusieurs cartes mondiales ont été produites sur la base de cette approche notamment celle de Sanderson *et al.* (2002) intitulée « The human footprint and the last of the wild » (figure 4.2) publiée dans la revue *BioScience*. Dans ce travail, l'empreinte humaine est calculée comme la somme de 9 jeux de données organisés en 4 grands critères que sont : la densité de population, les transformations du sol, les accès et les infrastructures électriques. Cette carte fait toujours figure de référence et a été actualisée en 2016 par Venter *et al.* pour mesurer l'évolution mondiale de l'empreinte humaine au cours des 16 dernières années. La méthode développée par Sanderson *et al.* a également été reprise et adaptée à des échelles spatiales plus fines mais pour documenter des espaces plus petits, notamment au Canada (Woolmer *et al.* 2008) ou encore dans le sud de l'Équateur pour mesurer l'évolution spatio-temporelle de l'empreinte humaine (Tapia-Armijos *et al.* 2017).

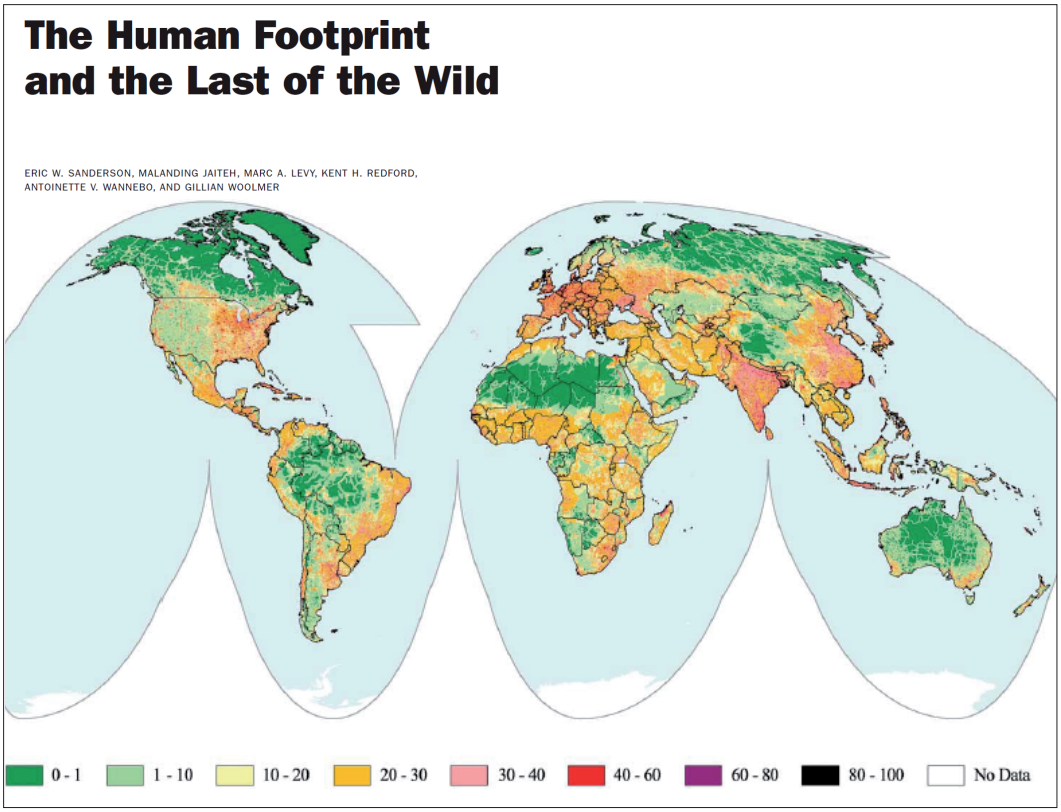


Figure 4.2. Carte mondiale de l'empreinte humaine, d'après Sanderson et *al.* (2002). Le gradient de couleurs représente le degré d'influence humaine allant du vert foncé (catégorie ayant le degré d'influence le plus faible) jusqu'au noir (degré d'influence le plus élevé).

En parallèle, différents travaux ont été réalisés à des échelles continentales. Le plus ancien, mais toujours mis à jour par le ministère de l'environnement australien, est le travail de Lesslie et Taylor (1985) cité précédemment pour avoir formulé le concept de continuum de wilderness. Les auteurs ont également identifié plusieurs grands critères de quantification du gradient de wilderness. Ces 4 critères, qui ont été largement repris depuis, sont l'éloignement aux habitations, l'éloignement aux accès mécanisés, la « naturalité » apparente (l'absence évidente de structures humaines) et la naturalité biophysique de l'occupation du sol. Aplet *et al.* (2000) ont développé un indice de wildness adapté aux États-Unis d'Amérique basé également sur la somme de plusieurs critères (l'opportunité de solitude, quantifiée par la densité de population, l'éloignement aux principales autoroutes et le degré de naturalité de la végétation) (figure 4.3).

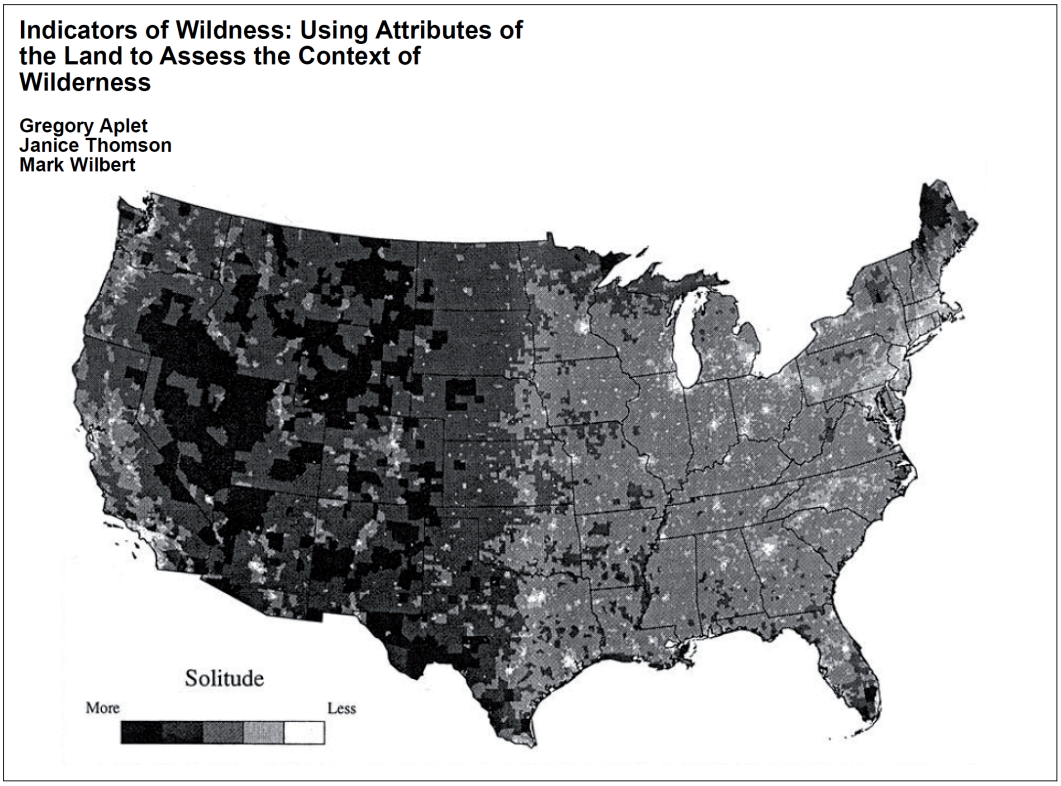


Figure 4.3. Carte du degré de wildness des État-Unis d'Amérique, d'après Aplet *et al.* (2000).

Avec une approche similaire, une carte de l'indice de wilderness a été développée par le *Wildland Research Institut* à l'échelle de l'Europe dans le cadre de la conférence de Prague sur la wilderness qui s'est tenue en 2009. Cette carte est produite à une résolution de 1 km² à partir d'un jeu de données de l'agence européenne pour l'environnement constitué des routes, des voies de chemin de fer, de la population et de l'occupation du sol (figure 4.4). Si cette carte donne un aperçu intéressant de la distribution des espaces les moins anthropisés à travers l'Europe, qui se situent sans surprise principalement en Fenno-Scandinavie et dans les espaces de montagne, la résolution spatiale trop grossière ne permet pas d'envisager son utilisation à des fins de conservation de la nature.

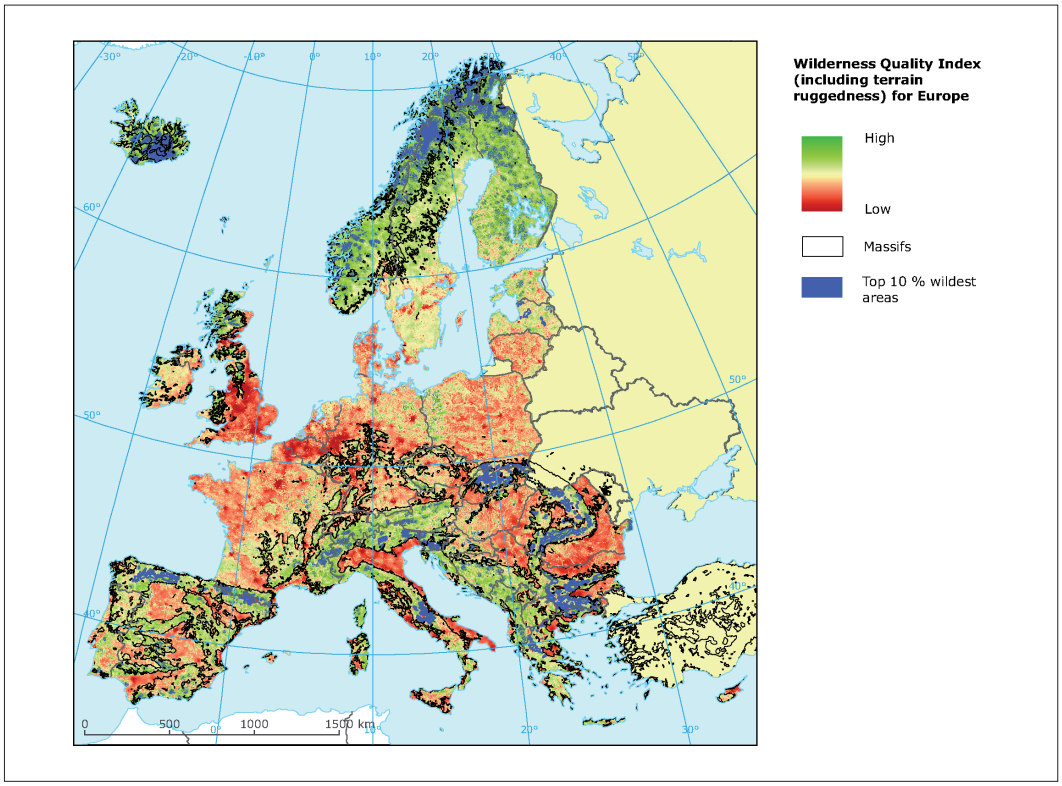


Figure 4.4. Carte européenne de l'indice de qualité de wilderness, disponible sur le site de l'agence européenne de l'environnement (https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/figureures/wilderness-quality-index).

C'est pour cette raison qu'un certain nombre de cartes ont été produites à une échelle nationale. En mobilisant des données plus fines, les résultats cartographiques, loin d'être triviaux, offrent une vision plus détaillée de la distribution des espaces les plus sauvages (ou les moins anthropisés). Depuis une dizaine d'années, plusieurs travaux ont été menés à des échelles nationales afin d'orienter les politiques publiques en matière de conservation des espaces les moins anthropisés. C'est le cas notamment de la Norvège qui, sur la base de la distance aux infrastructures humaines, comme les routes, les lignes électriques et les voies de chemin de fer, met régulièrement à jour une carte en ligne (http://inonkart.miljodirektoratet.no/inon/kart#) (figure 4.5-A). On peut citer également le travail réalisé par Ólafsdóttir et Runnström (2011) en Islande qui ont cartographié la proportion restante de nature « pristine » (figure 4.5-B). À ce jour, deux travaux développés à partir de la méthodologie du Scottish Natural Heritage (SNH) (2012) présentent le résultat cartographique le plus abouti. Il s'agit de la carte réalisée en Écosse au 1 : 50 000 (figure 4.5-C) par le SNH et celle réalisée par Müller *et al.* (2015) du Danemark au 1 : 100 000 (figure 4.5-D). Ces deux études ainsi que celle développée actuellement en Autriche (en préparation) s'appuient sur la quantification de 4 attributs pour spatialiser un degré de wilderness : (i) l'éloignement et la densité de population, (ii) la distance aux infrastructures humaines, (iii) la naturalité de l'occupation du sol et (iv) la rugosité du terrain.

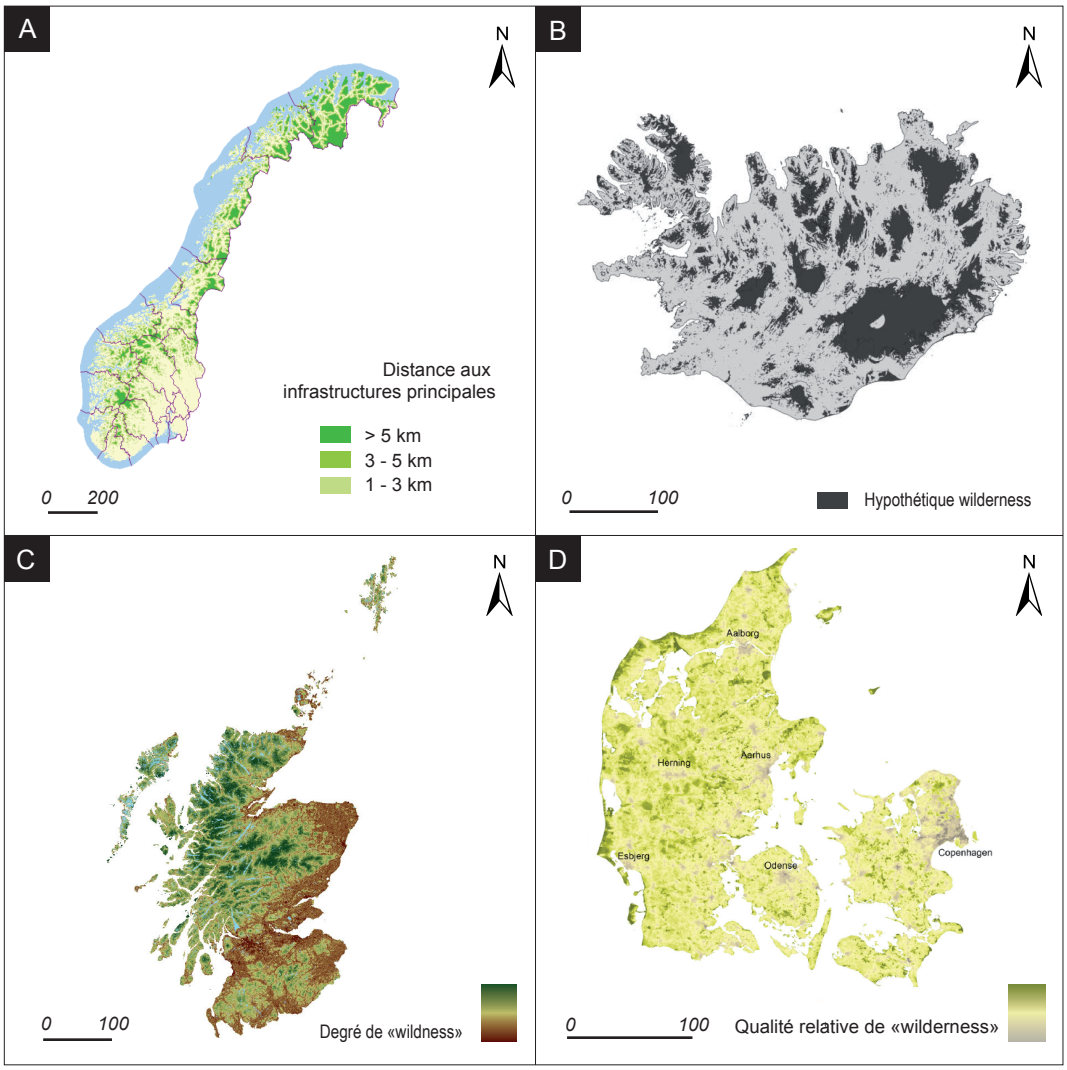


Figure 4.5. Cartes nationales de (A) la distance aux infrastructures principales en Norvège, d'après (http://inonkart.miljodirektoratet.no/inon/kart#) ; (B) la « proportion d'hypothétique wilderness » en Islande, d'après Ólafsdóttir and Runnström (2011) ; (C) la wildness en Écosse, d'après SNH (2012) ; et (D) la qualité relative de wilderness au Danemark, d'après Müller *et al.* (2015).

Enfin, il faut noter ici que les ambitions ne se sont pas limitées à une échelle nationale. D'autres travaux ont été menés à des échelles encore plus fines afin de mesurer, y compris au sein d'espaces naturels ou semis naturels, un gradient de wilderness ou de wildness. Par exemple dans la chaine de montagne des Dolomites en Italie (Orsi *et al.* 2013) ; en Écosse dans les parcs nationaux de Cairngorms et Loch Lomond et The Trossachs (Carver *et al.* 2012) ou encore aux Etats-Unis d'Amérique dans le parc national Death Valley (Carver *et al.* 2013).

1.3. Spécificités et objectifs d'une méthode adaptée au contexte français

Contrairement aux exemples présentés précédemment, c'est l'expression « pressions anthropiques cumulées » qui est utilisée dans ce travail. Celle-ci est privilégiée aux termes anglophones tels que wilderness, wild areas, etc. peu adaptés au contexte français ainsi qu'à la notion de « natu-

ralité » qui désigne selon nous différentes facettes spécifiques de la nature et dont la quantification et la cartographie relève d'autres approches (présentées dans le chapitre 5). Par ailleurs, la plupart des travaux que nous venons de présenter ont pour point commun de désigner les espaces les plus sauvages par déduction de différentes pressions humaines. Il nous apparait donc plus neutre, voire plus juste, de qualifier ces cartes de « cartes de pressions anthropiques » plutôt que de « cartes d'espaces sauvages » ou « de naturalité », puisque ces qualités ne sont que supposées.

Si les méthodes de cartographie développées à travers l'Europe sont singulières en raison des données sources utilisées propres à chaque pays, il ressort toutefois une certaine récurrence méthodologique. C'est l'approche multicritère qui est largement privilégiée et c'est pour garantir une certaine homogénéité méthodologique à l'échelle européenne que la méthode développée pour la France s'appuie sur cette combinaison des critères de pressions anthropiques.

Puisque l'objectif de la méthodologie est de produire une carte qui couvre l'emprise de la France métropolitaine, les données utilisées pour caractériser les pressions anthropiques doivent être homogènes pour l'ensemble de l'hexagone. La méthode doit par ailleurs s'appuyer exclusivement sur des données mobilisables gratuitement. La flexibilité de la méthode doit également être suffisante pour pouvoir intégrer ultérieurement de nouvelles pressions anthropiques. Enfin, la méthode doit être pérenne et temporellement reproductible pour assurer un suivi.

La carte finale des pressions anthropiques cumulées doit permettre spécifiquement de répondre à trois objectifs :

(i) quantifier un gradient de pressions anthropiques cumulées spatialement continu pour toute la France métropolitaine,

(ii) qualifier et hiérarchiser les espaces protégés le long d'une échelle de pressions anthropiques,

(iii) identifier les espaces à faibles pressions anthropiques qui ne sont pas réglementairement protégés.

1.4. Emprise spatiale de la méthode et application sur une zone test

Afin de tester dans une première étape la méthodologie avant son déploiement à l'échelle nationale, l'analyse a porté sur une zone test située en Loire-Atlantique, délimitée du nord au sud par le marais de Brière et le lac de Grand-Lieu et d'est en ouest, par la ville de Nantes et le littoral atlantique (figure 4.6). Cette zone couvre une superficie de 259.377 hectares et a été définie de manière arbitraire sans prise en compte des limites administratives mais en incluant une diversité d'espaces (notamment urbains comme la ville de Nantes ; industriels comme le complexe industrialo-portuaire de Saint-Nazaire ; naturels et semis-naturels comme le lac de Grand-Lieu et le marais de Brière) et un gradient de pression anthropique supposé large.

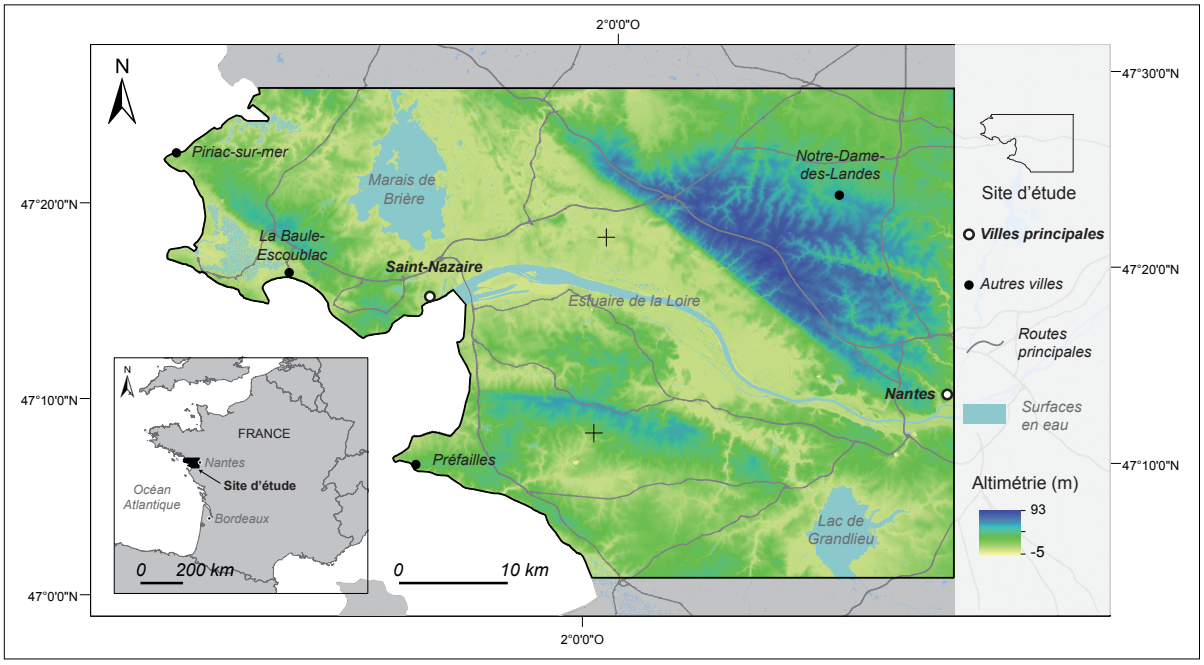


Figure 4.6. Localisation de la zone de test de la méthodologie.

2. Matériel et Méthodes

Dans cette partie, l'ensemble des données et des outils utilisés pour (i) cartographier le gradient de pressions anthropiques cumulées, (ii) hiérarchiser les espaces protégés en fonction de ce gradient et (iii) identifier les espaces à faibles pressions anthropiques, sont présentés.

2.1. Cartographie des pressions anthropiques cumulées

2.1.1. Sélection des critères de pression anthropique

Six critères de pressions anthropiques ont été retenus pour dresser la carte des pressions anthropiques cumulées. Il s'agit des lumières artificielles de nuit, du bâti, des routes, des voies ferrées, de l'occupation du sol et des structures de transport d'énergie (figure 4.7). Ces six critères répondent au double impératif de couverture nationale homogène et de disponibilité gratuite des données associées. Au préalable, une liste de critères de pressions anthropiques a été dressée à partir de la littérature et du groupe d'experts. Dans l'approche pragmatique qui a guidé cette méthodologie, seuls les critères pouvant être cartographiés et modélisés à partir de données existantes ont été conservés pour ce travail.

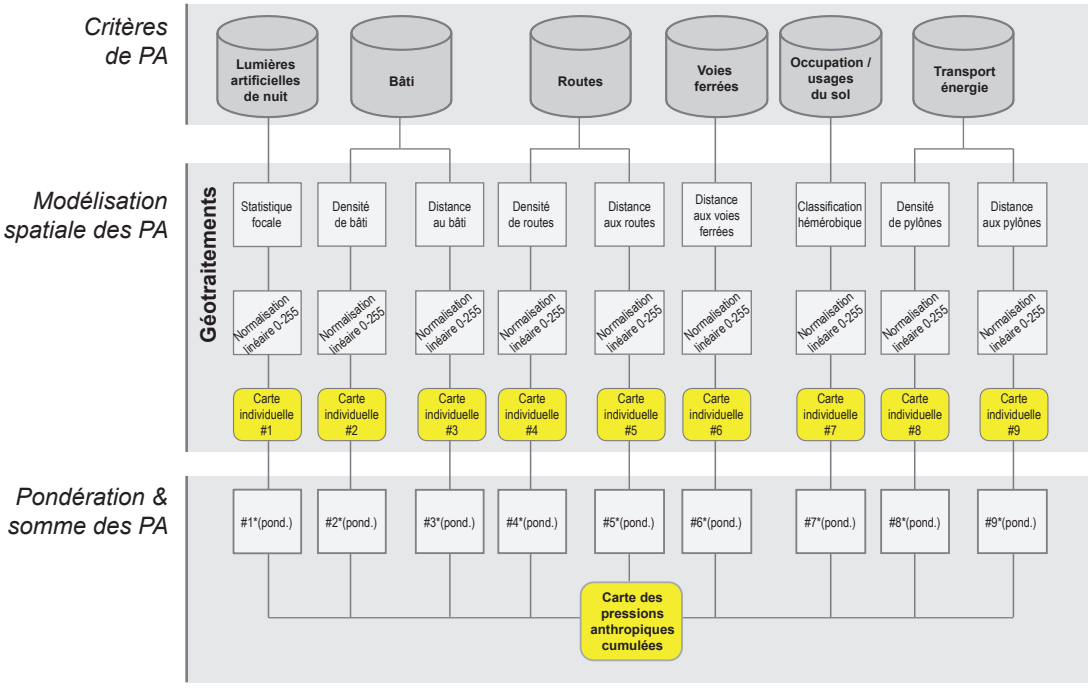


Figure 4.7. Schéma méthodologique de la cartographie des pressions anthropiques (PA) cumulées.

2.1.2. Modélisation spatiale des critères de pressions anthropiques

Si la cartographie peut être considérée comme le renseignement localisé d'une entité sur une carte (e.g. tracé linéaire d'une route ou élément ponctuel d'un pylône électrique), la modélisation renvoie à une analyse plus détaillée des impacts des pressions anthropiques qui peuvent varier selon l'échelle, l'emplacement, la distance, etc. pour représenter de manière plus réaliste l'impact d'une pression anthropique sur une zone spécifique (Carver et Tin 2013). Les six critères de pressions anthropiques retenus dans ce travail ont été modélisés à partir des données listées dans la tableau 4.1, afin de représenter graduellement leur impact sur la zone d'étude.

Tableau 4.1. Détails des données utilisées

Indicateur	Données	Producteur	Précision	Millésime
Lumières artificielles	Visible Infrared Imaging Radiometer Suite (VIIRS)	NOAA	15 arc-seconde	janv-2017
Bâti	BD_TOPO®	IGN	0,5 - 10m	2012
Routes	BD_TOPO®	IGN	10m	2012
Voies ferrées	BD_TOPO®	IGN	10m	2012
Occupation du sol				
	Registre Parcellaire Graphique	Agence des services de paiement	5m	2012
	BD_Végétation	IGN	20m	2012
	BD_Forêt	IGN	25m	2006
	Corine Land Cover	Agence européenne de l'environnement	100m	2012
Transport énergie	BD_TOPO®	IGN	10m	2012

2.1.2.1. Les lumières artificielles de nuit

Pour caractériser les lumières artificielles de nuit (LAN), les données de la suite radiométrique d'imagerie infrarouge visible (« Visible Infrared Imaging Radiometer Suite (VIIRS) ») produites par le groupe d'observation de la Terre de la NOAA (National Center for Environmental Information) sont utilisées. Ces données sont des images composites générées sur la base des moyennes mensuelles de radiance. Les données sont préalablement filtrées pour exclure les lumières parasites, la foudre, la lumière produite par la lune et les nuages (Mills et al 2013).

Dans cette étude, les données mensuelles de janvier 2017, disponibles gratuitement sur le site internet de la NOAA (https://ngdc.noaa.gov/eog/viirs/download_dnb_composites.html) sont utilisées.

2.1.2.2. Le bâti

Le bâti est utilisé comme critère de pression anthropique. Ce critère a été privilégié à la densité de population car le bâti renseigne un degré de pression anthropique spatialement plus explicite et continu que la population. En effet, les données de population sont recensées à l'échelle des communes, échelle hétérogène ne permettant pas de distinguer la variabilité de densité au sein de l'aire communale. Le bâti est en revanche comptabilisé et cartographié de manière exhaustive à l'échelle de la France métropolitaine.

Par ailleurs, nous avons vu que dans l'exemple du Marais Poitevin (voir chapitre 3) que le bâti (et les routes) ont une constance historique plus forte que la densité de population (qui peut connaitre des allers / retours temporels).

Afin de modéliser la pression anthropique liée bâti, deux approches complémentaires sont employées : la densité de bâti et la distance au bâti (telles que présentées dans le chapitre 3).

Densité de bâti

A partir de la BD TOPO® (IGN) 2014 du département de la Loire-Atlantique, les données « bâti indifférencié », « bâti_industriel », « bâti_remarquable », « cimetière », « constructions_légères », « constructions_ponctuelles », « constructions_surfaciques », « piste_aérodrome », « réservoir » et « terrain_sport » sont extraites. Pour une description complète des données, voir le descriptif de contenu de la BD TOPO® (IGN 2011).

L'ensemble de ces données est dans un premier temps rasterisé à une résolution de 5 m (correspondant à l'échelle des données produites par l'IGN) puis mosaïqué dans une seule couche raster à une résolution de 5 m également. Pour calculer la densité de bâti, l'outil « statistiques focales » de la boite à outils Spatial Analyst d'ArcGis 10.2 est utilisé. Cet outil permet de calculer pour chaque pixel, l'emplacement d'une statistique de voisinage. Ici, nous calculons la surface moyenne de bâti par cercle de rayon de 500 m. Le calcul porte sur une emprise de 500 m plus large que la zone d'étude afin d'éviter les effets de bordure que peuvent occasionner les analyses par fenêtre mouvante. Le résultat est exprimé par pixel en mètre carré de surface bâtie par hectare.

Distance au bâti

Une deuxième approche complémentaire consiste à mesurer la distance au bâti pour distinguer les espaces éloignés du bâti des espaces proches du bâti le long d'un gradient spatial continu. A partir de l'ensemble des données de bâti, la distance euclidienne au bâtiment le plus proche est mesurée avec l'outil distance euclidienne de la boite à outils Spatial Analyst d'ArcGis 10.2. Le résultat correspond pour chaque pixel à la distance minimale à au moins un pixel de bâti le plus proche, exprimée en mètre.

2.1.2.3. Les routes

Afin de quantifier spatialement la pression anthropique des routes, les deux approches (densité et distance) utilisées précédemment pour le bâti (et présentées dans le chapitre 3) sont également appliquées. A la différence que dans cette partie, « l'importance » de la route (définie par l'intensité de son trafic routier) est prise en compte. Précisément, les densités et les distances sont combinées à la valeur d'importance des routes (voir tableau 4.2) pour former des indices de densité de route et de distance aux routes afin de modéliser plus finement leur gradient d'impact.

Tableau 4.2. Description des valeurs d'importance des routes (d'après BD TOPO® Version 2.1 – Descriptif de contenu – Octobre 2011). Les valeurs d'importance ont été inversées par rapport à la version de l'IGN pour simplifier le calcul des indices.

Valeur	Description
5	Le réseau 1 assure les liaisons entre métropoles et compose l'essentiel du réseau européen. Il est composé en général d'autoroutes et quasi-autoroutes, parfois de nationales.
4	Liaisons entre départements. Les liaisons d'importance 2 ont pour fonction : - d'assurer les liaisons à fort trafic à caractère prioritaire entre agglomérations importantes, - d'assurer les liaisons des agglomérations importantes au réseau d'importance 1, - d'offrir une alternative à une autoroute si celle-ci est payante, - de proposer des itinéraires de contournement des agglomérations, - d'assurer la continuité, en agglomération, des liaisons interurbaines à fort trafic quand il n'y a pas de contournement possible.
3	Liaisons ville à ville à l'intérieur d'un département. Ce niveau est majoritairement représenté par des routes départementales, toutefois certaines départementales peuvent avoir une importance 4 ou 5. Les liaisons d'importance 3 ont pour fonction : - de relier les communes de moindre importance entre elles (les chefs-lieux de canton en particulier), - de desservir les localités et sites touristiques importants, - de desservir les points de passage des obstacles naturels quand ils sont peu nombreux (cols routiers, ponts), - de desservir les agglomérations d'où partent des liaisons maritimes, - de structurer la circulation en agglomération.

2	Voies permettant de se déplacer rapidement à l'intérieur d'une commune et, dans les zones rurales, de relier le bourg aux hameaux proches. Les liaisons d'importance 4 ont pour fonction : - de structurer la circulation en agglomération - de relier le bourg aux hameaux proches.
1	Voies permettant de desservir l'intérieur d'une commune. Valeur prise par exclusion des autres valeurs de l'attribut.

Indice de densité de routes

L'indice de densité de routes est calculé par la fonction : *densité * importance*.

L'indice est donc d'autant plus fort que la valeur « d'importance » des routes est élevée. Dans un premier temps, la densité de routes est calculée avec l'outil densité de lignes de la boite à outils Spatial Analyst (ArcGis 10.2) pour chaque « importance » de routes. Le résultat correspond à 5 couches rasters de densité de routes (une par « importance » de routes). Les valeurs des rasters expriment le linéaire de route (en km/km²) calculé dans une fenêtre mouvante de 500 m de rayon.

Dans un deuxième temps, les 5 rasters de densité de routes sont agrégés avec l'outil calculatrice raster, en prenant en compte leur « importance » par la fonction suivante :

F=[(densité_routes_d'importance_5)]*5+[(densité_routes_d'importance_4)]*4+[(densité_routes_d'importance_3)]*3+[(densité_routes_d'importance_2)]*2+[(densité_routes_d'importance_1)]*1

Le résultat est une couche raster de l'indice de densité de route.

Indice de distance aux routes

L'indice de distance aux routes est calculé par la fonction : *[(1/distance)*importance]*. 5 rasters de distance sont générés (1 par importance de route) puis agrégé avec l'outil calculatrice raster en intégrant leur « importance » par la fonction suivante :

F=[(1/distance_routes_d'importance_5)]*5+[(1/distance _ routes_d'importance_4)]*4+[(1/distance _routes_d'importance_3)]*3+[(1/distance _routes_d'importance_2)]*2+[(1/distance _routes_d'importance_1)]*1

Le résultat est une couche raster de l'indice de distance aux routes.

2.1.2.4 Voies de transport ferroviaire

Pour modéliser la pression anthropique relative au transport ferroviaire, seule la distance aux

voies ferrées des Lignes à Grande Vitesse (LGV) et du « réseau principal » est prise en compte dans l'analyse. Le réseau principal correspond « aux voies ferrées en exploitation servant au transport des voyageurs ou des marchandises (RER, voie ferrée en exploitation, voie ferrée touristique, voie-mère d'embranchement particulier). Toutes les voies ferrées en exploitation assurant un service régulier ou saisonnier pour le transport des voyageurs ou des marchandises (IGN 2011, p 42).

Le résultat est une couche raster de la distance minimale à la voie ferrée la plus proche.

2.1.2.5. L'occupation / usage du sol

Parce qu'il n'existe à notre connaissance pas de donnée nationale homogène d'occupation / usage du sol suffisamment précise, la caractérisation du sol le long d'un gradient de pression anthropique a été réalisée en deux étapes : la constitution d'une carte spatialement exhaustive de l'occupation / usage du sol puis la classification des types d'occupation / usage du sol sur une échelle ordinale dite d'*hemeroby*.

La méthode présentée dans le paragraphe suivant est inspirée d'un précédent travail initié par l'Unité de Service - Observatoire du Développement Rural (US-ODR) créée par l'INRA en 2009. Ce travail avait pour objectif de mettre à la disposition de l'INRA une version 2 enrichie du Registre Parcellaire Graphique (RPG) auquel étaient ajoutés les routes, les surfaces en eau, des éléments forestiers et des éléments issus de la base de données européenne Corine Land Cover (Cantelaube et Carles 2014).

Données d'occupation / usage du sol

Pour créer une carte d'occupation du sol continue, quatre jeux de données distincts sont utilisés : le Registre Parcellaire Graphique (RPG), la couche végétation de la BD TOPO® (IGN), la BD Forêt V1® (IGN) et la base de données européenne Corine Land Cover (figure 4.8).

Le RPG est une base de données géographique qui décrit au 1 : 5000 les contours des îlots culturaux et leur groupe de cultures majoritaire organisé dans une nomenclature de 28 groupes (annexe 4.1). Pour une description complète du RPG, voir IGN and ASP (2017).

Le BD Forêt V1 est une base de données géographique des formations végétales forestières et naturelles organisée dans une nomenclature de 11 à 84 postes décrivant la structure, la composition et les essences dominantes des formations végétales. La version 1 qui a été remplacée à partir de 2006 par une version 2 plus précise a été privilégiée car il s'agit de la seule version qui couvre actuellement la France métropolitaine dans sa totalité. Pour une présentation détaillée de la BD Forêt V1, voir IGN (2016). En complément de la BD Forêt, la couche végétation de la BD TOPO® est mobilisée. Cette base de données décrit « l'espace végétal naturel ou non différencié selon le couvert forestier » (IGN 2011, p 113). Si certaines données sont partagées avec la BD Forêt, notamment les éléments forestiers, la couche végétation de la BD TOPO® complète certaines structures végétales absentes de la BD Forêt, en particulier les haies, les vergers et la vigne.

Enfin, pour les zones non couvertes par les trois précédents jeux de données, la base de données européenne d'occupation biophysique des sols Corine Land Cover (CLC) est utilisée en complément. La version la plus récente de 2012 a été retenue dans ce travail.

Les quatre jeux de données ont été rasterisés à une résolution de 10 mètres (figure 4.8-A).

Cartographie de l'hemeroby de l'occupation du sol

Dans un deuxième temps, les quatre jeux de données ont été reclassés sur une échelle d'*hemeroby* (figure 4.8-B) puis agrégés (figure 4.8-C).

Le terme « hemeroby » a été introduit par le botaniste Jalas (1955) pour mesurer l'impact de l'Homme sur la flore et la végétation. Il est dérivé du mot grec hemeros (domestiqué, cultivé) et bios (vie). Le concept a par la suite été repris pour créer des indices d'artificialisation du sol. Différentes méthodes d'évaluation et de quantification ont été développées. Pour une synthèse de celles-ci, voir Fehrenbach et al (2015). Nous retiendrons ici la définition de Walz et Stein (2014) pour qui l'*hemeroby* peut être comprise comme une mesure intégrative des impacts des interventions humaines sur les écosystèmes. Deux approches complémentaires ont été mobilisées et confrontées pour établir la classification « hémérobique » de l'occupation du sol. La première est basée sur la classification en 7 degrés proposée par Walz et Stein (2014) : ahemerobic : « presque pas d'impacts humains », oligohemerobic : « faibles impacts humains », mesohemerobic : « impacts humains modérés », β-euhemerobic : « impacts humains modérés à forts », α-euhemerobic : « forts impacts humains » , polyhemerobic : « très forts impacts humains » et 7 metahemerobic : « impacts humains excessivement forts ». Cette classification a été adaptée et appliquée et aux quatre jeux de données d'occupation du sol. Elle a permis dans un deuxième temps d'être confrontée à l'avis d'un groupe d'experts sollicité dans le cadre du groupe de travail *Wilderness et nature férale* de l'UICN France. Dix experts ont ainsi réajusté la classification préliminaire en augmentant ou diminuant le degré d'*hemeroby* de chaque type d'occupation / usage du sol. Le résultat est une table de notation de chaque type d'occupation du sol sur une échelle d'*hemeroby* (annexe 4.1).

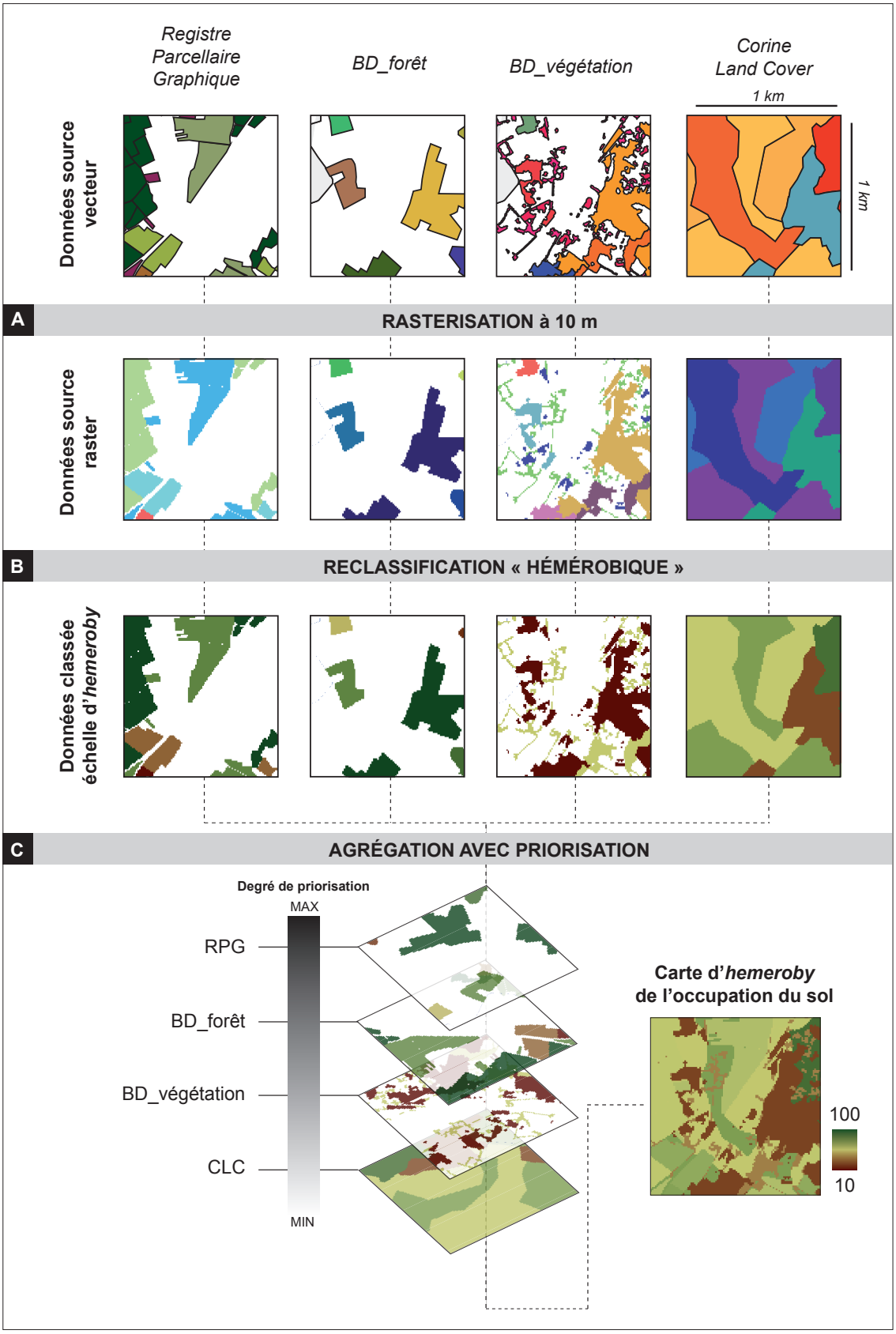


Figure 4.8. Schéma de la méthode de production de la carte d'*hemeroby* de l'occupation du sol.

A partir de cette classification « hémérobique », les quatre rasters d'occupation du sol ont été reclassés. La valeur de chaque pixel a été attribuée en fonction du degré d'*hemeroby* listé en annexe 4.1 (figure 4.8-B).

Enfin, les quatre rasters d'*hemeroby* ont été agrégés afin de créer une donnée d'occupation du sol continue. Pour gérer les superpositions spatiales, un degré de priorité a été attribué à chacun des quatre rasters de manière à ce que les données les plus précises soient conservées par rapport aux données moins précises. Le RPG est la couche ayant le premier ordre de priorité, avant la BD Forêt, la couche végétation de la BD TOPO® et enfin CLC. Par exemple si à un point x-y donné, nous disposons à la fois d'une données issues de CLC, de la BD Végétation et de la BD Forêt, seule la donnée issue de la BD Forêt sera conservée dans la carte finale d'*hemeroby* de l'occupation du sol.

Le résultat est une carte au format raster du degré d'*hemeroby* classée de 10 à 100.

2.1.2.6. Indice transport d'énergie

Le transport d'énergie et notamment le transport électrique par lignes hautes tensions est considéré ici comme une pression anthropique sur le paysage.

Seuls les pylônes électriques cartographiés par unités ponctuelles sont utilisés dans ce travail. Les données sont issues de la BD TOPO® (IGN). De la même façon que pour les indicateurs « bâti » et « route », la densité de pylônes électriques et la distance à ces pylônes ont été cartographiées.

Le résultat est deux cartes raster, l'une correspondant à la densité de pylônes électriques dont la valeur de chaque pixel exprime le nombre de pylônes électriques par hectares ; et l'autre, correspondant pour chaque pixel à la distance minimale au premier pylône électrique.

2.1.3. Corrélation des indicateurs

Les corrélations entre indicateurs peuvent entrainer un biais de double comptage d'une même pression anthropique dans les analyses multicritère (Carver 1991). Afin de mesurer les corrélations entre les différents indicateurs présentés précédemment, les coefficients de corrélation de Pearson sont calculés deux à deux entre les 9 indicateurs individuels.

2.1.4. Cartographie des Pressions Anthropiques Cumulées (CPAC)

Afin de produire une Carte des Pressions Anthropiques Cumulées (CPAC), les 9 cartes individuelles de modélisation des Pressions Anthropiques (PA) sont dans un premier temps normalisées sur une échelle commune relative avant d'être agrégées par la méthode de la somme pondérée. Un poids différent peut être accordé aux indicateurs de PA afin de leur attribuer plus ou moins d'importance dans la CPAC finale.

Chaque carte raster individuelle de PA est normalisée le long d'une échelle commune relative de 0 à 255 avec la méthode de « classification par tranches égales ». La normalisation permet de conserver la proportionnalité entre les valeurs d'une même PA tout en harmonisant les valeurs minimales et maximales de tous les indicateurs de PA.

Trois schémas de pondération ont été appliqués pour analyser la sensibilité de la CPAC unique au schéma utilisé (tableau 4.3). Le premier schéma correspond à une pondération égale des 9 indicateurs individuels de pressions anthropiques. Le deuxième est basé sur des pondérations issues des recommandations du groupe d'experts. Enfin, le troisième schéma relève de l'adaptation des pondérations déterminées en Ecosse par l'étude du Scottish Natural Heritage (SNH) (2012) et utilisée par Carver et al (2012) pour cartographier un gradient de « sauvage » dans les parcs nationaux de Cairngorms et Loch Lomond et The Trossachs.

Tableau 4.3. Schémas des pondérations utilisées pour les cartographies de pressions anthropiques cumulées.

Couches pressions anthropiques	Pondération égale	Pondération groupe « expert »	Pondération adaptée de SNH (2012)
Lumières artificielles de nuit	0,11	0,12	0,25
Densité de bâti	0,11	0,11	0,11
Distance au bâti	0,11	0,12	0,11
Indice de densité de routes	0,11	0,10	0,04
Indice de distance aux routes	0,11	0,15	0,11
Distance aux voies ferrées	0,11	0,13	0,11
Degré d'*hemeroby* de l'occupation/ usage du sol	0,11	0,17	0,25
Densité de pylônes électriques	0,11	0,05	0,04
Distance aux pylônes électriques	0,11	0,05	0,04
Total	1	1	1

L'enquête menée par le SNH sur la perception des paysages par le grand public a permis de définir l'importance relative de quatre grands critères pour caractériser les paysages sauvages : *the naturalness*, *the remoteness*, *the lack of modern artefacts* et *the ruggedness*. Afin d'utiliser le schéma de pondération du SNH dans notre étude, les 9 indicateurs de PA ont été classés au sein des 4 critères du SNH. Le poids de chaque indicateur de PA au sein des critères est ensuite divisé en parts égales (tableau 4.4).

Tableau 4.4. Application des pondérations des 4 critères de wild areas issues de l'étude du Scottish Natural Heritage (2012) aux 9 indicateurs de pressions anthropiques utilisés pour la cartographie des pressions anthropiques cumulées.

Critères de l'étude SNH (2012) Et définitions (d'après SNH, 2012)	Pondérations de l'étude SNH	Indicateurs de pression anthropique classés en fonction des critères SNH	Pondération appliquée par indicateur
Naturalness (« naturalité de l'occupation du sol et de la vie sauvage »)	0,48	Degré d'*hemeroby* de l'occupation/ usage du sol	0,25
		Lumières artificielles de nuit	0,25
Remoteness (« éloignement aux routes et aux chemins ferrés »)	0,32	Distance au bâti	0,11
		Indice de distance aux routes	0,11
		Distance aux voies ferrées	0,11
Lack of modern artefacts (« présence d'infrastructures humaines »)	0,16	Densité de bâti	0,04
		Indice de densité de routes	0,04
		Densité de pylônes électriques	0,04
		Distance aux pylônes électriques	0,04
Ruggedness	0,04	Non pris en compte	
Total	1		

Dans un deuxième temps, une carte de la moyenne des trois schémas de pondération ainsi qu'une carte de l'écart-type autour de la moyenne sont générées. L'écart-type permet ici de déterminer les secteurs les plus sensibles au schéma de pondération utilisé.

2.2. Détermination du degré de pressions anthropiques des espaces protégés

La base de données mondiale (WDPA) de janvier 2017 des aires protégées ainsi que de l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (https://inpn.mnhn.fr/telechargement/cartes-et-information-geographique) qui recense l'ensemble des espaces protégés français ont été utilisés.

La moyenne et l'écart-type des valeurs de pressions anthropiques cumulées (PAC) ont été calculés pour chaque zonage de protection avec l'outil « statistiques zonales » (ArcGis 10.2). Les zonages de protection ont ensuite été ordonnés en fonction de leur moyenne de PAC et comparés à la moyenne de PAC de la zone d'étude.

2.3. Identification des espaces à faibles pressions anthropiques

La désignation d'espaces à faibles pressions anthropiques cumulées nécessite l'établissement de seuils définis directement à partir du gradient de PA et / ou de seuils surfaciques (pourcentage de l'espace ayant les plus faibles valeurs de PA).

Dans la démonstration, nous avons utilisé un seuil surfacique de 30%, c'est-à-dire que nous avons considéré comme « espaces à faibles PA », les 30% de la zone d'étude ayant les valeurs de PA les plus faibles. En d'autres termes, cela revient à désigner les 78 423 ha de la zone d'étude sur lesquels les PA sont les plus faibles. Cette surface a été retenue dans l'étude car elle correspond à la surface des aires protégées, tous statuts de protection confondus. Nous confrontons ensuite les 78 423 ha ayant les plus faibles PA et les 77 800 ha qui sont protégés au titre d'un zonage de protection ce qui permet de distinguer les espaces à faibles PA qui sont protégés de ceux qui ne le sont pas.

3. Résultats

3.1. Cartographie des pressions anthropiques cumulées

3.1.1. Modélisation des critères de pressions anthropiques

Les neufs indicateurs de pression anthropique sont modélisés d'après les méthodes présentées précédemment et représentés le long d'un gradient relatif de 0 à 255 (figure 4.9).

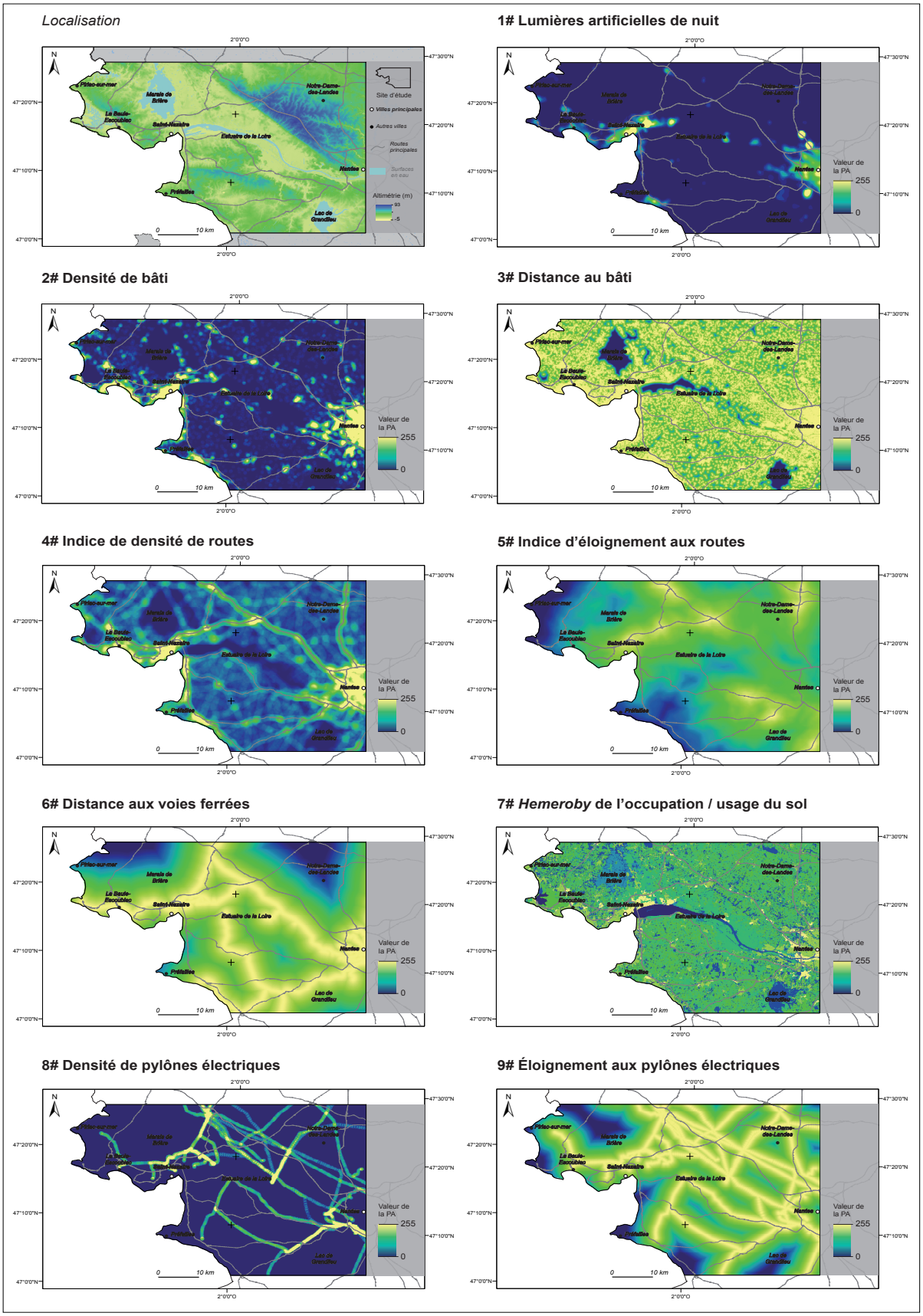


Figure 4.9. Cartes des 9 indicateurs individuels de pression anthropique.

La distribution des valeurs de pression anthropique (une valeur par pixel) varie en fonction du type d'indicateur et de la méthode de modélisation utilisée (figure 4.10 ; tableau 4.5).

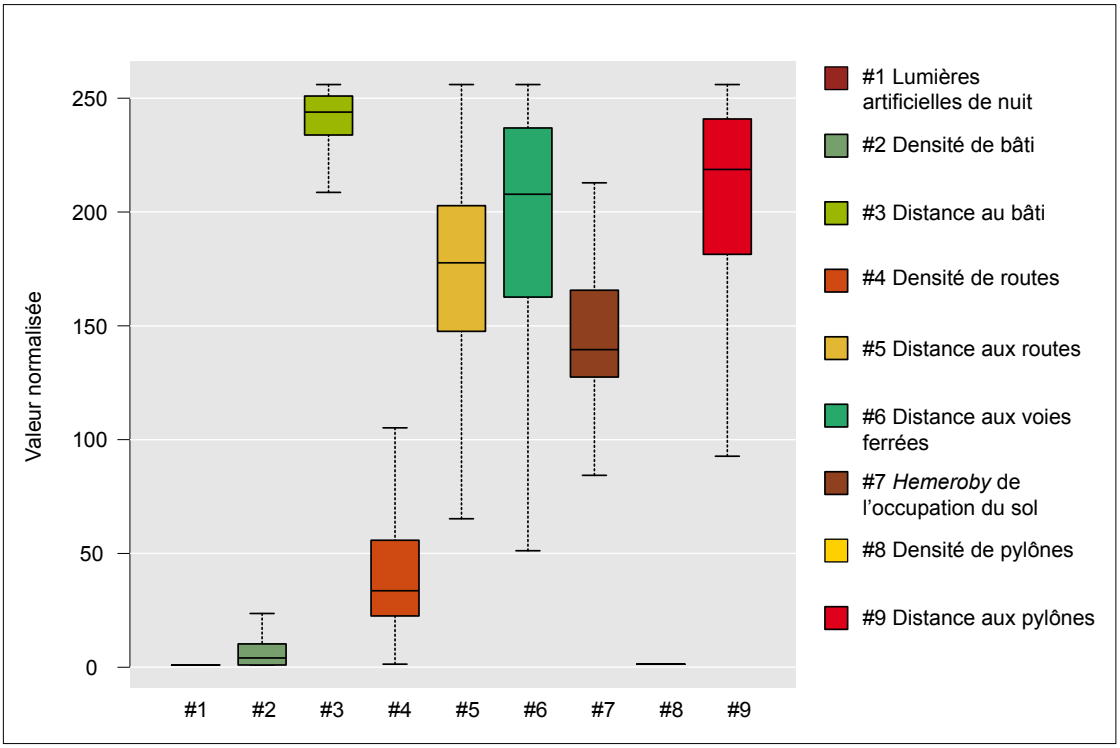


Figure 4.10. Boites à moustaches des valeurs normalisées des 9 indicateurs individuels de pression anthropique.

Tableau 4.5. Moyennes et écarts-types associés des valeurs normalisées des 9 indicateurs de pressions anthropiques modélisés.

	Indicateur	Moyenne	Écart-type
1#	Lumières artificielles de nuit	1,88	5,35
2#	Densité de bâti	11,76	22,52
3#	Distance au bâti	237,86	24,41
4#	Densité de routes	44,18	37,36
5#	Distance aux routes	172,48	41,20
6#	Distance aux voies de chemin de fer	192,04	54,40
7#	*Hemeroby* de l'occupation du sol	135,04	52,60
8#	Densité de pylônes électriques	4,65	11,28
9#	Distance aux pylônes électriques	205,35	45,28

3.1.2. Corrélation spatiale des indicateurs

Deux paires d'indicateurs présentent une corrélation plus élevée (tableau 4.6, matrice de corrélation de Pearson). Il s'agit de la densité de bâti et de la densité de routes (Cor =0,71) ainsi que les indicateurs distances aux routes et distance aux pylônes électriques (Cor=0,53). Ces indicateurs présentent des pressions anthropiques distinctes. Il ne s'agit pas ici d'un double comptage d'une

même pression anthropique. Il a donc été décidé de conserver les 9 indicateurs individuels dans l'analyse.

Tableau 4.6. Matrice de corrélation de Pearson des 9 indicateurs de pressions anthropiques : (1) les lumières artificielles de nuit, (2) la densité de bâti, (3) la distance minimale au bâti, (4) la densité de routes, (5) la distance minimale aux routes, (6) la distance au réseau ferré, (7) l'*hemeroby* de l'occupation du sol, (8) la densité de pylônes électriques, (9) la distance minimale aux lignes électriques.

Indicateurs	#1	#2	#3	#4	#5	#6	#7	#8	#9
#1	1,00	0,37	0,08	0,29	0,07	0,14	0,16	0,04	0,08
#2	0,37	1,00	0,27	0,71	0,05	0,25	0,36	0,04	0,05
#3	0,08	0,27	1,00	0,39	0,09	0,09	0,34	0,08	0,25
#4	0,29	0,71	0,39	1,00	0,19	0,25	0,35	0,12	0,16
#5	0,07	0,05	0,09	0,19	1,00	0,17	0,03	0,19	0,53
#6	0,14	0,25	0,09	0,25	0,17	1,00	0,07	0,15	0,24
#7	0,16	0,36	0,34	0,35	0,03	0,07	1,00	0,05	0,11
#8	0,04	0,04	0,08	0,12	0,19	0,15	0,05	1,00	0,33
#9	0,08	0,05	0,25	0,16	0,53	0,24	0,11	0,33	1,00

3.1.3. Sensibilité de la carte de pressions anthropiques cumulées au schéma de pondération appliquée

Trois cartes des pressions anthropiques cumulées ont été générées avec trois schémas de pondérations distincts : (a) un schéma d'égales pondérations, (b) un schéma de pondérations basé sur les recommandations du groupe d'experts et (c) un schéma de pondérations basé sur l'étude du Scottish Natural Heritage (figure 4.11 ; tableau 4.7).

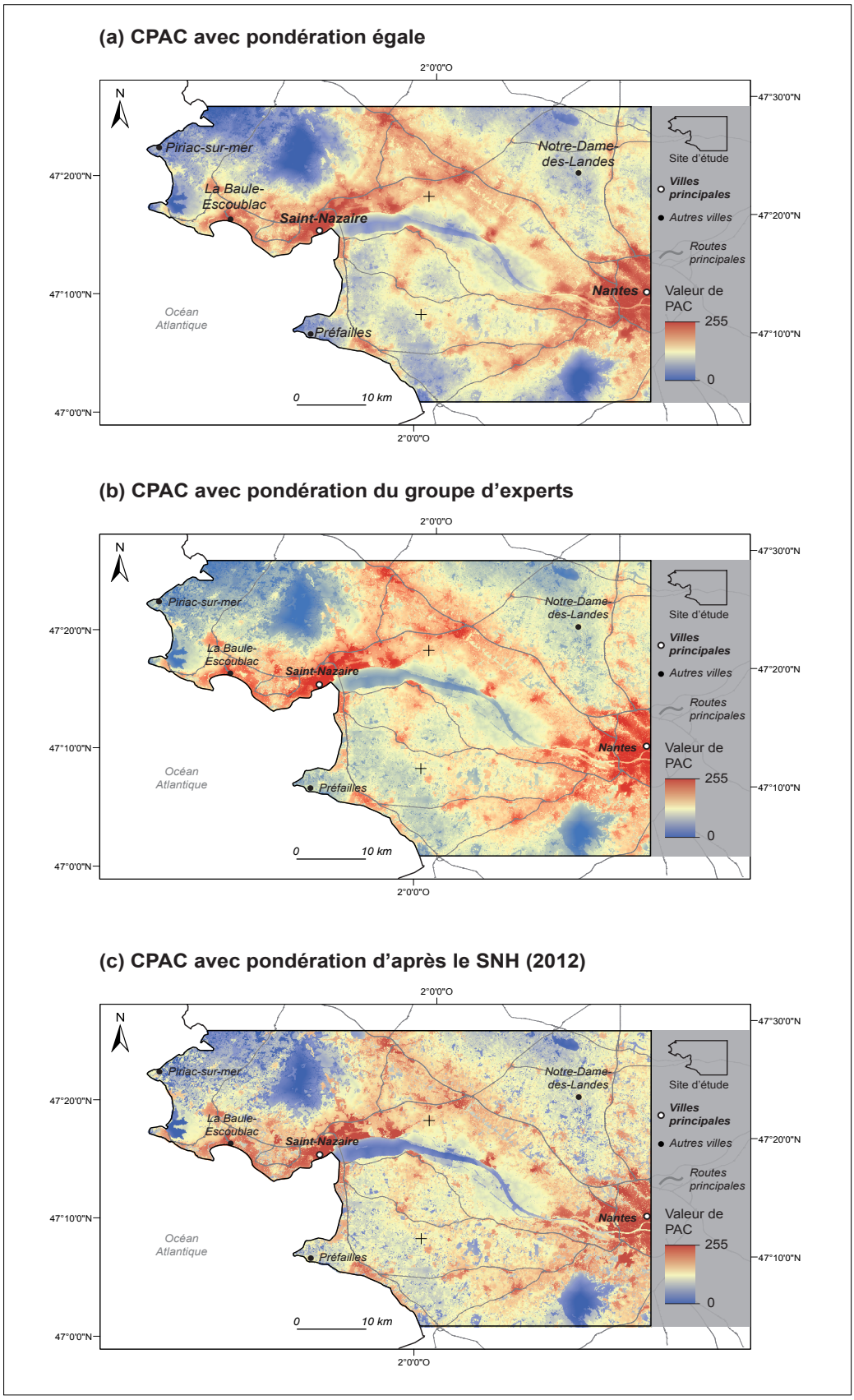


Figure 4.11. Cartes des Pressions Anthropiques Cumulées (CPAC) avec (a) une pondération égale des pressions, (b) une pondération issue du groupe d'expert et (c) l'application du schéma de pondération de l'étude menée par le Scottish Natural Heritage.

Tableau 4.7. Moyennes et écarts-types associés des trois cartes de pressions anthropiques cumulées générées respectivement avec (a) une pondération égale des pressions, (b) une pondération issue du groupe d'expert et (c) l'application du schéma de pondération de l'étude menée par le Scottish Natural Heritage.

	Moyenne	Écart-type
(a) pondération égale	133,05	34,7
(b) pondération groupe expert	133,76	34,01
(c) pondération SNH	155,11	28,5

Les secteurs où les pressions anthropiques sont les plus élevées sont également les secteurs où la sensibilité au schéma de pondération est la plus élevée contrairement aux secteurs à plus faible niveau de pression anthropique (figure 4.12-a,b ; tableau 4.8). Visuellement, on l'observe par exemple dans les secteurs du marais de Brière, du lac de Grand-Lieu ou encore de Notre-Dame-des-Landes.

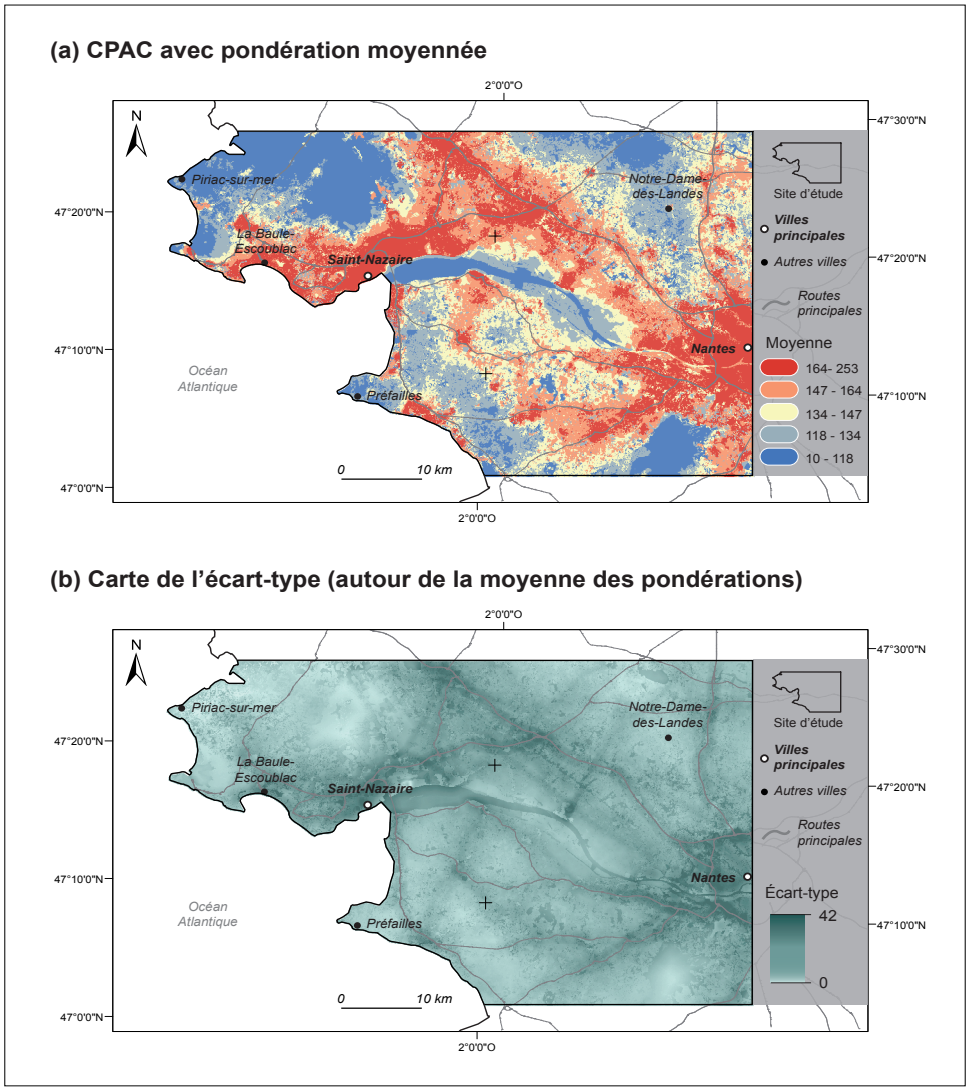


Figure 4.12. Cartes issues de l'analyse de sensibilité avec (a) la carte des pressions anthropiques cumulées (CPAC) basée sur la moyenne des trois schémas de pondération et représentée par classes d'égales surfaces et (b) la carte de l'écart-type associé à la moyenne.

Tableau 4.8. Moyenne des 3 schémas de pondération par classe (figure 4.12-a) et écart-type associé à la moyenne par classe.

Classes des moyennes	Moyenne par classe	Écart-type moyen par classe
[10 ; 118[	95,69	14,98
[118 ; 134[	127,68	12,17
[134 ; 147[	141,11	10,15
[147 ; 164[	155,07	8,65
[164 ; 253]	185,21	7,86

Puisque l'objectif premier de la cartographie est l'identification des espaces les moins anthropisés, et que les 3 schémas de pondérations apparaissent peu sensibles (faible écart-type) sur ces espaces, la carte des valeurs moyennées des trois schémas a été retenue pour la suite de ce travail (figure 4.13).

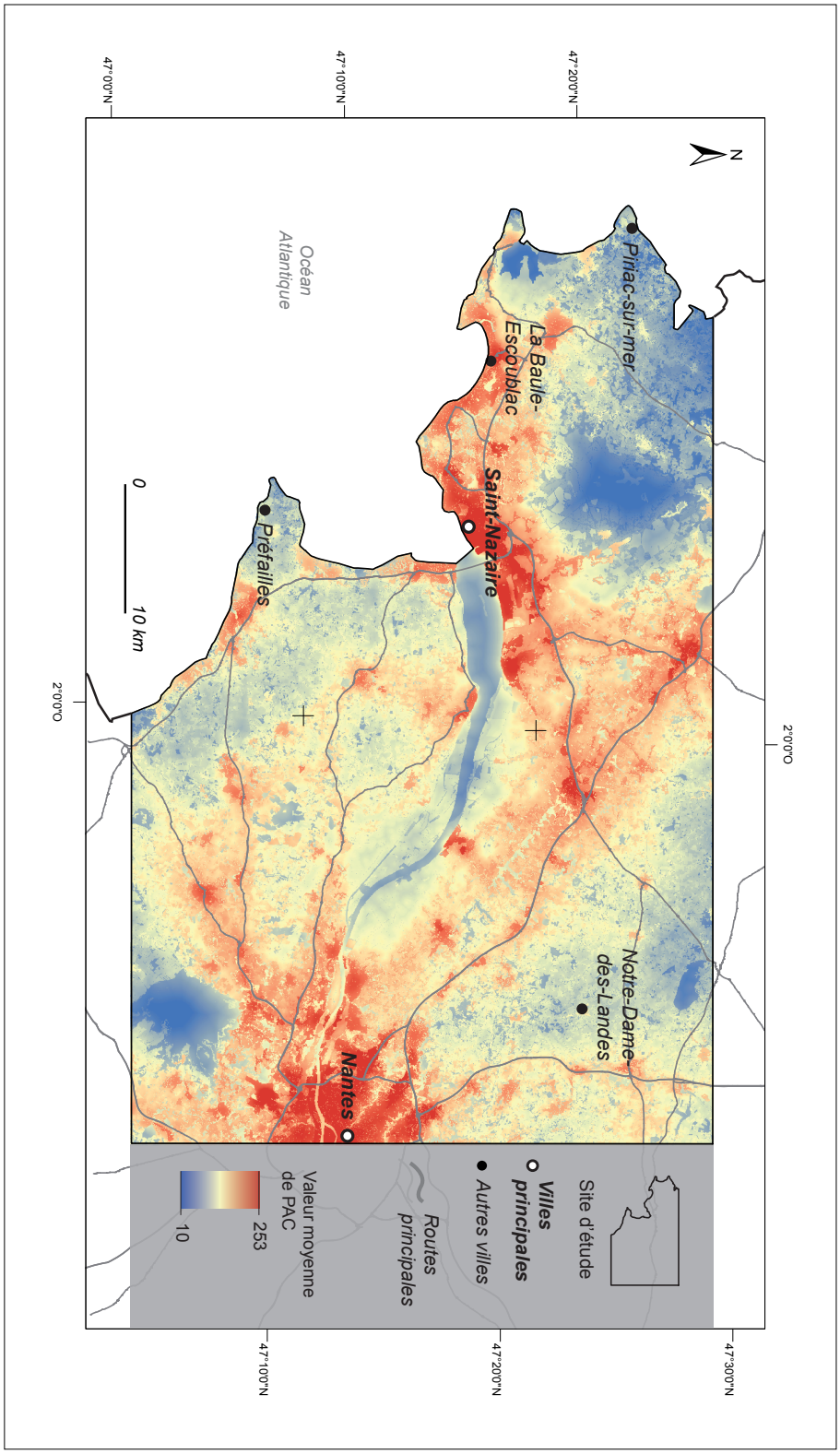


Figure 4.13. Carte des pressions anthropiques cumulées pondérée par la moyenne dans trois schémas de pondération (égale, « experte » et Scottish Natural Heritage).

3.2. Degré de pressions anthropiques des espaces protégés

Le degré de pressions anthropiques cumulées (PAC) est plus faible dans les aires protégées qu'à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude (moyenne aires protégées = 90, σ =23 ; moyenne de la zone d'étude = 119, σ =33) (figures 4.14 ; 4.15).

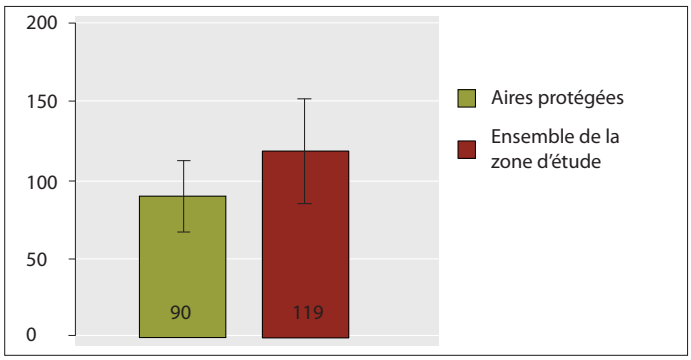


Figure 4.14. Histogramme de la moyenne et de l'écart-type des pressions anthropiques cumulées dans les aires protégées (barre de gauche) et à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude (barre de droite).

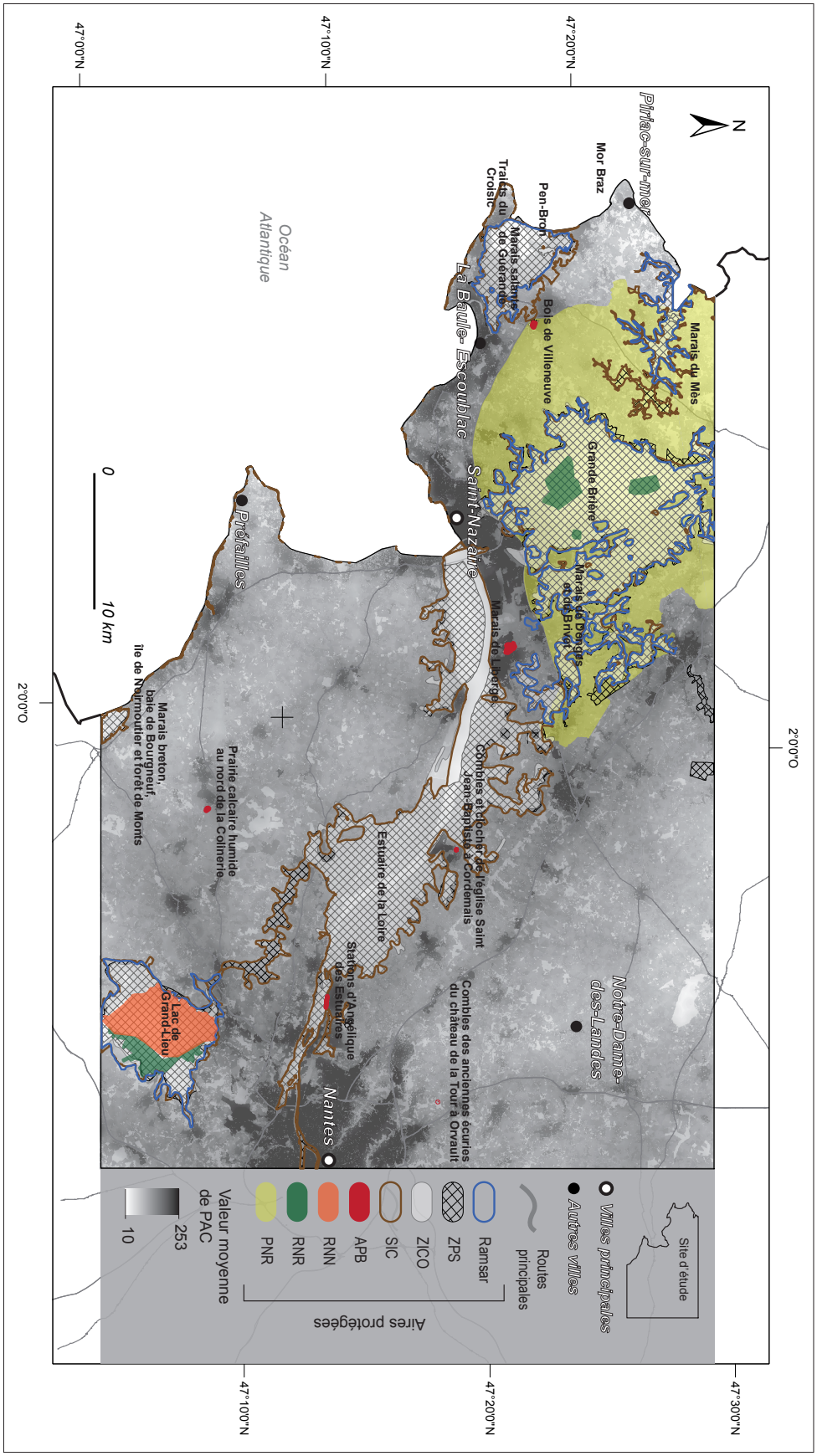


Figure 4.15. Carte des aires protégées (d'après la liste de l'inventaire national du patrimoine naturel) incluses dans le périmètre de la zone d'étude.

Seules quatre aires protégées ont une moyenne de PAC plus élevée que la moyenne de la zone d'étude (m=119, σ=33). Il s'agit des quatre Arrêtés de Protection de Biotope (APB) recensés dans la zone d'étude (figure 4.16 ; tableau 4.9).

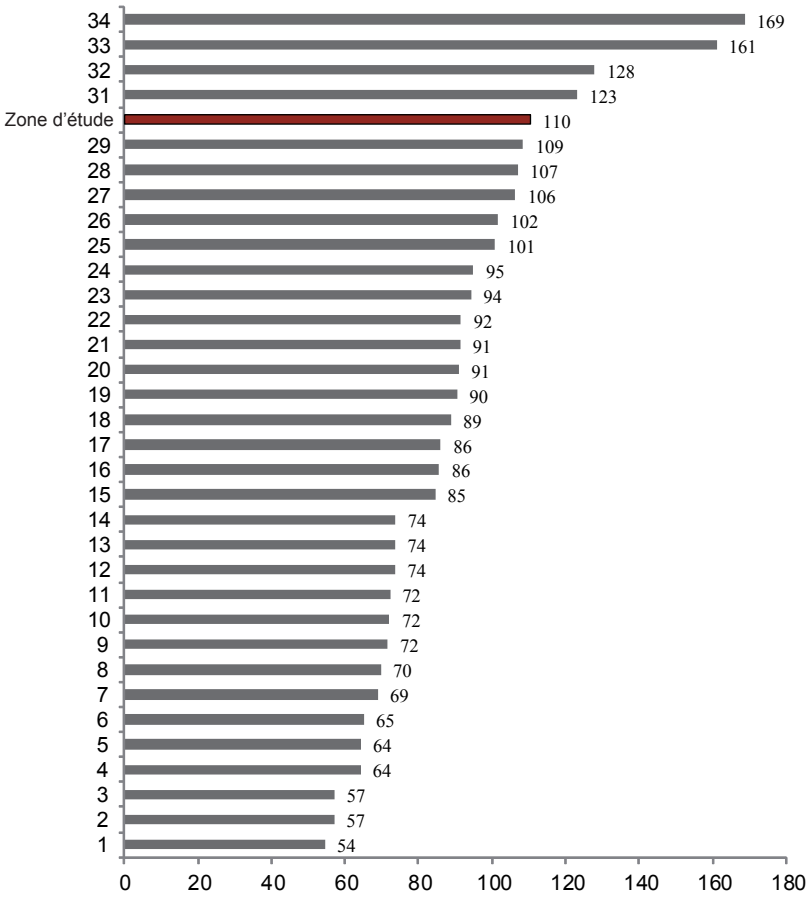


Figure 4.16. Histogramme de la moyenne des valeurs de PAC des aires protégées de la zone d'étude.

Tableau 4.9. Liste des aires protégées incluses dans le périmètre de la zone d'étude avec la surface, la moyenne et l'écart-type des pressions anthropiques cumulées, classées par ordre croissant de moyenne de pressions anthropiques.

Nom (intitulé INPN)	Statut	Surface (ha)	Moyenne	Écart-type
1- Lac de Grand-Lieu	RNN	2 563,62	54,47	19,97
2 - Marais de Brière	RNR	858,36	57,05	22,23
3 - Mor Braz	ZPS	1,05	57,14	36,77
4 - Marais du Mès, baie et dunes de Pont-Mahé, étang du Pont de Fer, île Dumet	ZPS	1 514,69	64,20	15,10
5 - Marais du Mès, baie et dunes de Pont-Mahé, étang du Pont de Fer	SIC	1 790,90	64,29	15,73
6 - Lac de Grand-Lieu	RNR	631,87	65,06	17,35
7 - Lac de Grand-Lieu	ZICO	5 360,02	68,87	25,15
8 - Lac de Grand-Lieu	ZPS	5 485,32	69,70	25,55
9 - Baie de Bourgneuf et marais breton	ZICO	306,20	71,60	17,25
10 - Lac de Grand-Lieu	RAMSAR	5 915,83	72,14	27,17
11 - Lac de Grand-Lieu	SIC	5 967,75	72,20	26,78
12 - Estuaire de la Loire Sud - Baie de Bourgneuf	SIC	67,72	73,60	31,06
13 - Marais Breton, baie de Bourgneuf, île de Noirmoutier et forêt de Monts	ZPS	353,96	73,64	17,86
14 - Marais Breton, baie de Bourgneuf, île de Noirmoutier et forêt de Monts	SIC	354,10	73,66	17,89
15 - Marais salants de Guérande et du Més	RAMSAR	4 290,54	84,51	30,38
16 - Traicts et marais salants de la presqu'île guérandaise	ZICO	4 394,85	85,63	31,72
17 - Estuaire de la Loire - Baie de Bourgneuf	ZPS	122,46	86,10	31,18
18 - Grande Brière et marais de Donges	SIC	16 272,60	88,77	37,14
19 - Grande Brière, Marais du Bassin du Brivet	RAMSAR	16 858,27	90,46	37,48
20 - Marais de Brière	ZICO	16 712,23	91,07	38,87
21 - Grande Brière, marais de Donges et du Brivet	ZPS	18 394,57	91,41	37,26
22 - Marais salants de Guérande, traicts du Croisic, dunes de Pen Bron	ZPS	3 008,14	91,63	32,10
23 - Marais salants de Guérande, traicts du Croisic et dunes de Pen-Bron	SIC	3 761,11	94,31	30,04
24 - Combles des anciennes écuries du château de la Tour à Orvault	APB	0,01	95,00	0,00
25 - Brière	PNR	43 423,99	100,82	37,84
26 - Estuaire de la Loire Nord	SIC	54,90	101,60	23,45
27 - Bois de Villeneuve	APB	5,57	106,40	3,85
28 - Estuaire de la Loire	ZICO	20 183,50	107,00	22,13
29 - Estuaire de la Loire	SIC	21 562,57	108,54	22,01
30 - Estuaire de la Loire	ZPS	20 023,40	110,42	21,22
31 - Stations d'Angélique des Estuaires des berges de la Loire	APB	0,46	123,13	1,19
32 - Prairie calcaire humide au nord de la Colinerie	APB	2,52	127,96	10,75
33 - Marais de Liberge	APB	25,60	161,04	7,23
34 - Combles et clocher de l'église Saint Jean-Baptiste à Cordemais	APB	0,10	168,70	0,46

On observe des degrés de PAC différents en fonction des statuts de protection des aires protégées. A l'échelle de la zone d'étude, du degré de PAC moyen du plus faible au plus élevé, on trouve les Réserves Naturelles Nationales (RNN) (m=54,47, σ=19,97), les réserves naturelles régionales (RNR) (m=61,05, σ=19,79), les Zones de Protection Spéciale (ZPS) (m=80,53, σ=27,13), les sites RAMSAR (m=82,37, σ=31,68), les Sites d'Intérêt Communautaire (SIC) (m=84,62, σ=25,51), les zones d'importance pour les oiseaux (ZICO) (m=84,83, σ=27,02), les Parcs Naturels Régionaux (PNR) (m=100,82, σ=37,84) et les Arrêtés de Protection de Biotope (APB) (m=130,37, σ=3,91) (figure 4.17).

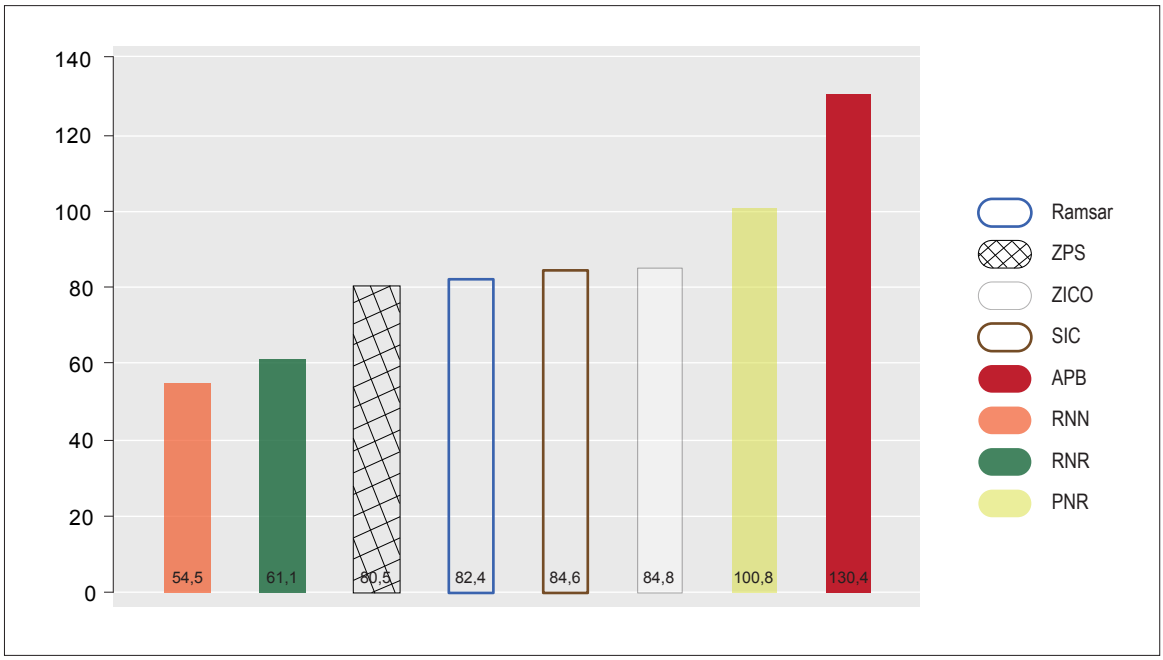


Figure 4.17. Histogramme de la moyenne des pressions anthropiques cumulées des aires protégées, classées par statut de protection.

3.3. Les espaces à faibles pressions anthropiques sont-ils protégés ?

Le surface totale d'aires protégées (=78 423 ha) représente environ 30% de la surface de la zone d'étude (figure 4.18-A). La comparaison des aires protégées avec les espaces représentant les 30% de l'espace ayant les PAC les plus faibles révèlent une superposition partielle (figure 4.18-B). Seulement 39 752 ha sont à la fois considérés comme étant compris dans les 30% de la zone d'étude ayant les PAC les plus faibles et en même temps couverte par une protection. Ces espaces représentent 50,69% des aires protégées. L'autre moitié des aires protégées concerne des espaces ayant un degré de PAC plus élevé.

Parmi les 30% de la zone d'étude aux plus faibles PAC, environ 40 000 ha ne sont pas protégés. Les plus grands ensembles continus sont localisés au nord-ouest autour de Piriac-sur-Mer, au sud-ouest, principalement vers Préfailles ainsi que sur la partie nord du Marais breton et enfin au nord-est de la zone d'étude, dans un secteur compris entre Notre-Dame-des-Landes en limite sud et jusqu'à l'extrême nord de la zone cartographiée (figure 4.18-C).

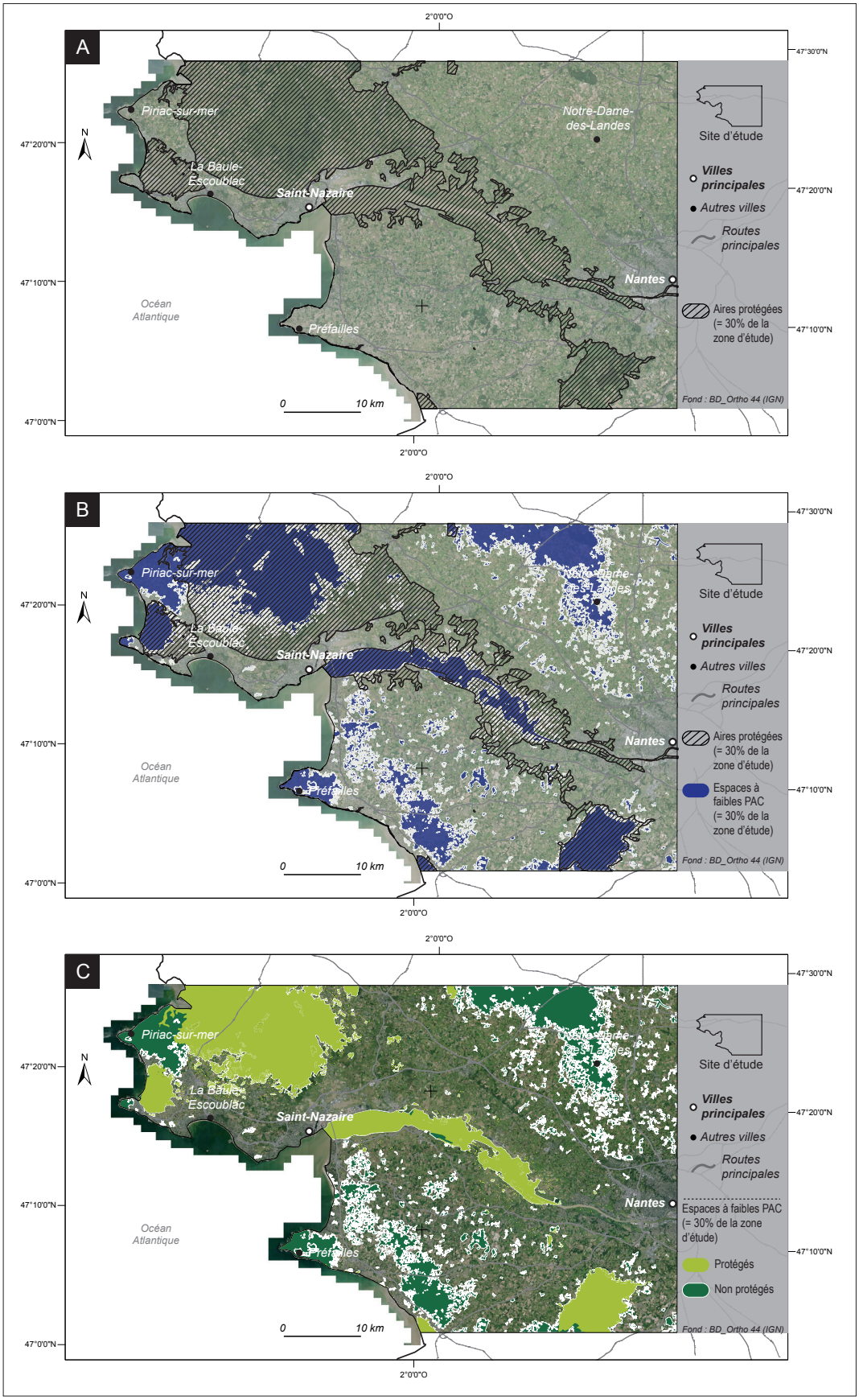


Figure 4.18. Carte des espaces protégés représentés en hachures noires (carte A), confrontés aux espaces à faibles pressions anthropiques représentés en bleu (carte B), scindés ensuite entre les espaces protégés en vert clair et les espaces non protégés en vert foncé (carte C).

4. Discussion

4.1. Application à l'échelle régionale

A l'échelle de la zone d'étude, la cartographie du degré de pressions anthropiques cumulées présente un intérêt pour la caractérisation des aires protégées. Il met en lumière une diversité importante des zonages de protection. A titre d'exemple (illustré sur la figure 4.19), sur l'échelle relative des PAC (égale à 255), la réserve naturelle nationale de Grand-Lieu a une moyenne de PA de 54 alors que le marais de Liberge, situé entre le port autonome de Saint-Nazaire et la raffinerie de Donges, a une moyenne de 161, plus importante même que la moyenne générale (=119) de la zone d'étude.

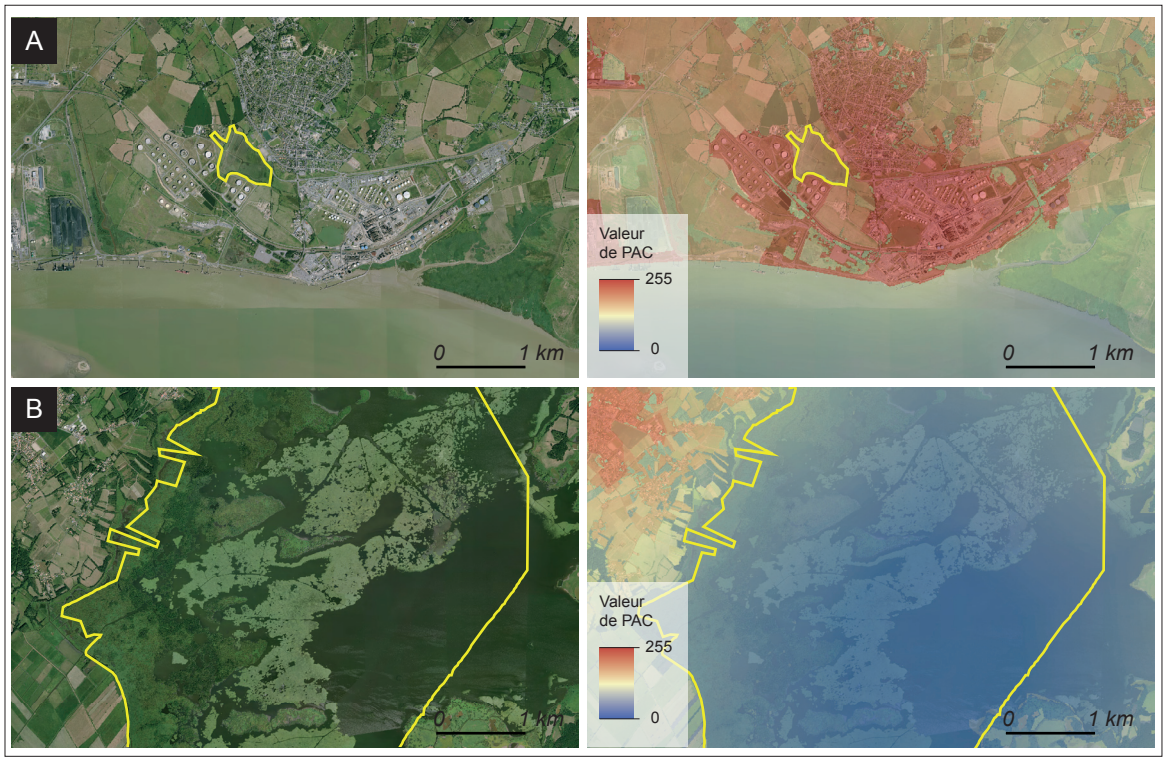


Figure 4.19. Orthophotographies (IGN, 2012) (colonne de gauche) et cartes de pressions anthropiques cumulées (colonne de droite) de l'arrêté de protection de biotope du marais de Liberge (A) et de la réserve naturelle nationale de Grand-Lieu (B).

La caractérisation des aires protégées par niveau de PA peut également faire apparaitre des différences entres les statuts de protection. A l'échelle de la zone d'étude, on observe des moyennes de PA variables d'un statut de protection à un autre. Certains zonages comme les APB et Parcs Naturels Régionaux (PNR) ont des moyennes de PA plus élevées que d'autres tels que les Réserves Naturelles Nationales (RNN), les Réserves Naturelles Régionales (RNR). Les zonages de protection européens ou internationaux (Natura 2000, RAMSAR) sont quant à eux situés dans une fourchette de PA moyenne (80-85). Cette caractérisation des aires protégées est complémentaire à l'approche des catégories UICN, qui propose une classification des aires protégées en cinq

catégories en fonction de leurs modalités de gestion, du degré le plus limitant pour les activités humaines au moins strict pour la conservation de la nature. Dans ce classement qui a une portée internationale, les RNN, les RNR et les APB sont par exemple intégrés à la même catégorie (IV) qui signifie une « conservation avec intervention au niveau de la gestion » (Lefebvre et Moncorps 2010). Le nombre insuffisant d'aires protégées sur la zone d'étude ne nous autorise pas à identifier des différences significatives de moyennes de PAC entre les statuts mais le déploiement de la méthodologie à l'échelle nationale permettra de répondre à cette question.

La confrontation des aires protégées aux espaces à faibles pressions anthropiques (PA) révèle une superposition partielle de ces espaces, ce qui signifie à la fois que certaines aires protégées ont un niveau de PA relativement élevé comme nous l'avons vu avec l'exemple des APB mais aussi que certains espaces à faibles PA ne sont pas protégés. A l'échelle de la zone d'étude deux secteurs se distinguent plus nettement. Un premier secteur localisé au sud-ouest du site d'étude, en zone rétro littorale entre les municipalités de Pornic et des Chaumes-en-Retz. La partie nord de ce secteur est connue pour avoir un intérêt naturel puisqu'une ZNIEFF de type 2 « Marais de haute-perche » a été inventoriée en 2006. L'autre secteur à faible PA et non protégé est localisé dans le quart nord-est du site d'étude. Il inclut les environs de Notre-Dame-des-Landes au sud et s'étend vers le nord-ouest. Cette zone est également connue pour avoir un intérêt écologique car une autre ZINEFF de type 2 couvre une partie de ce secteur. Il s'agit de la ZNIEFF « Zone bocagère relictuelle d'Héric et de Notre-Dame-des-Landes ». On observe donc à l'échelle de la zone d'étude une certaine concordance entre les secteurs identifiés par la cartographie de PAC et les secteurs à intérêt écologique (ZNIEFF) établis par des relevés de terrain. La CPAC peut donc présenter un outil d'orientation pour une prospection approfondie des autres secteurs à faibles PA.

4.2. Vers une carte nationale des pressions anthropiques cumulées

4.2.1. Enjeux

La cartographie des pressions anthropiques cumulées produite à l'échelle régionale, présentée ci-avant propose un aperçu des utilisations possibles pour la caractérisation des aires protégées et l'identification de nouvelles.

L'anthropisation, nous le savons, touche quasiment tous les espaces sur Terre. Certains voient dans cette affirmation la reconnaissance d'une anthropisation globale et uniforme légitimant indirectement la poursuite de ce phénomène « acté ». La cartographie des pressions anthropiques cumulées nuance nettement cette vision et (dé)montre l'existence d'un gradient d'intensité des pressions anthropiques y compris dans les espaces a priori très anthropisés, comme c'est le cas dans l'exemple développé en Loire-Atlantique. La modélisation des PAC met en lumière la persistance d'espaces moins anthropisés tout en soulignant leur rareté.

Le déploiement de la méthode à l'échelle nationale permettra de produire la première carte de PAC pour la France. Si la première utilisation qui pourra en être faite sera de mieux qualifier les

espaces protégés actuels, tel que cela a été fait ailleurs en Europe (voir par exemple Plutzar *et al.*, 2013, pour l'Autriche), l'enjeu de la cartographie des PAC relève également d'une meilleure prise en compte des espaces à faibles PA voire d'une reconnaissance par la désignation de nouvelles aires protégées au titre de cette qualité.

La cartographie des PAC pourrait à l'avenir constituer un outil d'aide à la décision en matière de protection de la nature. Au même titre que l'inventaire des ZNIEFF qui est devenu un élément majeur de la politique de protection de la nature, la carte des PAC, spatialement continue, pourrait-être consultée dans le cadre de projets d'aménagement du territoire voire même constituer un document opposable à certains projets. En Ecosse, le gouvernement a légiféré sur la protection des « paysages sauvages » qui ont été cartographiés dans une approche similaire à la méthode présentée dans ce chapitre. Cette cartographie a notamment été juridiquement utilisée contre le développement d'un parc éolien dans un secteur à faibles pressions anthropiques et le Scottish Natural Heritage met dorénavant à disposition un document technique permettant d'évaluer les impacts de projets d'aménagement sur les wild lands basé sur cette même cartographie.

Si l'inventaire des ZNIEFF permet une meilleure prise en compte des secteurs à fort intérêt biologique dans les projets d'aménagement, la CPAC pourrait proposer un autre aspect complémentaire à prendre en compte, celui du faible degré de pression anthropique des espaces. Ces espaces où les PAC sont les plus faibles peuvent présenter un intérêt à plusieurs titres. Tout d'abord un intérêt pour la biodiversité d'aujourd'hui mais également de demain tout particulièrement en contexte de réchauffement climatique où les aires de distribution des espèces sont amenées à se déplacer. Aussi, les espaces à faibles PA peuvent constituer d'excellents corridors écologiques dans une matrice paysagère principalement anthropique où les aires protégées, sous l'effet de l'anthropisation générale ont tendance à s'isoler. Enfin, la préservation des conditions nécessaires permettant l'expression des processus naturels sans interventions humaines devient un objectif de protection de la nature à part entière en Europe. C'est le cas par exemple en Allemagne qui s'est fixé pour objectif de protéger 2% du territoire en wilderness d'ici 2020 (Federal Ministry for the Environment 2007) et même au sein de l'Union européenne qui a développé un registre d'indicateurs de wilderness (Kuiters *et al.* 2013) et un guide de gestion de la wilderness dans les sites Natura 2000 (European Commission *et al.* 2013).

Pour ces raisons, le degré de pressions anthropiques pourrait constituer un paramètre à prendre en compte pour la désignation de nouvelles aires protégées en France. Malheureusement, les engagements nationaux en matière de protection des espaces à faible PA et en libre évolution restent jusqu'à maintenant très timides et si la stratégie de création des aires protégées (SCAP) fixe l'objectif ambitieux de placer d'ici à 2019 2% du territoire métropolitain sous protection forte, seuls des critères liés aux espèces et aux habitats ont été retenus pour la désignation de nouvelles aires protégées. La cartographie nationale des PAC pourra, espérons-le contribuer à une plus grande prise en compte des critères liés au degré de pression anthropique dans la désignation des futures aires protégées.

4.2.2. Développement de la méthode

La méthode de cartographie des pressions anthropiques cumulées, comme nous l'avons vu, nécessite un volume important de données et l'exécution de géotraitements qui ne peuvent pas être réalisés en une fois car le poids total de ces données dépasse largement la capacité de traitement d'un ordinateur de bureau. De plus, la plupart des données nécessaires à la mise en place de la méthode ne peuvent être fournies que par emprise départementale. C'est pour ces raisons que la production de la carte nationale nécessite le développement et l'exécution d'un modèle semi-automatique permettant de répéter un certain nombre de géotraitements préalables à l'assemblage de la carte nationale des PAC. Cette phase de développement sera réalisée au cours du second semestre 2018.

4.3. Limites

Le résultat cartographique des pressions anthropiques cumulées doit être interprété avec précaution et certaines limites inhérentes à la méthode doivent être ici détaillées.

Tout d'abord, la méthode présentée dans ce chapitre a été développée avec une vision pragmatique et opérationnelle notamment au regard de l'existence et de la disponibilité des données. Par conséquent, un grand nombre de pressions anthropiques n'ont pas pu être prises en compte dans ce travail. On peut également regretter que des approches telles que la configuration spatiale des PA ou l'ancienneté des habitats n'aient également pas pu être prises en considération dans la méthode. Si un effort a été mené pour homogénéiser les échelles spatiales et réduire la plage temporelle des données sources, il reste que la cartographie finale compile des données produites à des résolutions spatiales et temporelles différentes.

Par ailleurs, les espaces identifiés comme à faibles PA regroupent probablement une diversité importante de réalités de terrain. Une étape de vérification in situ et/ou d'analyse par photo interprétation permettrait de mieux déterminer et caractériser les types d'espaces identifiés grâce à la méthodologie. Il faut rappeler également que la méthode cartographique repose sur une échelle relative, c'est-à-dire que les valeurs sont étalonnées sur un gradient lié à l'emprise d'étude. Il n'est donc pas possible d'effectuer directement des comparaisons avec d'autres espaces par exemple en Europe.

Enfin, la méthode d'agrégation des sommes pondérées utilisée dans ce travail pour produire la carte des pressions anthropiques cumulées présente également ses limites. Elle est particulièrement adaptée pour identifier les espaces les plus anthropisés ainsi que les espaces à faibles PA mais nettement moins utile pour tous les autres espaces compris dans une fourchette moyenne de PA. En effet, un score final moyen de PA peut résulter de configurations extrêmement différentes et il n'est pas possible d'en interpréter directement l'origine à partir de la CPAC. Une valeur extrême d'une des pressions anthropiques ou bien une valeur moyenne de toutes les valeurs de PA conduira à la même valeur finale de PAC.

Annexe 4.1.

Table de classification « hémérobique » de l'occupation/usage du sol

Registre Parcellaire Graphique	*hemeroby*	**Corine land cover**	*hemeroby*
blé tendre	32	tissu urbain continu	10
mais grain et ensilage	31	tissu urbain discontinu	20
orge	33	zones industrielles ou commerciales et installations publiques	10
autres céréales	33	réseaux routier et ferroviaire et espaces associes	10
colza	33	zones portuaires	10
tournesol	33	aéroports	10
autres oléagineux	33	extraction de matériaux	20
protéagineux	33	décharges	20
plantes à fibres	33	chantiers	20
semences	33	espaces verts urbains	40
gel (surfaces gelées sans production)	39	équipements sportifs et de loisirs	30
gel industriel	39	terres arables hors périmètres d'irrigation	30
autres gels	39	périmètres irrigues en permanence	25
riz	32	rizières	32
légumineuses à grains	33	vignobles	30
fourrage	36	vergers et petits fruits	35
estives landes	38	oliveraies	35
prairies permanentes	39	prairies et autres surfaces toujours en herbe à usage agricole	40
prairies temporaires	37	cultures annuelles associées à des cultures permanentes	30
vergers	34	systèmes culturaux et parcellaires complexes	30
vignes	31	surfaces essentiellement agricoles, interrompues par des espaces naturels importants	40
fruits à coque	34	territoires agroforestiers	30
oliviers	34	forets de feuillus	60
autres cultures industrielles	31	forets de conifères	60
légumes-fleurs	33	forets mélangées	60
canne à sucre	32	pelouses et pâturages naturels	50
arboriculture	34	landes et broussailles	50
divers	35	végétation sclérophylle	50
BD Forêt		foret et végétation arbustive en mutation	50
futaie de feuillus	60	plages, dunes et sable	60
futaie de conifères	35	roches nues	70
futaie mixte	60	végétation clairsemée	50
mélange de futaie de feuillus et taillis	45	zones incendiées	50
mélange de futaie de conifères et taillis	35	glaciers et neiges éternelles	70
taillis	40	marais intérieurs	60
foret ouverte	60	tourbières	60
lande	40	marais maritimes	60
peupleraie	30	marais salants	20
BD Végétation		zones intertidales	70
haie	50	cours et voies d'eau	40
vigne	31	plans d'eau	40
landes ligneuse	50	lagunes littorales	60
peupleraie	30	estuaires	60
verger	34	mers et océans	60

Illustration ci-contre : *Jérôme Bosch, Le Jardin des délices, extrait (panneau central du triptyque), vers 1500-1505, huile sur panneau de bois, 220 x 386 cm, Musée du Prado, Madrid*

Chapitre 5.
« Naturalité » : concepts et méthodes pour la conservation de la nature

Chapitre légèrement modifié de l'article en révision dans *Cybergeo* :

Guetté A., Carruthers-Jones J., Robin M., Godet L., « Naturalité » : concepts et méthodes appliqués à la conservation de la nature

Abstract

In the current context of an increasing human encroachment on landscapes, the identification and cartography of the last remaining wild areas are becoming challenging in the field of nature conservation. The concept of « naturalité », a French word derived from « wilderness », is more and more used in the literature to designate different qualities of an area, which can be antagonistic. However, there is still a lack of definition of this concept and they were few attempts to use it for mapping. Based on the French and international literature related to the definitions, concepts and methods to map and quantify the « naturalité », we propose to distinguish three different facets of this concept: the biophysical integrity, the spontaneity and the spatio-temporal continuities. On the example of the Marais Poitevin, we propose a methodological approach to produce maps of these three facets, using specific indicators. We finally discuss the importance of using the concept of naturalité in nature conservation.

Résumé

Dans le contexte actuel d'anthropisation croissante des milieux, l'identification et la cartographie des derniers espaces de nature sauvage (ou wilderness) deviennent un enjeu majeur dans le domaine de la conservation de la nature. Le concept de naturalité, adaptation francophone de « wilderness », est de plus en plus communément utilisé dans la littérature pour désigner différentes qualités, parfois antagonistes, d'un espace. Encore polysémique, ce concept souffre d'un manque de définition et son utilisation pour établir des cartographies est encore marginale. A partir de la littérature francophone et internationale relative aux définitions, concepts et méthodes de quantification et de cartographie de la naturalité, nous proposons d'en distinguer trois facettes : l'intégrité biophysique, la spontanéité et les continuités spatio-temporelles. Sur l'exemple du Marais Poitevin, nous proposons une approche méthodologique pour produire des cartographies de ces trois facettes de la naturalité, en utilisant des indicateurs propres à chacune d'entre elles. Ces deux volets — conceptuel et méthodologique — nous servent enfin à discuter l'intérêt de l'utilisation du concept de naturalité en matière de conservation de la nature.

1. Introduction

Depuis les premières représentations négatives des espaces de wilderness liées à la colonisation européenne de l'Amérique du Nord, alors perçus comme des terres effrayantes (Glon 2006) et inspirant la crainte (Harrison et Naugrette 2010), les représentations de cette « nature sauvage » ont largement évolué. A partir du XIXe puis du XXe siècle, la notion de wilderness est entrée progressivement dans le langage juridique et dans celui de la conservation de la nature en Amérique du Nord, pour désigner les espaces de nature vierge (pristine nature), épargnée par le développement industriel (Nash 2001). Le concept de wilderness tel qu'il a été construit et traduit en termes juridiques plus récemment (Wilderness Act de 1964[1]) s'imprègne ainsi fortement de valeurs anglo-américaines de la fin du XXe siècle (Graber 2010). Cependant, le concept n'est ni simple ni univoque, même en anglais, et les visions parfois différentes dans le domaine de la conservation ont nourri de nombreux débats relatifs à sa définition (Barthod 2010). Comme le détaille Cronon (2009), même si on peut être émerveillé par l'idée que l'on se fait de la wilderness, il s'agit d'abord d'une construction culturelle idéalisée qui propose une vision sacrée d'une nature à la fois sublimée et qui se situerait au-delà du monde civilisé. Le regard porté sur cette grande nature sauvage oscille entre le lieu de solitude austère d'Henry David Thoreau (1854), le lieu d'extase de John Muir (1911) ou de crainte et d'effroi empreint de respect de l'anglais William Wordsworth (Cronon 2009). La reconnaissance d'une nature qui appartiendrait à la wilderness créerait donc, selon Cronon (2009), une vision dualiste à deux titres. La nature serait d'abord à dissocier complètement des humains car elle leur serait extérieure, mais cette vision implique également la dissociation de deux natures : une nature digne des codes du sublime et du romantique (à l'instar de grandes montagnes, vastes forêts ou canyons profonds, toujours loin des humains) et une nature plus modeste (que l'on qualifierait aujourd'hui d'ordinaire car modifiée et proche des humains – Godet 2010) qui ne serait, quant à elle, pas ou peu digne d'intérêt.

Longtemps pensée par les forestiers et philosophes de la nature proposant une vision principalement esthétique et éthique de la wilderness (Leopold 1949 ; Muir 1916), la reconnaissance de la crise de la biodiversité et l'émergence de la biologie de la conservation dans les années 1980 (Soulé et Wilcox 1980) ont mis en avant le besoin d'identifier et de cartographier les derniers espaces de nature sauvage (McCloskey et Spalding 1989).

Notamment grâce à l'apparition des systèmes d'information géographique (SIG), de nombreux travaux cartographiques ont été menés pour mesurer l'ampleur et l'étendue des pressions anthropiques sur les espaces naturels. Ceux-ci ont surtout porté sur la cartographie des impacts humains sur les écosystèmes : « impacts humains cumulés » (Halpern *et al.* 2008) ; « empreinte écologique humaine » (Sanderson *et al.* 2002) ; « pression humaine » (Geldmann *et al.* 2014) ou encore « biomes anthropogéniques » (Ellis et Ramankutty 2008). Plus explicitement des cartographies des espaces préservés des impacts anthropiques ont également vu le jour (par exemple les « wilderness areas » de Mittermeier *et al.* 2003). Depuis la conceptualisation du « continuum de wilderness »

1 *Wilderness Act of 1964 (16 U.S.C. 1131-1136, 78 Stat. 890) -- Public Law 88-577*

(Lesslie et Taylor 1985) qui reconnait une approche graduelle et non binaire de la cartographie de la wilderness, la littérature scientifique à ce sujet est devenue abondante. Des méthodes cartographiques ont été développées (Carver 1991 ; Carver *et al.* 2012 ; Comber *et al.* 2010 ; Kliskey et Kearley 1993 ; Orsi *et al.* 2013) et appliquées à différentes échelles spatiales, aux Etats-Unis (Aplet *et al.* 2000 ; Carver *et al.* 2013 ; Landres *et al.* 2014), en Islande (Ólafsdóttir et Runnström 2011), en Écosse (Carver *et al.* 2012), en Chine (Lin *et al.* 2016) et même récemment sur les « paysages anthropiques » du Danemark (Müller *et al.* 2015). Enfin, la publication récente de l'ouvrage *Mapping Wilderness* (Carver et Fritz 2016) traduit bien l'intérêt croissant porté à la spatialisation et à la modélisation de la wilderness partout dans le monde.

En 2009, sous l'impulsion de quelques pays d'Europe centrale et orientale, le concept de wilderness fait irruption en Europe avec la résolution de Prague sur la Wilderness[2] qui invite les États membres à définir et cartographier les espaces « non-impactés » et les espaces où les « activités humaines sont minimales ». Contrairement à d'autres pays européens, la France est restée jusqu'à présent assez hermétique, voire hostile, aux concepts relatifs à la wilderness et à leur cartographie (Barthod 2010). Il faut noter cependant que depuis une quinzaine d'années, le terme de « naturalité », traduction française de « wilderness » (Lecomte 1999), est de plus en plus utilisé par les naturalistes et écologues français (voir Génot 2008, pour l'historique de l'utilisation du terme de naturalité). Mais cette incursion sémantique récente dans la sphère naturaliste francophone est marquée par une divergence d'interprétation. Certains y voient un vocable justifiant une gestion censée préserver l'intégrité de la biodiversité et des écosystèmes ; d'autres une qualité propre de la dynamique spontanée des habitats, qui trouverait son maximum dans les habitats non-gérés. Ceci vient du fait que le terme de naturalité peut être assimilé à au moins deux notions anglophones parfois antagonistes : la naturalness et la wildness, dont les définitions en anglais sont également débattues (Landres *et al.* 2000 ; Ridder 2007a).

En français, le terme de « naturalité » est marqué par une ambiguïté sémantique. D'après le dictionnaire Littré, la naturalité correspond à « l'état naturel ou spontané, par rapport à l'état civilisé ou réfléchi ». Cette définition de la naturalité repose sur la caractérisation d'un objet qui est (ou n'est pas) naturel par opposition à tout ce qui est civilisé. Dans ce sens, la notion de naturalité n'est pas nouvelle et peut-être comparée à plusieurs représentations de l'espace. La naturalité peut être assimilée à la vision grecque du « monde barbare », c'est-à-dire la partie ne relevant pas de la civilisation grecque ; à la sylva, littéralement la forêt, l'espace situé en marge des espaces occupés par les humains dans la Rome antique et même plus récemment au « Wild West », c'est-à-dire les grands espaces sauvages situés au-delà du front pionnier en Amérique du Nord (Godet 2010). Reprenant la distinction entre le « monde » et l'« antimonde » proposée par Brunet (1981) et Brunet *et al.* (1993) puis réinterprété par Lepart et Marty (2006), la naturalité correspondrait en quelque sorte à « l'antimonde », c'est-à-dire le domaine qui n'a pas été approprié par les sociétés humaines au cours de l'histoire.

2 *Résolution du parlement européen du 3 février 2009 sur les zones de nature vierge en Europe (2008/2210(INI)*

Cette définition dichotomique (par rapport à l'Homme) et antinomique (par rapport à l'artificiel) de la naturalité, proche d'une certaine vision de la wilderness, explique en partie le rejet du concept de la part d'une partie de la communauté scientifique francophone. Dans un monde où l'influence anthropique (directe ou indirecte) touche désormais l'ensemble des milieux de la Terre (Steffen *et al.* 2007), cette approche de la naturalité peut légitimement et sérieusement être remise en cause et peut-être plus fortement en Europe où la présence des humains est ancienne.

Toutefois, comme tous les termes dont le suffixe est « ité », la naturalité peut être également comprise comme une qualité. Cette acceptation ouvre la porte à une définition plus nuancée de la naturalité. Contrairement à l'état de naturalité, la qualité de naturalité s'évalue le long d'un gradient où l'on peut faire bouger un curseur du plus anthropisé au plus naturel. Entre ces deux extrémités, se trouve notamment la nature dite « ordinaire », constituée elle-même d'un continuum (Godet 2010). Si la naturalité représente une qualité mesurant le degré auquel un espace est épargné de l'emprise humaine, on comprend d'emblée que sa quantification ne peut pas relever d'un seul critère mais d'une approche spatiale multicritère (Malczewski 2006) prenant en compte la diversité des impacts humains sur les espaces géographiques.

Cette deuxième acceptation de la naturalité apparait plus adaptée pour son application en conservation de la nature et son étude en géographie. Elle offre la perspective d'une dimension appliquée et basée sur des méthodes d'évaluation robustes pouvant présenter un intérêt pour les gestionnaires dans le domaine de la conservation de la nature (voir par exemple les travaux relatifs à l'analyse du gradient de naturalité en forêt, Lorber et Vallauri 2007 ; Rossi et Vallauri 2013). En ce sens, la naturalité peut également être vue comme complémentaire au concept largement utilisé de biodiversité, si bien qu'il est parfois reconnu comme l'impératif le plus raisonnable en biologie de la conservation (Angermeier 2000).

Jusqu'à maintenant, les rares travaux relatifs à l'évaluation de la qualité de naturalité en France sont restés cantonnés aux espaces forestiers et plus récemment aux rivières. Des méthodologies spécifiques ont été développées (Rossi et Vallauri 2013) mais elles sont difficilement extrapolables tant les critères utilisés sont spécifiques à ces habitats. De plus, à notre connaissance, aucune méthode de spatialisation du gradient de naturalité n'a encore été testée en France.

Dans un premier volet nous explorerons les différentes définitions de la naturalité à travers la littérature francophone et anglophone, afin d'en distinguer plusieurs facettes. Dans un second temps, plus méthodologique, nous proposerons une application de ces facettes à des cartographies de naturalité sur l'exemple du Marais Poitevin.

2. Définir la naturalité

A partir de l'examen de la littérature internationale et francophone, nous proposons ici de considérer trois grandes facettes non-exclusives de la naturalité. Relevant de critères d'évaluation complémentaires, les trois facettes permettent de prendre en compte la diversité des approches présentées dans la littérature et peuvent être adaptées au contexte géographique français et européen. Il s'agit de l'intégrité biophysique, de la spontanéité et des continuités spatio-temporelles.

2.1. L'intégrité biophysique

La première facette de la naturalité que l'on peut distinguer est la celle dite « biophysique », souvent désignée dans la littérature comme l'approche biologique de la naturalité.

Cette approche s'appuie sur les communautés animales ou végétales pour qualifier la naturalité d'un habitat. Anderson (1991) propose que la notion de « nativité » des espèces soit utilisée pour qualifier le degré de naturalité d'un habitat. Plus précisément, Aplet *et al.* (2000) estiment que c'est la « composition naturelle », c'est à dire l'abondance relative de gènes, d'espèces ou de communautés autochtones qui peut permettre d'évaluer la « wildness » d'un écosystème. Enfin, Landres *et al.* (2000) suggèrent également que la naturalness doit se référer au degré de nativité, d'indigénat ou d'endémisme de la biocénose. Dans les travaux récents, l'utilisation de cette approche s'est traduite par l'évaluation de l'abondance et de la distribution des espèces autochtones par rapport aux espèces introduites (par exemple European Environment Agency 2014 ; Landres 2014 ; Rossi et Vallauri 2013).

Toutefois, cette approche ne peut être appliquée qu'à de grandes échelles puisqu'elle nécessite à la fois une connaissance très fine des compositions floro-faunistiques de l'espace étudié (ce qui est rarement le cas à de larges échelles spatiales) et une définition précise du cadre spatial et temporel. Les notions d'autochtonie, de nativité ou d'indigénat étant intrinsèquement liées aux échelles de temps et d'espace.

A l'échelle plus large du paysage, de nombreux travaux s'appuient sur les notions de « naturalité de l'occupation du sol » (*naturalness of landcover*), ou « naturalité biophysique » (*biophysical naturalness*) (Carver et Fritz 2016). Ces expressions sont notamment utilisées dans des travaux cartographiques afin de dresser des typologies de paysages (Csorba *et al.* 2009), de suivre des changements de paysages (Walz et Stein 2014), voire de tester l'influence de l'anthropisation sur la biodiversité (Battisti et Fanelli 2016). La plupart de ces travaux se basent sur le concept d'*hemeroby*. Dérivé du mot grec « hemeros » (domestiqué, cultivé) et « bios » (vie), le terme *hemeroby* a été introduit par le botaniste Jalas (1955) pour mesurer l'impact humain sur la flore et la végétation. Son utilisation est d'abord restée cantonnée à l'écologie avant que sa définition et son application ne s'étendent à toute la géosphère. Le terme est aujourd'hui reprit dans des rapports techniques de la commission européenne (par exemple Paracchini et Capitani 2011) et par de nombreux auteurs dans un sens plus largement accepté qui le définit comme le degré d'éloignement de la végétation d'un habitat

à sa « végétation naturelle potentielle » causé par les activités humaines (par exemple Renetzeder *et al.* 2010 ; Walz et Stein 2014 ; Zechmeister et Moser 2001). Le degré d'*hemeroby* propose donc de mesurer la magnitude de modification anthropique d'un espace par rapport à un habitat théorique originel ou potentiel qui apparaitrait dans les conditions biogéographiques spécifiées. C'est dans cette approche que différents travaux ont été menés dans l'objectif de dresser des cartes d'*hemeroby* qui servent de base à l'évaluation de la naturalité.

Dans la plupart des cas, les méthodes proposent de hiérarchiser la composition végétale ou paysagère (usage/occupation du sol) sur une échelle ordinale d'*hemeroby*, en fonction de l'éloignement théorique à une végétation naturelle potentielle. Par exemple, Walz et Stein (2014) proposent une classification également reprise par Eurostat[3] , en 7 catégories : ahemerobic : « presque pas d'impacts humains », oligohemerobic : « faibles impacts humains », mesohemerobic : « impacts humains modérés », β-euhemerobic : « impacts humains modérés à forts », α-euhemerobic : « forts impacts humains », polyhemerobic : « très forts impacts humains » et metahemerobic : « impacts humains excessivement forts ». Différentes méthodes de classifications ont été développées (pour un inventaire des méthodes de classification, voir Fehrenbach *et al.* 2015).

En résumé, la facette de l'intégrité biophysique permet de qualifier une biocénose ou un paysage le long d'un continuum dont les bornes seraient « artificielle » et « originelle » et qui évoluerait par des processus d'artificialisation et de restauration (figure 5.1).

2.2. La spontanéité

Si jusqu'à maintenant, les écologues français ont principalement interprété la naturalité comme représentant la nature intacte, se rapprochant de la naturalité biophysique décrite précédemment, le concept de naturalité inclut de plus en plus d'autres caractéristiques telles que la non-gestion, la dynamique ou l'absence d'intervention des humains dans les processus écologiques (Génot 2013). Depuis une dizaine d'années, la notion de naturalité est parfois employée en France pour désigner les espaces peu ou pas contrôlés par les humains, en d'autres termes, les espaces où les forçages anthropiques délibérés sont faibles. Cette approche est partagée par de nombreux auteurs : Machado (2004) définit « the naturalness » comme la qualité d'être naturel, qui exprimerait le niveau auquel quelque chose se produit sans influence artificielle. Selon Génot (2008), « la naturalité exprime la dynamique spontanée. Elle qualifie la nature libre, quelles que soient les trajectoires qu'elle peut prendre et quelles que soient les activités humaines qui l'ont influencée ». Schnitzler *et al.* (2008) estiment que deux aspects émergent du concept de naturalness : l'acceptation de nouvelles trajectoires, qui résultent seulement des processus naturels, et le désir de protéger cette nature dans le futur, quels que soient les assemblages spécifiques qui en résultent, rejetant

3 *http://ec.europa.eu/eurostat/statistics-explained/index.php/Glossary:Hemeroby_index*

ainsi l'idée de naturalité biophysique.

Dans la littérature anglophone, d'autres concepts sont sollicités pour désigner le critère de naturalité spontanée. Par exemple, Aplet *et al.* (2000) utilisent le terme de freedom (liberté) pour décrire le degré auquel un espace reste en dehors du contrôle humain. Scott (2001) utilise le terme de untramelled (sans entraves) pour désigner ces mêmes espaces, reprenant la définition de la Wilderness inscrite dans la loi de 1964 Wilderness Act :

« *A wilderness, in contrast with those areas where man and his works dominate the landscape, is hereby recognized as an area where the earth and its community of life are untramelled by man, where man himself is a visitor who does not remain* ».

Mais le terme qui revient le plus souvent dans la littérature pour qualifier les espaces libres du contrôle ou des manipulations humaines est wildness (voir Landres *et al.* 2000 ; Ridder 2007b ; Barry *et al.* 2001), ce qui n'est toutefois pas le cas chez tous les auteurs puisque, comme nous l'avons vu précédemment, certains auteurs (voir Aplet *et al.* 2000) considèrent que la « wildness » se rapporte plutôt à l'intégrité biophysique.

Dans la littérature francophone, plusieurs notions relèvent de cette acceptation de la naturalité considérée alors comme un processus hors du contrôle humain. Schnitzler et Génot, dans leur ouvrage La France des friches (2012), partant du constat qu'en France tous les espaces ont été exploités durant des millénaires, considèrent que c'est dans les espaces féraux, c'est-à-dire les espaces où l'emprise des humains s'est desserrée, qu'une renaissance du sauvage est possible. C'est un « sauvage » qui n'est pas celui de la nature intacte mais plutôt celui d'une « naturalité secondaire ». D'un point de vu paysager, l'ensemble des espaces féraux (ou les friches à leur stade pionnier) peut être rapproché du concept de « Tiers-paysage » du paysagiste Clément (2004). Il s'agit des « délaissés » qui suivent l'abandon d'un terrain anciennement exploité par les humains. Leurs origines sont multiples : déprise agricole, industrielle ou encore touristique et ces espaces ont la caractéristique d'avoir une forte dynamique spontanée des communautés animales et végétales.

La naturalité spontanée ne fait donc pas appel à un état de référence. Elle attribue une qualité aux espaces sur lesquels les processus ne sont pas dirigés directement par les humains, quel que soit leur histoire. En ce sens, un espace naturel protégé et géré a une faible naturalité spontanée alors qu'un « novel ecosystem » tel que défini[4] par Hobbs *et al.* (2013) peut être considéré comme un espace à haut degré de naturalité.

Pour reprendre la typologie proposée par Mathevet (2004), la « nature spontanée » dont le fonctionnement ne doit rien aux humains, mais aussi la « nature recomposée », celle qui s'est développée spontanément au sein d'un espace anthropisé, relèvent de la naturalité spontanée. Ce qui n'est pas le cas de la « nature composée » et la « nature surcomposée » correspondant respec-

4 *« A novel ecosystem is a system of abiotic, biotic and social components (and their interactions) that, by virtue of human influence, differs from those that prevailed historically, having a tendency to self-organize and manifest novel qualities without intensive human management. Novel ecosystems are distinguished from hybrid ecosystems by practical limitations (a combination of ecological, environmental and social thresholds on the recovery of historical qualities. »*

tivement à la nature formée avec les humains et la « nature calculée », provoquée et imposée par les humains.

En résumé, comme le propose Blondel (2012), plutôt que de cultiver la nostalgie d'un paradis perdu, pourquoi ne pas accepter l'empreinte humaine comme un curseur de naturalité allant de la nature laissée à sa libre dynamique aux paysages intensivement domestiqués ? La spontanéité pouvant ainsi se quantifier le long d'un continuum entre les espaces contrôlés et les espaces libres évoluant au gré de processus de domestication et de féralisation (figure 5.1).

2.3. Les continuités spatio-temporelles

Les facettes de spontanéité, comme d'intégrité biophysique, mettent sur un pied d'égalité les petits espaces ayant acquis récemment une autonomie de processus et les espaces plus vastes sans intervention humaine directe depuis plusieurs siècles. Dans le contexte d'extension continue de l'emprise des humains sur une grande partie du globe et la reconnaissance des conséquences néfastes de la fragmentation des habitats les plus naturels (Foley 2005), les continuités spatio-temporelles doivent être prises en compte dans l'évaluation de la naturalité. Ces critères apparaissent récurrents dans la littérature relative à l'évaluation de la naturalité.

2.3.1. Les continuités spatiales

La plupart des définitions normatives de la wilderness ou de la naturalité reconnaissent l'importance de la surface d'un habitat pour qualifier son degré de naturalité (voir par exemple la définition de la wilderness par la commission européenne, European Commission 2013).

Toutefois, la notion de surface est à prendre en compte en fonction du milieu étudié : pour certains auteurs, un milieu forestier de 10 hectares peut difficilement contenir suffisamment d'éléments pour constituer une naturalité de haut niveau ce qui n'est pas la cas d'une tourbière (Lecomte 1999). Sont également à prendre en compte le contexte géographique, culturel et juridique : les références de surfaces d'habitat en Amérique du Nord et en Europe ne sont pas les mêmes (au moins 1000 ha voire 500 ha pour *The European Wilderness Society*, contre plus de 2000 ha dans The Wilderness Act).

On peut reconnaitre que plus l'espace considéré est grand et connecté, plus son degré de naturalité peut-être qualifié d'élevé, même s'il est admis que pour chaque habitat existe une surface minimale et qu'il existe une hétérogénéité optimale du paysage pour chaque espèce qui équilibre les aspects « positifs » et « négatifs » de la fragmentation (Fournier 2015) .

Les concepts et outils de l'écologie du paysage, qui étudie les variations spatiales des paysages à différentes échelles, peuvent apporter des solutions opérationnelles et robustes à l'évaluation de la continuité spatiale. Fonctionnant aussi bien à de micro- qu'à de macro-échelles (Sanderson 1999), l'écologie du paysage mesure à la fois la composition (le nombre et la proportion des différents habitats) et la configuration (la géométrie et l'agencement spatial des habitats) (Fahrig *et*

al. 2011) qui caractérisent la mosaïque paysagère et qui sont autant de caractéristiques constitutives des écosystèmes (Mathevet et Godet 2015) et par extension, de la naturalité d'un espace.

C'est avant tout la taille des habitats qui a été utilisée jusqu'à maintenant pour qualifier la naturalité des paysages dans les études de cartographie de la naturalité. Or, les métriques de composition et de configuration spatiale et notamment les indices de fragmentation et de connexion permettent de mesurer à un niveau de complexité supérieur la continuité spatiale d'un paysage. S'appuyant sur les SIG, des programmes informatiques ont été développés (par exemple Fragstats, McGarigal *et al.* 2002) permettant de quantifier et de cartographier précisément la plupart des métriques d'écologie du paysage.

La mobilisation de métriques relevant à la fois de la composition et de la configuration du paysage présente une avancée dans la qualification de la naturalité d'un habitat.

2.3.2. Les continuités temporelles

La continuité temporelle fait référence à la stabilité temporelle d'un milieu sur un pas de temps donné, qui peut être comprise de quatre manières différentes selon Grimm et Wissel (1997) : la constance (le milieu est présent sans interruption), la persistance (le milieu est présent du début à la fin de la période donnée, mais avec des phases de disparition), la résilience (sa capacité à revenir à son état initial après une perturbation), la résistance (sa capacité à rester inchangé au cours d'une perturbation). La plupart des études en écologie et biogéographie ont considéré la continuité temporelle des milieux comme synonyme de constance temporelle et parlent généralement « d'ancienneté » de milieux.

L'ancienneté est indépendante de la gestion passée et actuelle qui peut modifier l'habitat. L'influence positive de l'ancienneté des milieux sur la biodiversité a été démontrée au sein de plusieurs habitats. En forêt, concernant la structure des assemblages floristiques, l'abondance et la diversité végétale (Cateau *et al.* 2015 ; Dupouey *et al.* 2002 ; Hermy et Verheyen 2007) ; en milieu de prairie sur la flore (Gustavsson *et al.* 2007 ; Johansson *et al.* 2008) ; dans les prés salés concernant l'abondance des passereaux nicheurs (Guetté *et al.* 2016) ; ou encore au sein des récifs de vers marins où les noyaux les plus anciens de récifs abritent la plus grande diversité macrozoobenthique (Godet *et al.* 2011).

En milieu forestier, les ruptures temporelles de l'état boisé influencent significativement la composante biotique et modifient l'équilibre et la composition chimique des sols (Cateau *et al.* 2015). Les impacts d'une mise en culture restent visibles pendant plusieurs siècles voire plusieurs millénaires. Avec la maturité, l'ancienneté des forêts est reconnue comme « une qualité clé à conserver » (Vallauri *et al.* 2015) et une composante de la naturalité qui contribue à son évaluation (Cateau *et al.* 2015).

Ainsi, pour évaluer la naturalité d'un habitat, on peut reconnaitre que plus la continuité temporelle est importante, plus le degré de naturalité est élevé.

L'ancienneté des habitats peut-être mesurée grâce à l'étude des changements d'usage et d'occupation du sol (Land Use and Land Cover Changes, LULCC). De nombreux travaux portent sur les LULCC avec une diversité de méthodes, d'étendues et de résolutions spatiales. A l'échelle planétaire, Ellis *et al.* (2010) proposent une cartographie des transformations anthropiques des biomes entre 1700 et 2000. Ce travail offre une image globale des grandes transformations qu'a connue la surface terrestre sous l'impact des humains mais ne permet pas d'étudier précisément la continuité temporelle des habitats. Sur des échelles de temps historiques (plusieurs siècles), l'utilisation de documents d'archive plus précis (cartes anciennes, documents d'aménagement, etc.) permet de retracer une continuité temporelle supposée en croisant la présence d'un même habitat à différentes dates (Cousins 2001 ; Godet et Thomas 2013 ; Petit et Lambin 2002 ; Skaloš *et al.* 2011). En France, un important travail a été mené sur les espaces boisés à partir des cartes de Cassini (XVIIIe siècle) permettant d'attester l'existence passée d'un habitat forestier (Vallauri *et al.* 2012). Ce même travail (actuellement en cours de réalisation) à partir des cartes de l'État-major (XIXe siècle) permettra de préciser spatialement (40 000ème) et temporellement la continuité des habitats forestiers. Les différents travaux de numérisation des cadastres napoléoniens (XIXe siècle) devraient permettre également d'améliorer notre connaissance des habitats anciens avec une précision spatiale jusqu'alors inégalée (à l'échelle parcellaire).

Enfin, l'utilisation des données issues de la photographie et de l'imagerie satellitaire permet de couvrir des surfaces beaucoup plus importantes avec des pas de temps beaucoup plus courts. Les premières images satellites permettent seulement de remonter aux années 1960 et les photographies aériennes couvrent certains espaces dès le début du XXe siècle, mais l'utilisation de ces données constituera pour l'avenir un outil précieux de suivi des LULCC et d'évaluation de la continuité temporelle des habitats. En Europe, les typologies d'occupation du sol se normalisent et permettent de cartographier les modes d'occupation du sol avec l'objectif de reproductibilité spatiale et de suivi des trajectoires temporelles. C'est le cas du projet Corine Land Cover (CLC) qui permet le suivi des changements d'occupation du sol à l'échelle 100 000ème depuis 1990.

Jusqu'à maintenant, bien que peu d'études aient pris en compte la continuité temporelle des habitats dans l'évaluation de la naturalité (en raison notamment de la faible connaissance de l'histoire des paysages), bon nombre d'auteurs s'accordent à souligner son importance. Gimmi et Radeloff (2013) proposent par exemple d'évaluer la naturalité sur les seuls critères des changements historiques de végétation et d'occupation du sol.

En résumé, les continuités spatio-temporelles peuvent être quantifiées le long d'un continuum allant des espaces totalement fragmentés aux espaces continus, aussi bien dans le temps que dans l'espace. Le passage d'un état à un autre s'opérant par des processus de fragmentation et de (re)connexion (figure 5.1).

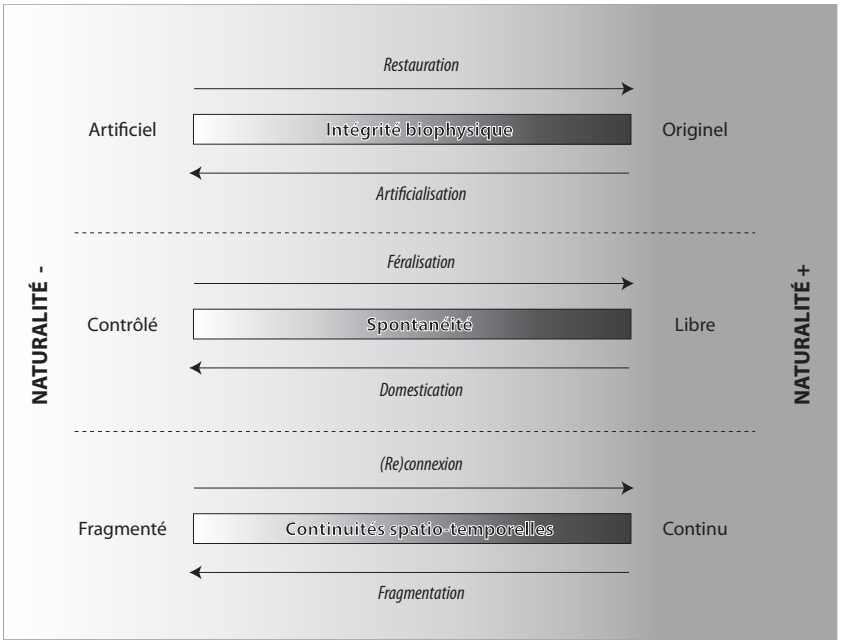


Figure 5.1. Gradients et processus des trois facettes de naturalité (i.e. intégrité biophysique, spontanéité, continuités spatio-temporelles).

3. Application à l'étude de la naturalité de la zone humide du Marais Poitevin

Dans cette deuxième partie, nous proposons d'appliquer l'approche tri-facettes de la naturalité précédemment décrite de manière empirique. Sur l'exemple du Marais Poitevin, cette partie présente une démarche méthodologique ainsi que des outils et données disponibles pour quantifier et cartographier chacune des trois facettes de la naturalité. Enfin, les résultats sont présentés par facette de naturalité et par catégorie d'espace pour offrir à de potentiels gestionnaires une meilleure lecture du territoire et pour adapter la (non) gestion aux enjeux de conservation de la naturalité.

3.1 Site d'étude

Le Marais Poitevin (figure 5.2) est la plus vaste zone humide du littoral atlantique français. Celle-ci s'étend sur trois départements (Vendée, Charente-Maritime et Deux-Sèvres).

Le Marais Poitevin (« MP » ci-après) se prête particulièrement bien à l'exercice de l'étude de la naturalité. Qualifié d'anthroposystème par certains, zone naturelle pour d'autres, le MP offre une diversité de paysages qui sont le fruit de forçages naturels et anthropiques complexes. Le MP est également un territoire naturellement et culturellement homogène qui présente une échelle spatiale d'étude pertinente notamment au regard de la gestion conservatoire qui est pratiquée à l'échelle du parc naturel régional qui couvre toute la zone humide. Enfin, il s'agit d'un espace déjà bien étudié et qui présente la singularité de disposer d'une connaissance de l'évolution historique de ses paysages. Pour ces différentes raisons, le MP a été retenu comme modèle d'étude de la naturalité.

Nous avons utilisé le périmètre officiel de la zone humide (Forum des Marais Atlantiques, Conservatoire du Littoral, 1999) auquel nous avons ajouté l'anse de l'Aiguillon. La surface totale de notre zone d'étude couvre 101 328 ha.

Figure 5.2. Carte du Marais Poitevin (d'après Godet *et al.* 2015).

3.2. Matériel et méthode

La figure 5.3 présente étape par étape toute la méthodologie, les données (précisées en annexe 5.1) et les outils utilisés ainsi que les analyses effectuées pour quantifier les trois facettes de la naturalité identifiées précédemment.

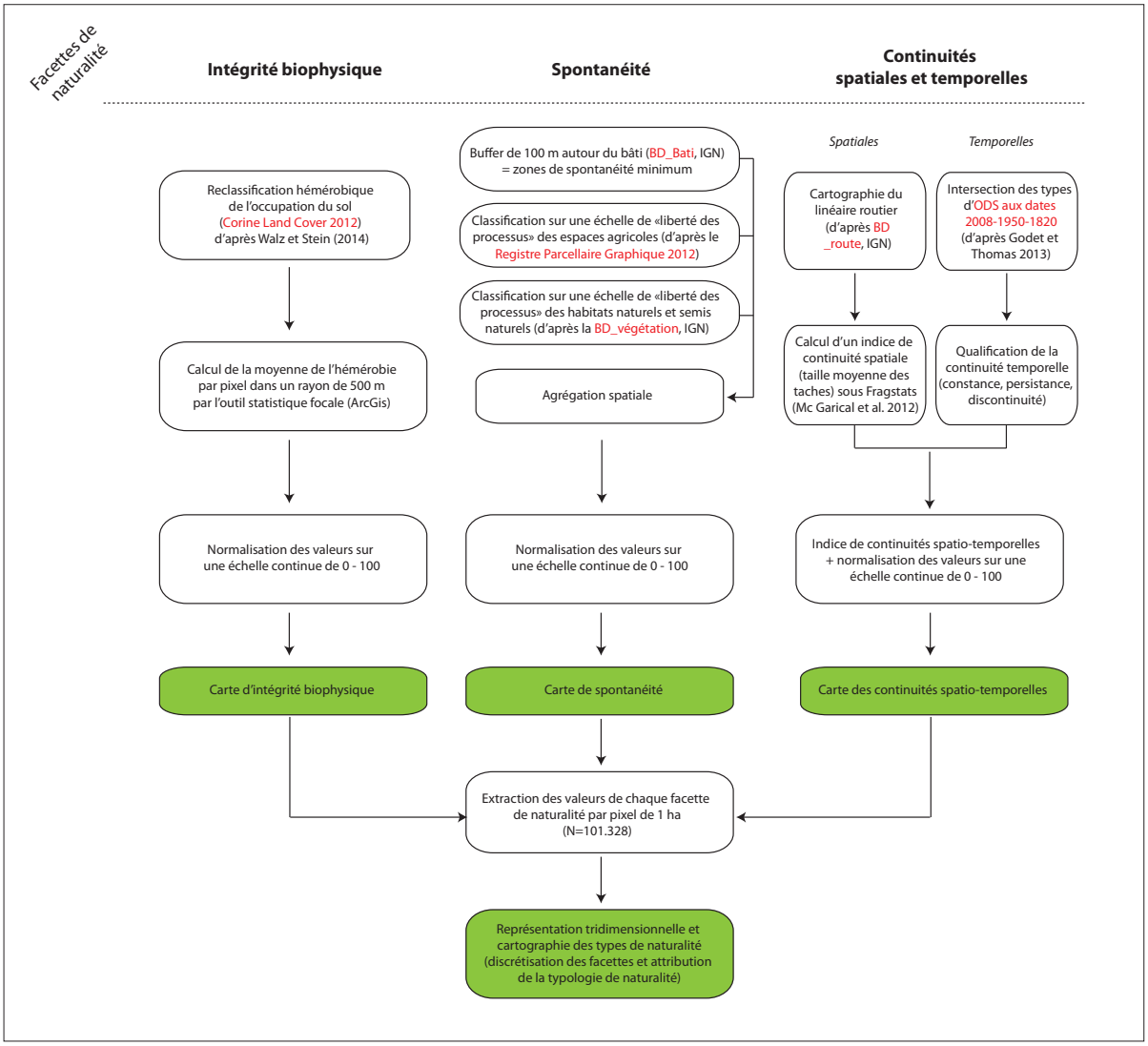


Figure 5.3. Schéma étape par étape de la méthodologie, des données et outils utilisés pour quantifier et cartographier les trois facettes de la naturalité.

Pour quantifier l'intégrité biophysique, c'est l'approche basée sur le concept d'*hemeroby* qui a été retenue. A partir des données normalisées d'occupation du sol, le degré d'éloignement de l'habitat à son habitat théorique originel (ou potentiel) en absence d'impacts humains a été estimé. De nombreux travaux proposent des classifications hemerobic de l'occupation du sol. Plusieurs de ces classifications (par exemple Csorba *et al.* 2009 ; Paracchini *et al.* 2011 ; Walz et Stein 2014) ont été directement créées à partir de la nomenclature européenne d'occupation du sol Corine Land Cover. Nous avons repris et adaptée la classification de Walz et Stein (2014) en distinguant

cinq degrés d'*hemeroby*, de la plus faible intégrité biophysique notée 1, à la plus élevée, notée 5 : « métahémérobique » (biocénose détruite), « polyhémérobique » (impact humain très important), « euhémérobique » (impact humain important), « mésohémérobique » (impact humain modéré) et oligohémérobique (impact humain léger). Tous les types d'occupation du sol du MP ont été reclassés dans un premier temps selon cette classification (voir la classification détaillée en annexe 5.2). Une première carte au format raster a été produite à partir des notes d'intégrité biophysique. Afin de considérer le degré d'intégrité biophysique comme la transposition de l'occupation du sol mais aussi de l'occupation du sol environnant, chaque note d'intégrité biophysique a été recalculée en fonction de son voisinage, avec l'outil statistique focale sous ArcGis 10.4. Le résultat correspond, pour chaque pixel de la carte, à la moyenne des valeurs d'intégrité biophysique des pixels compris dans un rayon de 500 m autour du pixel cible.

A notre connaissance, il n'existe pas de donnée relative au degré de spontanéité des processus naturels en France telle que nous l'avons définie à partir de la littérature. Par conséquent, trois jeux de données ont été agrégés pour interpréter puis cartographier la spontanéité des processus du MP. Le premier concerne des données relatives au bâti, issues de la BD TOPO® de l'IGN. Une zone tampon de 100 mètres de rayon a été établie autour de chaque bâtiment pour délimiter les espaces complétements artificialisés, que nous considérons ici comme le degré zéro de la spontanéité. Le deuxième jeu de données concerne les espaces agricoles décrits au 5 000ème dans une nomenclature de 28 classes par le registre parcellaire graphique® (RPG) de 2014 (Agence des services de paiement, directement accessible sur le portail data.gouv.fr). Enfin, le troisième jeu de données concerne les types de formations végétales des espaces naturels et semis-naturels décrits au 25 000ème par la BD Végétation (BD TOPO® de l'IGN). Les types de formations végétales décrivent la couverture du sol par la description de la structure, de la composition et de l'essence végétale dominante.

Par interprétation de la description des différentes classes des jeux de données mobilisés, une note de spontanéité, variant de 10 à 100 (10 étant la spontanéité minimum et 100 la spontanéité maximum), a été attribuée à chacune des 33 classes (annexe 5.2) sur le modèle de l'intégrité biophysique de l'occupation du sol. Après agrégation des classes, une carte raster a été générée à partir des valeurs de spontanéité.

Deux approches distinctes ont permis de cartographier les continuités spatiales et temporelles du MP.

Pour mesurer le degré de continuité spatiale du MP, un indice de fragmentation a été calculé à l'échelle du paysage. La matrice paysagère a été considérée comme l'ensemble des habitats du MP sans distinctions, et le réseau routier (BD TOPO® de l'IGN) comme facteur de fragmentation de cette matrice. L'indice « nombre de taches » (number of patches) a été calculé par fenêtre glissante de 500 mètres de rayon sur l'ensemble de la zone d'étude avec le logiciel Fragstats v4.2 (McGarigal 2014). La fenêtre glissante se comporte comme un filtre de lissage. Pour chaque pixel, le nombre de taches comprises dans un rayon de 500 m autour du pixel cible a été calculé et le résultat renvoyé

dans une carte de continuité spatiale. Une valeur minimale de 1 tache correspond à un espace de 78,5 ha (π x 500^2) spatialement continu et une valeur élevée (x) à un espace de la même surface constitué de x taches. Plus la valeur de x est élevée et plus la matrice paysagère est considérée comme fragmentée et spatialement discontinue.

Pour qualifier la continuité temporelle des habitats du MP, trois types de continuités ont été distinguées : la constance, la persistance (Grimm et Wissel 1997) et la discontinuité temporelle. D'après le travail de Godet et Thomas (2013) sur l'évolution historique de l'occupation du sol du MP de 1705 à aujourd'hui, trois dates ont été sélectionnées pour l'étude de la continuité temporelle : 1820, 1950 et 2008. Les données de 1705 ont été écartées car elles ne couvraient pas l'ensemble de la zone d'étude. Les 6 principales classes d'occupation du sol ont été utilisées : « prairie », « culture », « boisement », « schorre », « marais » et « domaine marin ». Les trois jeux de données ont ensuite été croisés afin d'identifier, pour chaque pixel, l'habitat aux trois dates. Ont été considérés comme « constants », les habitats présents en 1820, en 1950 et 2008. Les habitats considérés comme « persistants » sont ceux présents en 1820 et 2008 mais absents en 1950. Toutes les autres configurations de présence ou d'absence d'habitat ont été considérées comme discontinues. Les trois classes de continuité temporelles ont ensuite été transposées en une note allant de 1 à 3 (constance : 3, persistance : 2 et discontinuité : 1). Il peut paraître discutable de considérer qu'un habitat ayant connu des phases de disparition au cours du temps soit moins naturel qu'un habitat n'en ayant pas connu, puisque les perturbations écologiques font partie intégrante du fonctionnement naturels des habitats. Rappelons toutefois ici que le MP est un agroécosystème dans lequel les phases de disparition et d'apparition d'habitats sont conditionnées par des changements dans leur mode d'exploitation par les humains. Le fait qu'un habitat « disparaisse » (soit reconverti en fait) pendant un temps correspond donc à une intervention anthropique, ce que nous considérons donc comme une perte de naturalité.

Les valeurs de continuité spatiale et de continuité temporelle ont enfin été multipliées afin de créer un indice synthétique de continuité spatio-temporelle.

Les valeurs des trois facettes ont ensuite été normalisées sur une échelle commune de 1 à 100 puis extraites pour chaque pixel d'un hectare (n=101 328) et compilées dans une table.

Pour cartographier un indice de naturalité de l'espace, une approche par catégorie a été utilisée (figure 5.4). Les valeurs de chacune des trois facettes ont été scindées en deux (plus ou moins 50 sur l'échelle de 100) aboutissant à 8 catégories (23). Après quantification des trois facettes de naturalité du MP, les 101 328 hectares analysés ont été classés dans une des huit catégories. Le résultat de la typologie a été représenté dans un nuage de points à 3 dimensions grâce au package « plot3D » de R puis cartographié avec ArcGis 10.4.

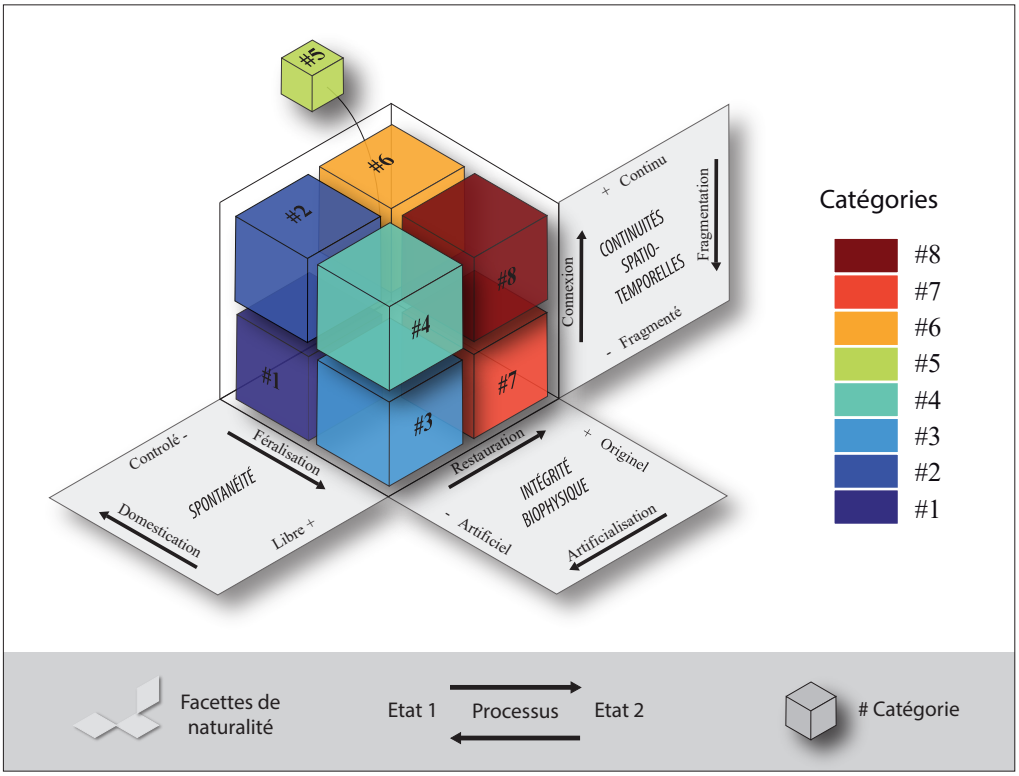


Figure 5.4. Catégorisation de l'espace en 8 classes, en fonction des valeurs des trois facettes de naturalité (i.e. intégrité biophysique, spontanéité, continuités spatio-temporelles).

3.3. Résultats

3.3.1. L'intégrité biophysique

A l'échelle du MP, la moyenne de l'indice d'intégrité biophysique est de 32,91 (σ 15,51). La cartographie de l'intégrité biophysique révèle que les valeurs les plus fortes (>78) sont localisées dans la baie de l'Aiguillon, le domaine marin ainsi que les schorres qui lui sont environnants (figure 5.5-i). Quelques boisements se distinguent également par une valeur d'intégrité biophysique supérieure à 50 notamment au nord (marais mouillés du nord du MP) et à l'est (Venise Verte, amont de la vallée de la Sèvre niortaise). Le reste du territoire, à majorité agricole, est considéré à faible intégrité biophysique (<50). Il représente près de 95% de la zone d'étude. Deux sous-classes d'intégrité biophysique peuvent être distinguées. Les espaces de prairies situés dans un quart nord-ouest du MP et à proximité de la Sèvre niortaise, dont le degré d'intégrité varie de 25 à 50, et les espaces de grandes cultures céréalières dont l'intégrité biophysique est la plus faible (0 à 25) et qui sont situés principalement en marais desséchés et dans les polders bordant la baie de l'Aiguillon.

3.3.2. La spontanéité

La distribution de la spontanéité au sein du MP est proche de celle de l'intégrité biophysique mais avec des valeurs généralement plus élevées (moyenne = 50,94, σ=21,37). La baie de l'Aiguillon, les prairies du nord-ouest de la zone d'étude, des petites taches de boisements dans le nord

du marais et, enfin, la vallée amont et aval de la Sèvre niortaise sont les secteurs qui présentent une plus grande spontanéité (>80) (figure 5.5-ii). Viennent ensuite les espaces périphériques des secteurs les plus spontanés et des îlots formés de plusieurs parcelles contiguës aux prairies permanentes, dont les valeurs de spontanéité varient entre 60 et 80. Enfin, la majorité du MP (56,41%) est considérée comme à faible spontanéité (<30). Il s'agit principalement des cultures céréalières localisées sur les secteurs de marais desséchés ainsi que les zones urbanisées ou à proximité immédiate des habitations.

3.3.3. Les continuités spatio-temporelles

La cartographie des continuités temporelles révèle que les grands ensembles constants aux dates de 1820, 1950 et 2008 sont principalement les secteurs de prairie situés à l'extrême ouest (prairies de l'ouest du Lay) et au nord-ouest du MP (figure 5.5-iii). Une partie de la baie de l'Aiguillon et des habitats de schorre apparaissent également constants. Ces espaces représentent près de 25% de la zone d'étude. Les espaces identifiés comme persistants représentent quant à eux 23% de la zone humide. Ils correspondent principalement à des espaces identifiés en 1820 et en 2008 comme des espaces de culture alors qu'il s'agissait de prairies en 1950.

La cartographie de la continuité spatiale permet de distinguer la partie orientale du MP comme étant la plus fragmentée. Une bande nord-sud, du secteur de Luçon en direction de la baie de l'Aiguillon apparait spatialement plus continue. Des blocs homogènes se distinguent, notamment l'ensemble de la baie de l'Aiguillon et les habitats de schorre. Les secteurs de prairies humides au nord et à l'ouest de la zone humide se distinguent également par une plus grande continuité spatiale.

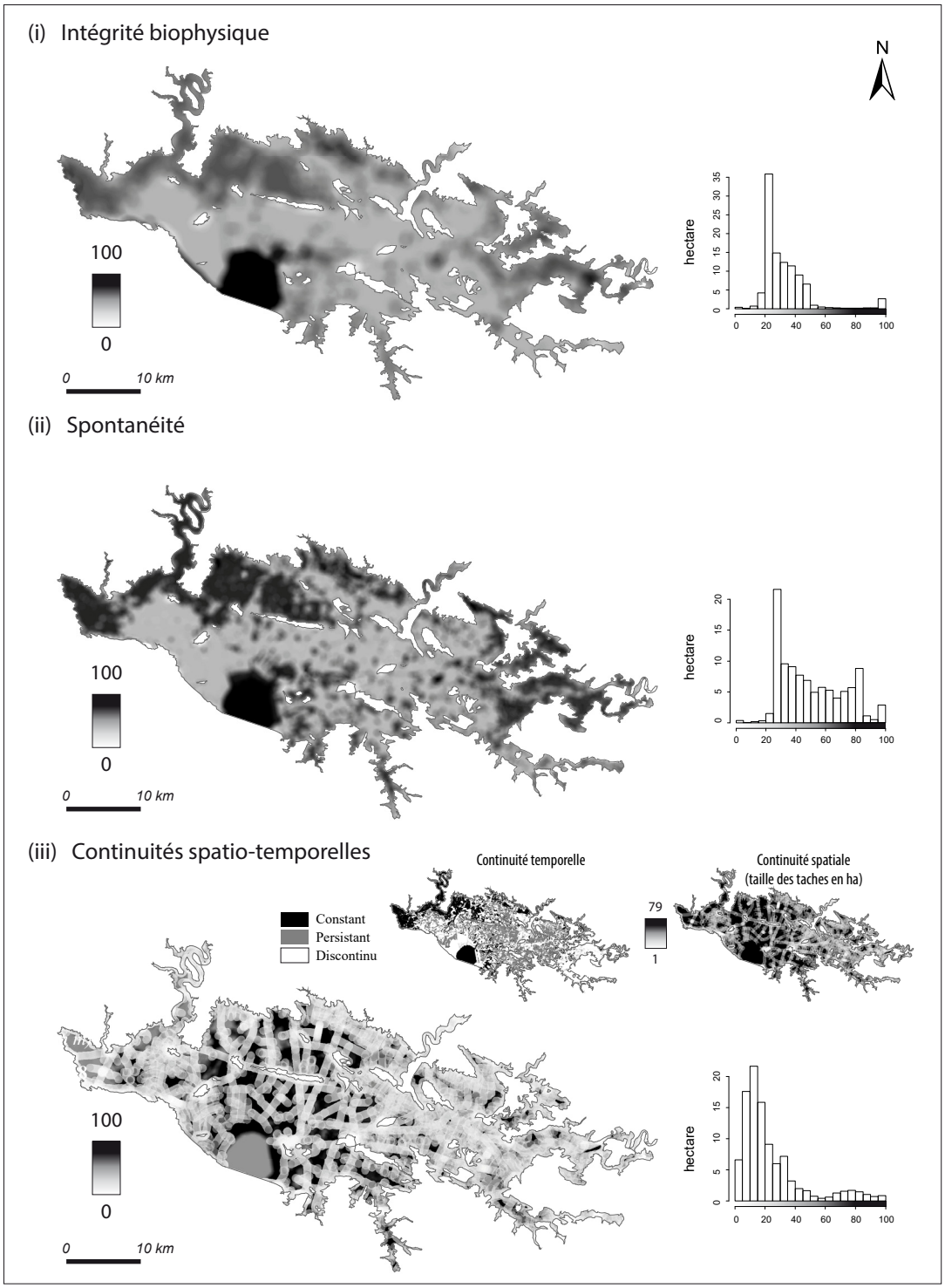


Figure 5.5. Représentations cartographiques des trois facettes de naturalité (intégrité biophysique, spontanéité, continuités spatio-temporelles) en valeurs issues des indices normalisés.

3.3.4. Distribution et cartographie de la typologie de naturalité dans la zone humide du Marais Poitevin

Parmi les 8 catégories de naturalité que nous avons distinguées (figure 5.4), certaines sont beaucoup plus représentées que d'autres (figure 5.6). La catégorie #1, correspondant aux espaces dont les trois facettes de naturalité sont inférieures à 50, est la plus représentée (51,08 %). La catégorie #3, qui correspond aux espaces à intégrité biophysique supérieure à 50 mais dont la spontanéité et les continuités spatio-temporelles sont inférieures à 50, couvrent 34,32% de l'espace. Plus de 85% du MP est considéré comme à faible spontanéité et fragmenté, dans le temps et dans l'espace. Enfin, toutes les autres catégories de naturalité, issues des différentes combinaisons des degrés des facettes de naturalité sont également recensées dans le MP (figure 5.7), mais dans de faibles proportions (#2 : 5,15 ; #4 : 3,79 ; #5 : 0,24 ; #6 : 0,05 ; #7 : 4,06 ; #8 : 1,30).

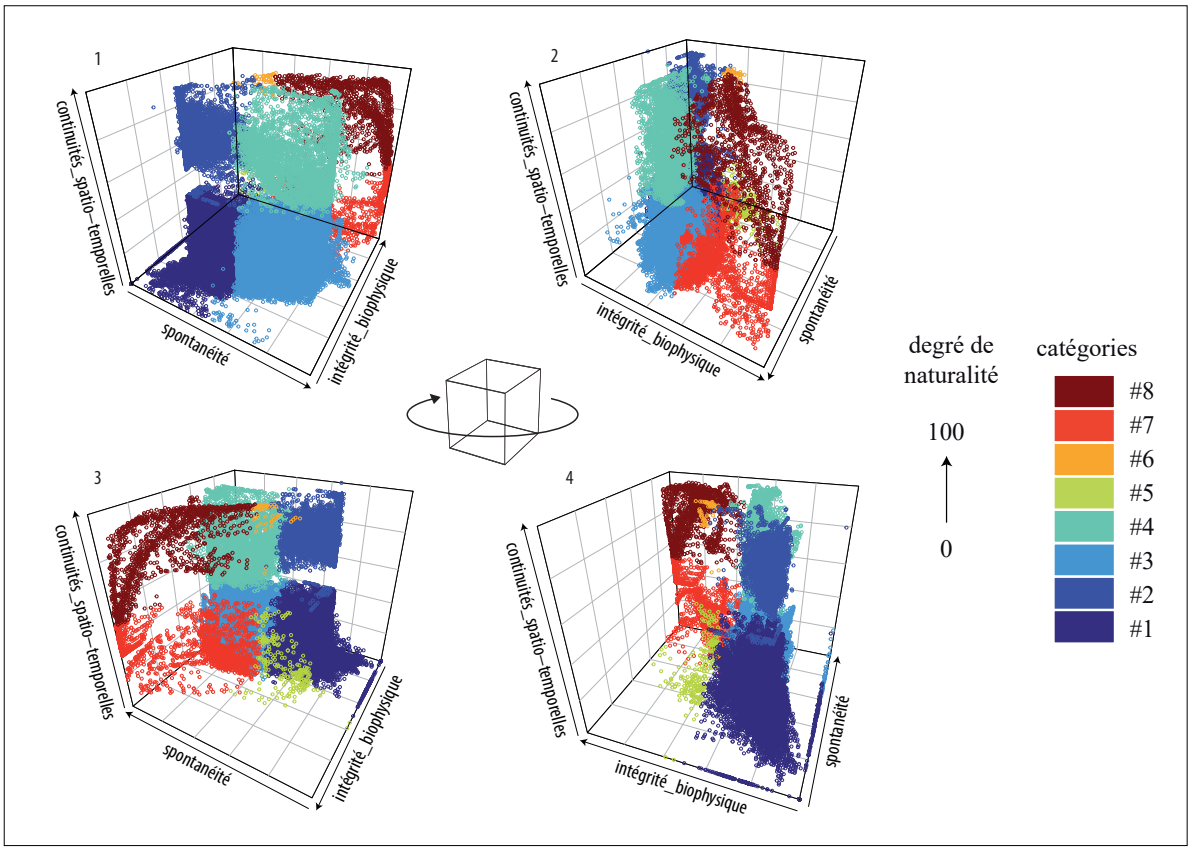


Figure 5.6. Nuage de points tridimensionnel de l'espace du MP en fonction des valeurs des trois facettes de naturalité (intégrité biophysique, spontanéité, continuités spatio-temporelles). Chaque point est égal à 1 hectare (n =101 328) et le dégradé de couleur représente la catégorie d'appartenance du point.

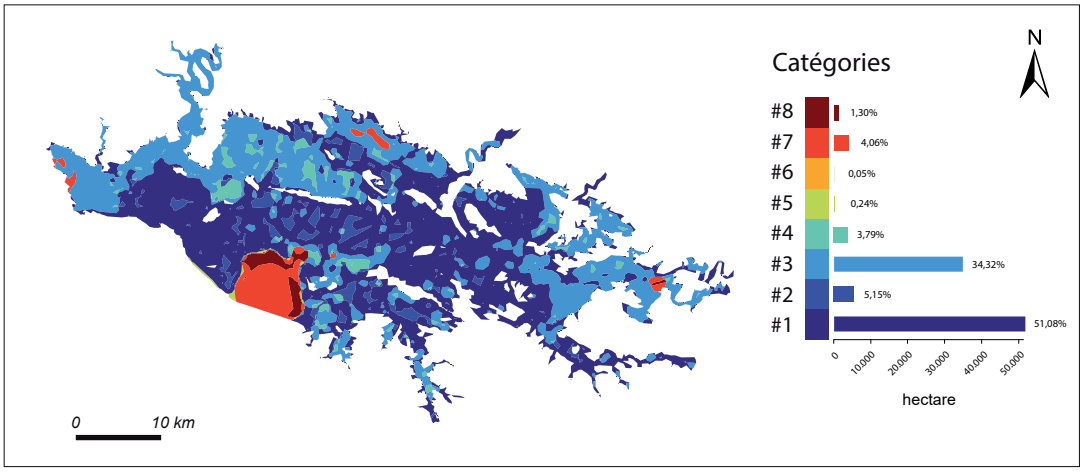


Figure 5.7. Représentation cartographique de l'espace du Marais Poitevin en fonction de la catégorie de naturalité.

4. Conclusion

Arguant du caractère planétaire de l'emprise humaine contemporaine, certains géographes français expriment depuis longtemps des réticences face à l'emploi du qualificatif « naturel », en y adjoignant bien souvent les guillemets d'usage (voir Demangeot 2006). Il en va de même pour le substantif « naturalité » pour des raisons évidentes. Cette notion est en effet polysémique et de la complexité s'ajoute encore lorsque l'on cherche à traduire ou transposer les termes anglais qui s'y rapportent. Une vision caricaturale et simpliste de la naturalité consiste par exemple à en faire une traduction littérale de ce qu'est la wilderness nord-américaine, qui non seulement n'existe pas (ou plus) en Europe et est une construction culturelle en Amérique du Nord, mais qui a également une lourde charge symbolique, renvoyant à l'idée d'une nature encore vierge et intacte, située au-delà d'un front pionnier. Il faut également souligner que la naturalité des uns n'est pas forcément celle des autres tant la perception de ce qui est plus ou moins naturel peut varier entre acteurs (voir par exemple l'étude menée par le Scottish Natural Heritage 2012).

Pour autant, doit-on ignorer cette notion au seul prétexte de sa complexité et de sa polysémie ? Cette étude a cherché à mettre en lumière des voies qui permettent de mobiliser plus sereinement la notion de naturalité dans une approche géographique à différentes échelles spatiales et sur différents espaces.

La première voie est de considérer la naturalité comme un gradient. Conformément à des résolutions politiques, comme celle de Prague sur la Wilderness, il est certes important d'identifier les grands espaces de nature sauvage européenne (European Commission 2013). Toutefois, il n'y a pas d'un côté les espaces naturels et de l'autre les espaces anthropiques, mais au contraire des continuums. Cette approche permet de sortir de visions dichotomiques de la naturalité, mais permet également de quantifier ou cartographier de la naturalité n'importe où et à n'importe quelle

échelle spatiale.

La deuxième voie est celle de ne plus concevoir la naturalité de manière monolithique. Comme nous l'avons vu, il existe aujourd'hui différentes cartes de naturalité à toutes les échelles, de l'échelle globale (Sanderson *et al.* 2002) à l'échelle nationale (Müller *et al.* 2015) en passant par l'échelle régionale (Carver *et al.* 2012, 2013), qui utilisent des indices composites. Ces cartes, aussi informatives soient-elles, agrègent toutefois beaucoup d'indicateurs et de métriques associés, au point qu'elles sont presque des chimères cartographiques, qui nécessitent une longue explication méthodologique pour être comprises. Nous avons proposé ici au contraire de décomposer la naturalité en plusieurs facettes non mutuellement exclusives. La naturalité biophysique d'abord représente un état qui reflète l'intégrité naturelle d'un milieu. La naturalité spontanée relève de processus et reflète la part des forçages naturels (par opposition aux forçages anthropiques) dans le fonctionnement des milieux. Enfin, la naturalité spatio-temporelle nuance les deux premières facettes en prenant en compte les continuités spatiale et temporelle des milieux.

Une troisième voie est sans doute de jouer sur les échelles spatiales et surtout de « passer de la carte au territoire ». On peut en effet reprocher à une grande partie des cartes de naturalité de se placer à de petites échelles spatiales (planétaires ou nationales) ce qui a plusieurs inconvénients : d'un point de vue méthodologique cela nécessite d'agréger des données souvent très hétérogènes, et elles sont difficiles à utiliser pour des approches opérationnelles. Les cartographies de naturalité à l'échelle de territoires, compris comme des espaces ayant une spécificité naturelle et/ou culturelle (*sensu* George et Verger 2013) et appropriés par un groupe d'acteurs, ont l'avantage d'être plus facilement utilisables pour des gestionnaires.

Un point essentiel est de comprendre la naturalité non pas comme un état fixe dans le temps et l'espace mais comme une dynamique sur laquelle peut intervenir un gestionnaire si nécessaire (la non-intervention pouvant être comprise comme une action en elle-même). A l'échelle d'un territoire, et en décomposant la naturalité sous différentes facettes, les cartes de naturalité peuvent en effet servir de point de départ aux stratégies conservatoires à mettre en place, tels que les processus identifiés dans la figure 5.1 : restauration, féralisation, connexion, etc. A titre d'exemple, en France, sur des espaces souvent très artificialisés et de longue date, il faut d'abord s'interroger sur les objectifs conservatoires, autrement dit sur le type de naturalité vers lequel on souhaite tendre, avant de mener des opérations. Des opérations de restauration peuvent être menées pour regagner en naturalité biophysique (ce qui est souvent lié à la recherche d'un retour à un état de référence), l'accompagnement d'une déprise ou le laisser-faire dans les processus naturels permettra de gagner en naturalité spontanée, tandis que l'établissement de corridors écologiques tendra à favoriser une naturalité spatio-temporelle. L'échelle spatiale des espaces à conserver peut également servir de point de réflexion, certains auteurs (voir Cole 2001) préconisant de privilégier une gestion active (type restauration) pour retrouver de la naturalité biophysique de petits espaces et un laisser-faire pour favoriser la spontanéité de vastes espaces. La connaissance fine des trois facettes de naturalité

doit permettre d'éclairer la décision d'intervention du gestionnaire. En son absence, c'est bien souvent les mesures interventionnistes qui sont privilégiées. Pourtant, comme nous l'avons vu dans l'exemple du Marais Poitevin et probablement ailleurs, c'est avant tout le manque de spontanéité qui limite la naturalité de l'espace. Les trois catégories les plus répandues (#1, #2, #3) qui représentent 90 % du MP sont justement, pour deux d'entre elles, celles où la spontanéité est faible. La présence d'aires protégées ne garantit par ailleurs pas une plus grande naturalité de l'espace, favorisant parfois même une gestion interventionniste contraire à la spontanéité des processus.

Il faut noter toutefois qu'un tel exercice reste confronté à plusieurs difficultés et limites. Tout d'abord, les différentes mesures de quantification des trois facettes de naturalité ont une part de subjectivité. Bien que la littérature faisant référence à la transposition de types d'occupation/usage du sol en échelle d'*hemeroby* ou de naturalité soit de plus en plus courante, ces transpositions sont le plus souvent réalisées à « dire d'expert » et ne font donc pas forcement consensus. Par ailleurs, certains choix méthodologiques peuvent apparaitre trop arbitraires (l'échelle d'*hemeroby* à partir des données Corine Land Cover, le rayon utilisé pour le calcul des continuités spatiales, etc.). Il faut également souligner que les données utilisées présentent une certaine hétérogénéité spatiale et temporelle (Corine Land Cover au 100 000ème, 2012 ; Registre Parcellaire Graphique au 5 000ème, 2014). Dans la perspective d'étendre une telle approche de quantification et de cartographie de la naturalité à une échelle spatiale plus petite, l'identification des jeux de données homogènes devra être un préalable.

Annexe 5.1.

Table des données utilisées

Intitulé	Résolution spatiale	Millésime	Source
Corine Land Cover	100 000ème	2012	data.gouv
BD_Bati (BD_TOPO®)	10 000ème	2011	IGN
Registre Parcellaire Graphique	1 5000ème	2014	data.gouv
BD_végétation (BD_TOPO®)	10 000ème	2011	IGN
BD_route (BD_TOPO®)	10 000ème	2011	IGN
Occupation du sol historique			Godet et Thomas (2013)
1820	40 000ème	2013	Godet et Thomas (2013)
1950	26 000ème	2013	Godet et Thomas (2013)
2008	25 000ème	2013	Godet et Thomas (2013)

Annexe 5.2.

Classification échelle de naturalité biophysique et spontanée

Classification « hémérobique » de l'occupation du sol à partir de Corine Land Cover selon une échelle (/50) d'intégrité biophysique (adapté de Walz et Stein 2014)

Code CLC	Intitulé	Échelle
112.	Tissu urbain discontinu	10
121.	Zones industrielles ou commerciales	10
122.	Réseaux routier et ferroviaire	10
142.	Équipements sportifs et de loisirs	10
211.	Terres arables hors périmètres d'irrigation	20
221.	Vignobles	20
222.	Vergers et petits fruits	20
241.	Cultures annuelles associées à des cultures	20
242.	Systèmes culturaux et parcellaires complexes	20
243.	Surfaces essentiellement agricoles	20
231.	Prairies et autres surfaces toujours en herbe	30
311.	Forêts de feuillus	40
312.	Forêts de conifères	40
313.	Forêts mélangées	40
324.	Forêt et végétation arbustive en mutation	40
322.	Landes et broussailles	50
331.	Plages, dunes et sable	50
411.	Marais intérieurs	50
421.	Marais maritimes	50
423.	Zones intertidales	50

Classification des nomenclatures du registre parcellaire graphique et de la BD Végétation (BD TOPO®, IGN) selon une échelle (/100) de spontanéité.

Registre Parcellaire Graphique

Intitulé	Échelle
Autres cultures industrielles	20
Arboriculture	30
Autres céréales	30
Autres oléagineux	30
Blé tendre	30
Colza	30
Légumes-fleurs	30
Légumineuses à grains	30
Orge	30
Plantes à fibres	30
Protéagineux	30
Tournesol	30
Vignes	30
Divers	40
Fourrage	40
Prairies temporaires	60
Prairies permanentes	70
Autres gels	90
Estives landes	70

BD Végétation (BD TOPO®, IGN)

Intitulé	Échelle
Bois	80
Forêt fermée de conifères	50
Forêt fermée de feuillus	90
Forêt fermée mixte	80
Forêt ouverte	80
Haie	50
Lande ligneuse	80
Peupleraie	60
Verger	30
Vigne	30
Zone arborée	60

Illustration ci-contre : *Benoît Perrotin, 2017, Lumières de juillet, (baie de l'Aiguillon), aquarelle*

Chapitre 6.
Naturalité des schorres de la baie de l'Aiguillon : pour des schorres anciens et non fauchés

Chapitre légèrement modifié de l'article :

Guetté, A., Joyeux, E., Corre, F., Haie, S., Godet, L., 2016. Old and unmowed saltmarsh patches provide attractive habitats for breeding passerines. *Wetlands Ecology and Management*, 24, 477–493.

Résumé

Alors que les enjeux de conservation des schorres (ou prés salés) sont largement documentés, ces milieux sont toujours soumis à de fortes pressions anthropiques, notamment la poldérisation qui conduit à une conversion de ces milieux en terres arables pour leur exploitation agricole (principalement par le pâturage et la fauche) modifiant leur composition floristique et faunistique. A travers l'exemple de l'un des plus grands schorres français, nous avons d'abord évalué comment l'ancienneté des schorres et l'intensité de fauche déterminaient la distribution spatiale des différents habitats de schorres. Nous avons ensuite testé comment les cinq espèces de passereaux nicheurs les plus communs étaient distribuées en fonction de l'intensité de fauche et de la distribution des habitats. Nous avons constaté que les taches les plus anciennes et non fauchées favorisent le développement des habitats à *Elymus pungens* et *Atriplex portulacoides*, et abritent également les abondances les plus importantes de quatre des cinq espèces d'oiseaux étudiées. Dans le contexte actuel d'artificialisation intense du littoral, cette étude souligne l'importance de maintenir les taches d'habitats naturels les plus anciennes et les moins impactées par les humains pour conserver la biodiversité qui leur est associée.

Abstract

Although the conservation stakes of saltmarshes are widely documented, these areas are still subjected to strong anthropic pressures, including land reclamation, leading to their conversion into arable lands, and agricultural exploitation (mainly cattle grazing and mowing), which modifies their floral and faunal composition. Through the example of one of the largest French saltmarshes, we first assessed how the age of the saltmarsh patches and the mowing intensity determined the spatial distribution of the different saltmarsh habitats. We then tested how the five commonest breeding passerines were distributed in accordance with the mowing activity and the distribution of these habitats. We found that the oldest and the unmowed patches promote the development of habitats dominated by *Elymus pungens* and *Atriplex portulacoides*, and also host the highest abundance of four of the five bird species studied. In the current context of an intense artificialization of the littoral area, this study highlights the importance of maintaining the oldest and the least human-impacted patches of natural habitats to conserve their associated biodiversity.

1. Introduction

Saltmarshes are among the most productive ecosystems in the world (Lefeuvre 2000) and have a high functional value, hosting large fish nurseries for example (Daiber 1977; Costa *et al.* 1994; 1995) and providing major roosting and feeding grounds for birds (e.g. Cadwalladr *et al.* 1972; Greenhalgh 1975; Burger 1982; Boorman 2003).

However, saltmarsh areas are limited in size (covering less than 0.01% of the total surface area worldwide – Meire and Kuijen 1988 In: Desender and Maelfait 1999), fragmented along coastal areas and in regression all over the world (Adam 2002; Barbier *et al.* 2011). In Europe, in addition to marine and terrestrial pollution, eutrophication, and sea-level rise (for a review of the negative human impacts on saltmarshes, see Adam 2002), the major threat to saltmarshes is probably agriculture, which has two main effects. The first is due to massive land reclamation, a past phenomenon in most of the European sites, and particularly well documented in the Netherlands and Germany (Goeldner-Gianella 2000), the United Kingdom (Boorman 2003), and France (Verger 2009). The other impact, currently underway, is due to the direct agricultural use of saltmarshes, which mainly includes cattle grazing (most of the northwestern European saltmarshes are grazed – Barron-Yellès and Goeldner-Gianella 2001) and, to a lesser extent, mowing.

The consequence of land reclamation was the total disappearance of some saltmarshes or at least the conversion of their oldest parts into arable lands (Gray 1976; Doody 1984; Boorman 2003). The impact of grazing on saltmarshes has been well documented in Europe concerning accretion rates (Elschot *et al.* 2013), nutrient cycling (Ford *et al.* 2013), vegetation (e.g. Bakker 1985; Kiehl *et al.* 1994; Esselink *et al.* 2002; Tessier *et al.* 2003), fish (Lafaille *et al.* 2000) and birds (Geslin *et al.* 2006; Sharps *et al.* 2015). Although it is still difficult to draw general conclusions from these studies, due to the wide variety of saltmarshes studied and the different protocols used, grazing tends to modify substantially both vegetation cover and the abundance of secondary consumers such as birds.

However, any differences in the impacts of agriculture associated with land reclamation and direct agriculture use of saltmarsh have seldom been explored. First, land reclamation not only replaces former saltmarshes with arable land. Because history of land reclamation occurred often incrementally from highest to lowest saltmarshes it also determines a gradient of saltmarsh age: from young upper saltmarshes, which developed on the front of recent levees, to older upper saltmarshes, developed on the front of the oldest levees (see Godet *et al.* 2015 for an example in the bay of Aiguillon). An impact of land reclamation is thus the disappearance of the oldest part of a saltmarsh, and it can take a long time for the mosaic of habitats present in an old saltmarsh to recover (Adam 1999). Thus, the influence of the age of saltmarsh patches (directly linked to the history of land reclamation in Western Europe) on saltmarsh habitats and, indirectly, on their associated biodiversity remains to be investigated.

The second impact rarely tested is the influence of saltmarsh mowing on habitats and their

associated biodiversity. Only four studies have been conducted on this topic in one single saltmarsh located in Plum Island Sound in northeastern Massachusetts, USA, where saltmarsh mowing (or "haying") is a traditional activity dating back to the 18th century (Buchsbaum *et al.* 2009). Buchsbaum *et al.* (2009) found that haying affects plant composition and that migratory shorebirds tend to select hayed areas, but overall there are only short-term effects on consumers. Comparing mowed and unmowed saltmarsh, Greenbaum and Giblin (2000) found no difference in sediment characteristics such as soil density, percent organic matter, total sulfur, and sedimentation rate, whereas total phosphorus was the only significant difference observed. Williams *et al.* (2001) found no clear differences in benthic algal biomass between hayed and non-hayed saltmarshes. Finally, in an experimental study, Ludlam *et al.* (2002) observed that some surface invertebrate densities were lower in the marsh-grass-removal plots on the days following grass removal. Thus, to our knowledge, there has been no evaluation of the potential impact of saltmarsh mowing in Europe on the distribution of saltmarsh habitats and birds. We assume, however, that the mowing activity may have strong impacts on birds by modifying the vegetation structure. Most of the bird species using the saltmarsh are strongly associated to particular types of vegetation, and more particularly to particular vegetation structures, both during the breeding period (Geslin *et al.* 2006) and in winter (Brown and Atkinson 1996). More particularly, Sharps *et al.* (2015) demonstrated how the opening of the vegetation (through grazing) increased nest failure in Common Redshank Tringa totanus.

The aim of this paper is therefore to provide the first assessment of the influence of saltmarsh age and saltmarsh mowing on the spatial distribution of habitats and on breeding passerines. We hypothesized that: (i) saltmarsh age and saltmarsh mowing have an influence on saltmarsh habitat distribution and (ii) saltmarsh mowing and saltmarsh habitats have an influence on the distribution of breeding passerines. We selected as a study site the saltmarsh of the Bay of Aiguillon, one of the largest French saltmarshes, which has been subjected to mowing since at least the 18th century (Godet *et al.* 2015).

2. Materials and Methods

2.1. Study site

The Bay of Aiguillon, located in the Marais Poitevin (the largest Atlantic wetland in France (figure 6.1)), is composed of 1000 ha of saltmarshes and 3700 ha of intertidal mudflats. The bay is set in a semi-diurnal macrotidal context (spring tidal range of roughly 6 meters). During the bird breeding season (April to June), and depending on weather conditions (wind and barometry) saltmarshes can be totally flooded at high tides during 4 to 6 days (mainly at the beginning of April). The whole bay is included in two national nature reserves.

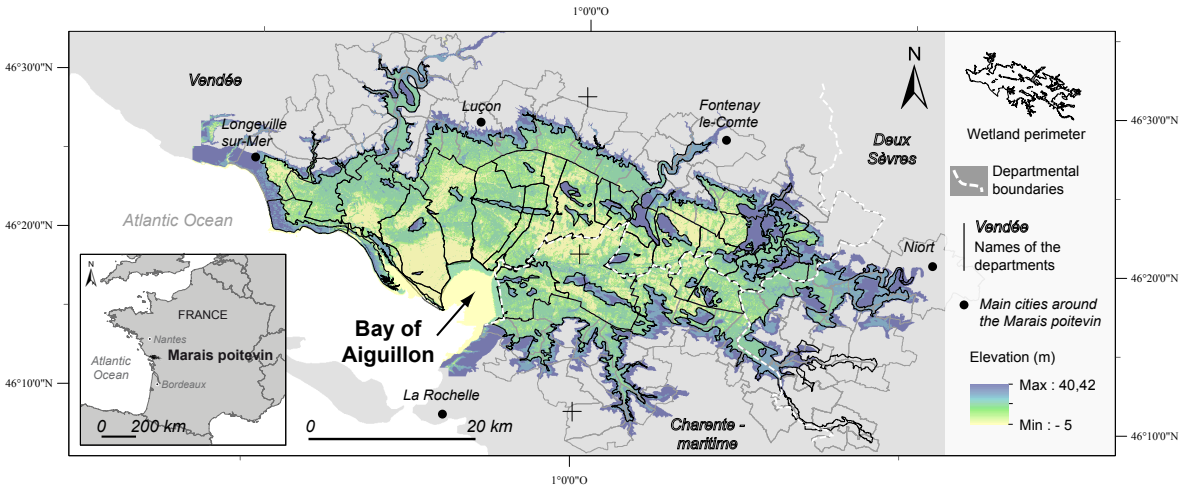


Figure 6.1. Map of the study area showing the location of the Bay of Aiguillon.

2.2. History of land reclamation and spatio-temporal dynamics of the saltmarsh

The spatial dynamics of land reclamation was extracted from Verger (1968) (figure 6.2). A map of the saltmarsh at seven dates (1705, 1820, 1950, 1972, 1984, 2006 and 2010) was constructed by extracting the relevant maps from Godet *et al.* (2015). To assess the age of the saltmarsh patches, a saltmarsh patch present in 2010 was considered either present or absent in the six previous reference years (1705, 1820, 1950, 1972, 1984, 2006). There are thus 64 potential "historical sequences" for a given saltmarsh patch. On a GIS, by intersecting the seven layers, each corresponding to a particular year, a map of these 64 sequences was produced. However, because for a given place, the disappearance of the saltmarsh followed by colonization (and conversely) is rare (such historical sequences cover less than 5% of the current saltmarsh), only 7 historical sequences were kept (see tableau 6.1). Each historical sequence thus corresponds to an "age" of the saltmarsh, from the oldest saltmarsh patches (present at each year from 1705 to 2010) to the most recent patches, which appeared in 2010. Figure 6.2. presents a map of the age of the reclaimed areas and the saltmarsh patches.

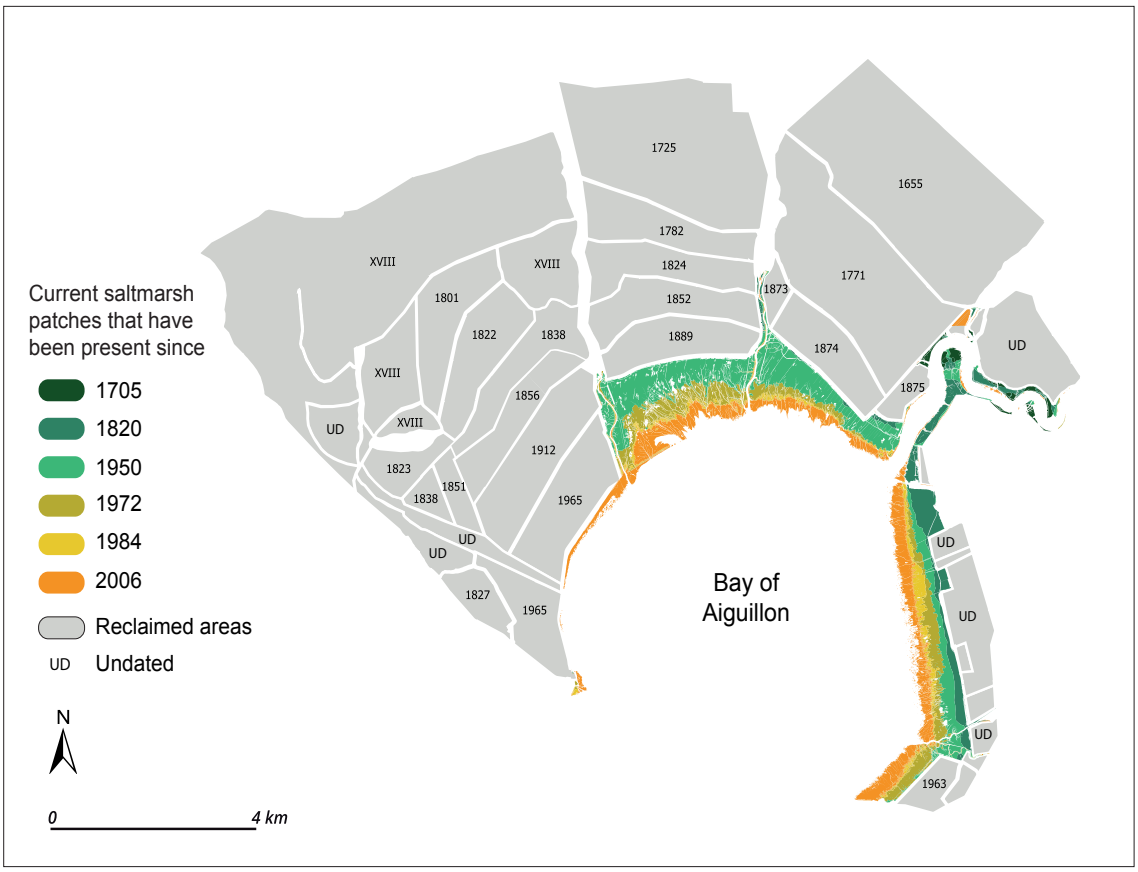


Figure 6.2. Dating of the reclaimed areas and the saltmarsh patches.

Tableau 6.1. Seven different "ages" of the current saltmarsh, as estimated by the presence/absence of saltmarsh patches at different dates and without any period of disappearance between two dates. An "X" indicates that the saltmarsh is present.

Saltmarsh present since…	Age of the saltmarsh in 2010	1705	1820	1950	1972	1984	2006	2010
...1705	At least 305 years	X	X	X	X	X	X	X
...1820	Between 190 and 304 years		X	X	X	X	X	X
...1950	Between 60 and 189 years			X	X	X	X	X
...1972	Between 38 and 59 years				X	X	X	X
...1984	Between 26 and 37 years					X	X	X
...2006	Between 4 and 25 years						X	X
...2010	Less than 4 years							X

An "X" indicates that the saltmarsh is present

2.3. Saltmarsh mowing: history, practices, and mapping

Contrary to many European saltmarshes, there is almost no grazing in this study site. Only a small portion (less than 2% of the total surface of the saltmarsh) is grazed some years. Consequently, mowing is now the main human activity that may directly impact the saltmarsh vegetation in the Bay of Aiguillon.

Saltmarsh mowing has been a traditional activity in the Bay of Aiguillon from at least the beginning of the 18th century (Godet *et al.* 2015). From at least the 1920s, most of the mowed areas have been drained by the creation of narrow ditches, which facilitate water runoff and promote the development of *Puccinellia maritima*, a highly palatable species for cattle (Réserve Naturelle de la Baie de l'Aiguillon 2013). Since the creation of the two national nature reserves, only a subset of the saltmarsh has been mowed each year between 1st June and 30th August, at the end of the bird breeding period.

A photo-interpretation process was carried out on an aerial photograph of 2006 to map the mowed areas at this date. In 2010, 2011 and 2012, the mowed areas were delineated in the field by an operator with a GPS. All the boundaries of mowed areas were reported on a GIS (figure 6.3). Considering the spatial accuracy of the GPS (4-5 m), the spatial accuracy of the orthophotographs (4-5 m) and their spatial resolution (one pixel = 50 cm), we estimate that the spatial accuracy of the boundaries of the mowed areas is of ± 10 m.

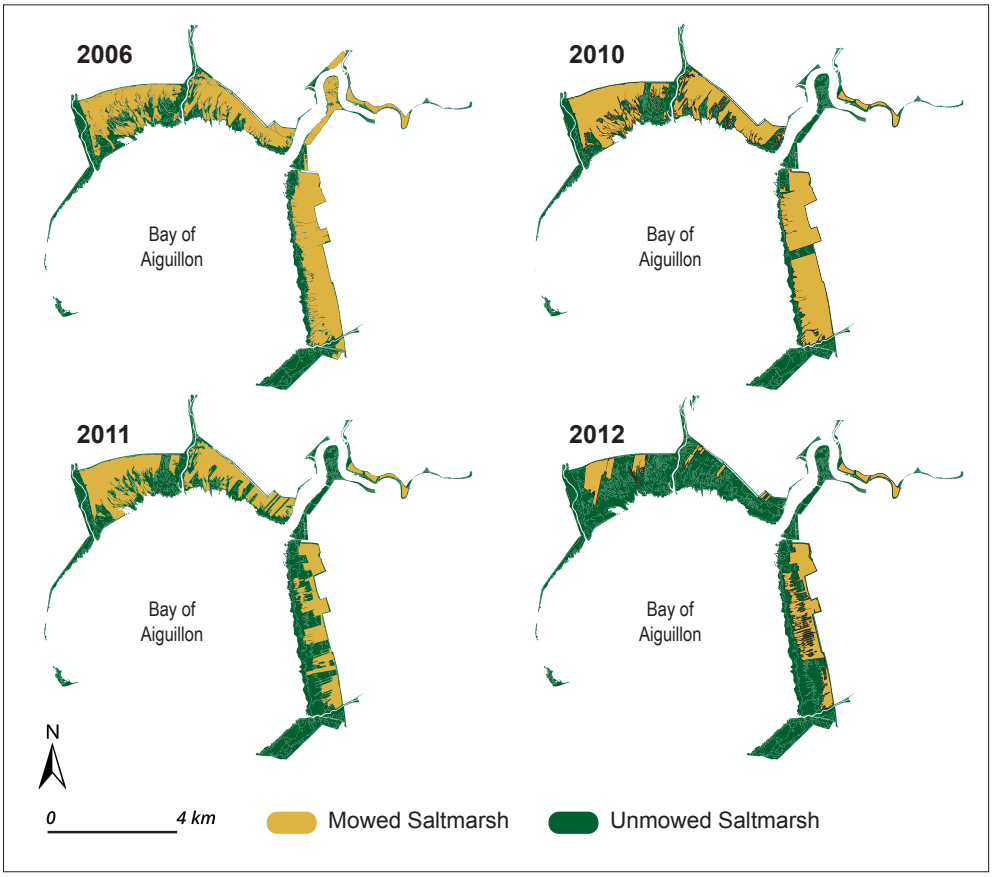


Figure 6.3. Maps of mowed areas of the Bay of Aiguillon in 2006, 2010, 2011 and 2012.

2.4. Saltmarsh habitat mapping

Plant communities are considered here as habitats, and correspond to the European classification "corine biotopes". The 2002 plant community map established in 1998 and 2002 by two botanical field surveys (Prinet 1998; Levé 2002), and updated with a field survey and a photo-interpretation process by the managers of the national nature reserve in 2008, was used. The resulting map reveals 21 plant communities, but only the six most widespread were considered. These cover more than 93% of the total area of the saltmarsh and correspond to the habitats dominated by: *Atriplex portulacoides* (corine code: 15.621); *Elymus pungens* (corine code: 15.35); *Puccinellia maritima* (corine code: 15.31); *Puccinellia maritima* & *Atriplex portulacoides* (corine code: 15.321); *Puccinellia maritima* & *Salicornia* spp. (corine code: 15.323); *Spartina maritima* (corine code: 15.21) (figure 6.4).

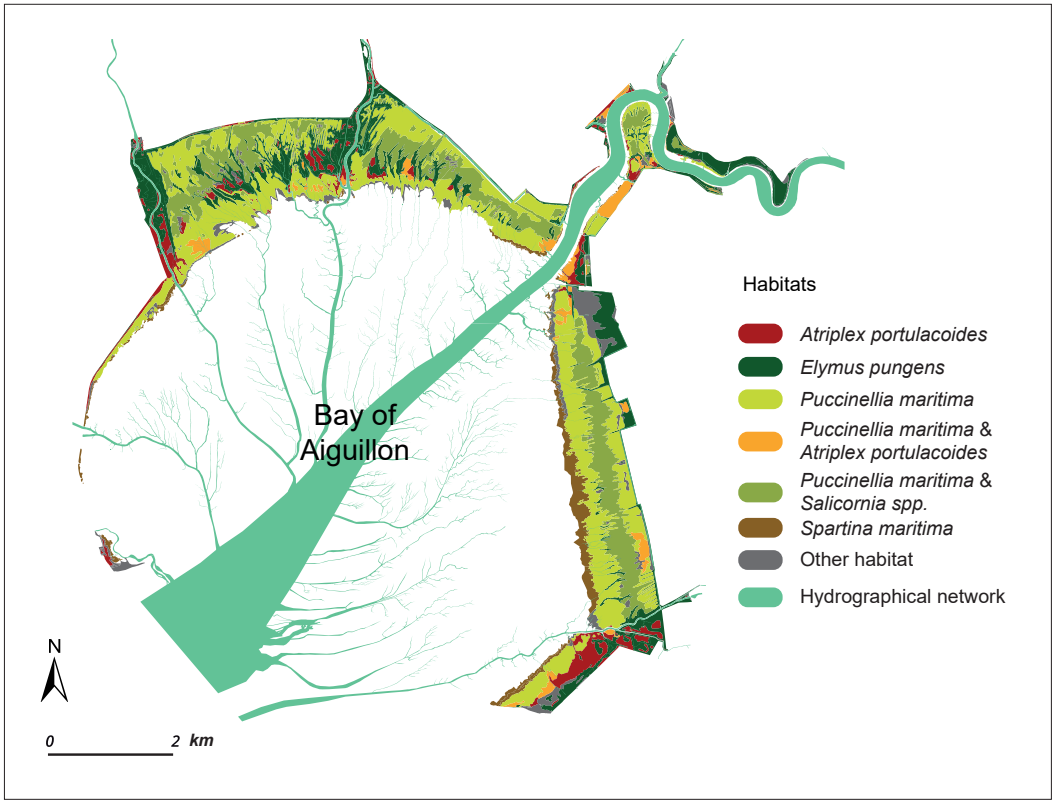


Figure 6.4. Map of the six main saltmarsh habitats.

2.5. Bird survey

Breeding birds were surveyed with a point-count method (Bibby *et al.* 2000) in 2010, 2011 and 2012. 200 point counts were placed at 200-meter intervals along a regular grid, where all individual birds recorded (heard or seen) were reported during a standardized period of 5 min. Only the birds recorded within a 100-m radius around each point were reported. In consequence approximately 628 ha (200 points . π .100^2 = 6,282,320 m^2) among the 1000 ha (63%) of saltmarsh were surveyed. Each point was visited twice (first during the first two weeks of April, to detect the early breeders, and secondly during the last two weeks of May, to detect the late breeders). Point

counts were performed by three different observers, but each point was monitored by the same observer each year.

Because bird detectability may vary according to weather, the bird survey was performed in sunny weather. Moreover, all the areas surveyed were open area, and we assumed that bird detectability was constant over the study site. We therefore used observed species abundances.

At each point, the positions of the individuals around the point were reported directly on a map and then on a GIS in the laboratory.

In this study, only the species for which at least 50 individuals were recorded were used (these represent 90% of the total abundance of all the species pooled each year): Eurasian Skylark *Alauda arvensis*; Western Yellow Wagtail *Motacilla flava*; Common Reed Bunting *Emberiza schoeniclus*; Zitting Cisticola *Cisticola juncidis*; and Bluethroat Luscinia Bluethroat Luscinia.

The 17 other passerine species (not taken into account in this study, and representing less than 50 individuals) include: Crested Lark *Galerida cristata*; Tawny Pipit *Anthus pratensis*; Grey Wagtail *Motacilla alba*; Dunnock *Prunella modularis*; Nightingale *Luscinia megarhynchos*; European Stonechat *Saxicola rubicola*; Blackbird *Turdus merula*; Cetti's Warbler *Cettia cetti*; European Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus*; Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus*; Melodious Warbler *Hypolais polyglotta*; Eurasian Blackcap *Sylvia atricapilla*; Common Whitethroat *Sylvia communis*; House Sparrow *Passer domesticus*; European Goldfinch *Carduelis carduelis*; Common Linnet *Carduelis linaria*; *and* Corn Bunting *Milaria calandra*.

2.6. Calculation of saltmarsh areas depending on saltmarsh age and mowing

On a GIS, an intersection of the layers plant communities, saltmarsh age and mowing 2006 was performed in order to make a contingency table of areas of each habitat according to the age and mowing.

2.7. Calculation of the quantitative variables along a regular grid

On a GIS, a regular grid of 200 x 200 meters (i.e. 4 ha) was applied on the saltmarsh map in order to compute three indices at the scale of each cell of this grid. The cells encompassing less than 5% of saltmarsh cover were removed, leading to a grid of 373 cells.

2.7.1. Surface area mowed

The three maps of mowing (figure 6.3) (2010, 2011, 2012) were intersected with the regular grid in order to calculate within each cell and at each of the three dates the % of area mowed.

2.7.2. Surface area covered by each habitat

The habitat map (figure 6.4) was intersected with the regular grid to calculate the % of area covered by each habitat of the total surface area covered by the saltmarsh within each cell.

2.7.3. Bird densities

On a GIS, the exact locations of the recorded birds were intersected with the regular grid. For each species and each cell, only the maximum bird abundances in the two count periods of the same year (April and May) were used. To test further if birds selected particular habitats and mowed or unmowed areas, these bird abundances were converted into bird densities by dividing the bird abundances in each cell by the total area of saltmarsh included in each cell.

2.8. Statistical analyses

To test the hypothesis of a homogeneous distribution of the habitats according to both saltmarsh age and mowing, a chi-square test was applied on a contingency table. This table gathers the area of each habitat in the different categories of saltmarsh patches (according to their ages and whether mowed or not).

In order to test the influence of mowing and habitat cover on bird densities in 2011, 2012 and 2013, for each year the % of mowed area the year preceding the bird survey (2010, 2011 and 2012, respectively, because areas were mowed each year after the bird sampling) and the surface area covered by each habitat were considered independent variables, and bird densities a dependent variable. The relationship between the two independent variables and bird densities was tested by multiple linear regressions. Hierarchical partitioning of R^2 was used to order the proportion of variance explained independently by each habitat and each mowing intensity degree (Chevan and Sutherland 1991). This method identifies variables whose independent correlation with the dependent variable is large, in contrast to variables that have little independent effect but a high correlation with the dependent variable, resulting from joint correlation with other independent variables. The significance of each factor was then identified by comparing the values of the independent contributions I with a population of Is from 1000 randomizations of the data matrix. Significance was accepted at the upper 95% confidence limit (Z-score of 1.65; Mac Nally 2002; Walsh *et al.* 2004).

3. Results

3.1. Spatial distribution of habitats according to mowing and age of the saltmarsh

The areas covered by each of the six habitats differ significantly according to the age and mowing (*E. pungens* habitat, chi² = 460436.4, P < 0.05; *A. portulacoides* habitat, chi² = 161717.3, P < 0.05; *P. maritima* habitat, chi² = 1184115, P < 0.05; *P. maritima* & *A. portulacoides* habitat, chi² = 251941.1, P < 0.05; *P. maritima* & *Salicornia* spp. habitat, chi² = 25663.11, P < 0.05; *S. maritima* habitat, chi² = 30673.87, P < 0.05).

Comparisons of the percentages of distribution (see figure 6.5) revealed that *E. pungens* habitat is mainly located in the oldest and unmowed areas of the saltmarsh (59.08% of *E. pungens* habitat is located in unmowed areas and saltmarshes older than 22 years (dating from 1984)). Also, *A. portulacoides* habitat is mainly located in the unmowed areas (91.95%) and primarily in saltmarshes older than 22 years. In contrast, *P. maritima* and *P. maritima* & *Salicornia* spp. habitats are mainly located in mowed areas (70.48% for *P. maritima* habitat and 97.79% for *P. maritima* & *Salicornia* spp.). The *S. maritima* habitat is almost exclusively (96.20%) found in young and unmowed areas. Finally, there are no obvious differences for the localization of *P. maritima* & *A. portulacoides* habitat according to the mowing and the age of the saltmarsh.

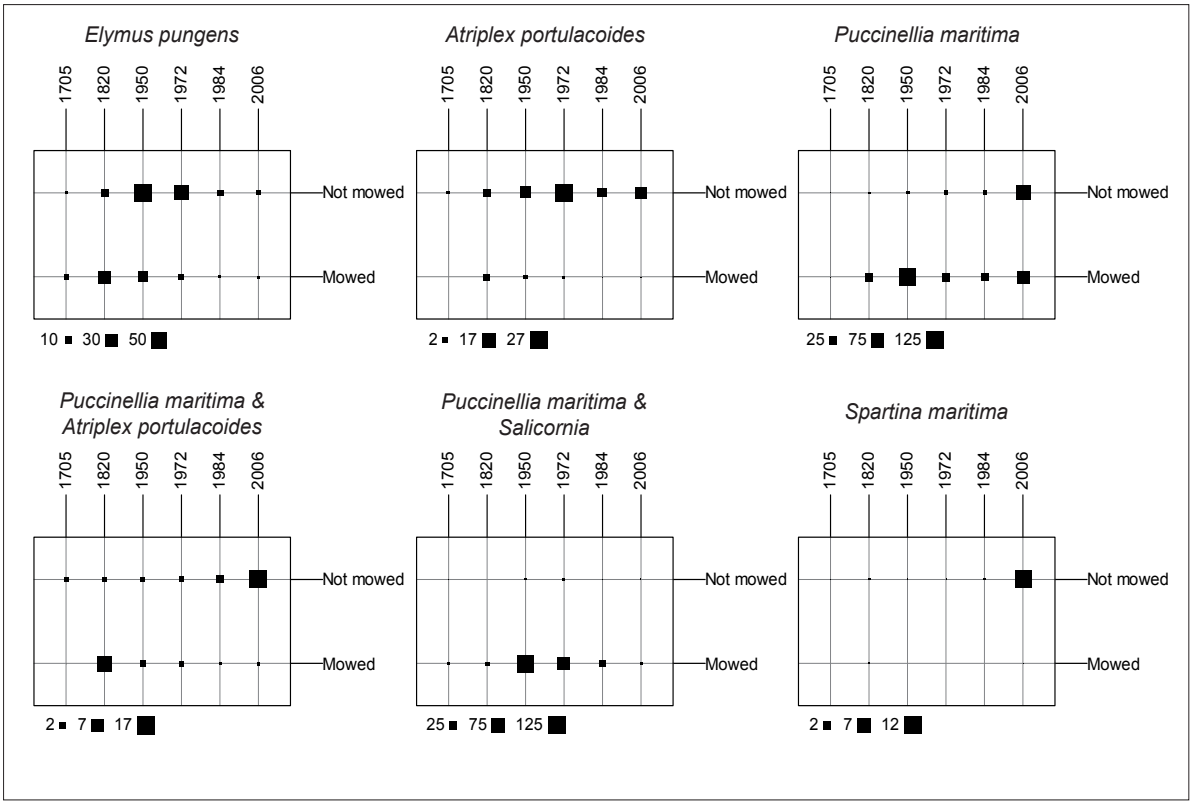


Figure 6.5. Total area (in hectares) of each habitat included in different types of saltmarsh patches: mowed or not; and from young saltmarsh patches (dating from 2006) to very old saltmarsh patches (dating from 1705).

3.2. Influence of saltmarsh mowing and saltmarsh habitats on bird distribution

Over the three years, on average of 298 Skylarks, 74 Yellow Wagtails, 246 Common Reed Buntings, 73 Zitting Cisticolas and 226 Bluethroats were recorded each year (tableau 6.2).

Tableau 6.2. Area and abundance mean (2011, 2012, 2013) by year of the 5 bird species for each habitat.

Habitat	Area	Species									
		Eurasian Skylark		*Yellow Wagtail*		*Common Reed Bunting*		*Zitting Cisticola*		*Bluethroat*	
		m	s.d.	m	s.d.	m	s.d.	m	s.d.	m	s.d.
Atriplex portulacoides	76.30	7	4	10	7	28	6	8	3	27	4
Elymus pungens	254.39	26	16	24	15	153	77	53	34	158	90
Puccinellia maritima	418.50	164	10	18	5	35	16	6	1	22	12
Puccinellia maritima & Atriplex portulacoides	43.55	10	4	4	3	10	3	1	1	5	1
Puccinellia maritima & Salicornia spp.	227.55	88	9	18	5	19	19	5	2	12	13
Spartina maritima	57.06	3	2	0	1	1	1	0	0	2	2

In 2011, the densities of Eurasian Skylark were significantly (Z-score > 1.65, P < 0.05) and best linked to the mowing intensity (positive relationship; 34.33% of the total variance explained by all the factors) and to the area covered by the *Puccinellia maritima* habitat (positive relationship; 27.75%), then to *Elymus pungens* (negative relationship; 13.29%) and to the *Atriplex portulacoides* habitat (negative relationship; 10.29%). In 2012, these relations remained the same, although the area covered by the *P. maritima* habitat was the first contributing factor (positive relationship; 24.13%), followed by the area covered by the *E. pungens* (negative relationship; 21.43%), and the *A. portulacoides* (negative relationship; 12.27%) habitats, as well as the mowing intensity (positive relationship; 19.56%). In 2013, the Skylark densities were mainly linked to the area covered by the *P. maritima* & *Salicornia* spp. habitat (positive relationship; 36.96%) and to the *P. maritima* habitat (positive relationship; 22.92%), then, in decreasing order of importance, to the area covered by the *E. pungens* habitat (19.80%), to the *S. maritima* habitat (10.67%) and to the *A. portulacoides* habitat (4.62%) with negative relationships (figure 6.6).

In 2011, the densities of Yellow Wagtail were significantly (Z-score > 1.65, P < 0.05) and best linked to the *E. pungens* habitat (positive relationship; 42.46% of the total variance explained by all the factors) and to the mowing intensity (negative relationship; 16.90%). In 2013, the first factor linked to Yellow Wagtail densities was the same (positive relationship; 53.18%). The second factor was the area covered by the *S. maritima* habitat (negative relationship; 18.44%). In 2012, there was no factor significantly linked to Yellow Wagtail densities.

In 2011, the Common Reed Bunting densities were significantly (Z-score > 1.65, P < 0.05) and best linked to the area covered by the *E. pungens* habitat (positive relationship; 47.66% of the total variance explained by all the factors). Then, in decreasing order of importance, densities were linked to the mowing intensity (negative relationship; 16.90%), to the area covered by the *P. maritima* & *Salicornia* spp. habitat (negative relationship; 9.18%), to the *P. maritima* habitat (negative

relationship; 8.44%) and to the *A. portulacoides* habitat (positive relationship; 7.85%). In 2012 and 2013, the first two factors that are linked to the densities of the species were the areas covered by the *E. pungens* and the *A. portulacoides* habitats with a positive relationship. In 2012, in decreasing order of importance, came the mowing intensity, as well as the areas covered by the *P. maritima*, and the *S. maritima* habitats with a negative relationship. In 2013, the densities of Common Reed Bunting were also significantly linked to these three factors in addition to the area covered by the *P. maritima* & *S. maritima* habitat.

In 2011, 2012 and 2013, the densities of Zitting Cisticola were significantly (Z-score > 1.65, P < 0.05) and mainly liked to the area covered by the *E. pungens* habitat (positive relationship; 49.66% of the total variance explained by all the factors in 2011; 46.96% in 2012 and 56.04% in 2013). The second factor linked to the density of Zitting Cisticola was the area covered by the *P. maritima* habitat (negative relationship; 21.69% in 2011; 17.67% in 2012; 17.81% in 2013). From 2011 to 2013, the density of the species was significantly linked to three other factors depending on the year. Those factors were the mowing intensity, the areas covered by the *S. maritima* habitat and the *P. maritima* & *Salicornia* spp. habitat and always with a negative relationship.

Almost all the factors are significantly linked to the densities of Bluethroat each year. In 2012 and 2013, the densities were mainly linked to the area covered by the *E. pungens* habitat (positive relationship; 27.27% in 2012 and 28.76% in 2013) and the *A. portulacoides* habitat (positive relationship; 25.46% in 2012 and 24.34% in 2013). The next two factors linked to the densities of Bluethroat were the area covered by the *P. maritima* habitat and the mowing intensity, with a negative relationship.

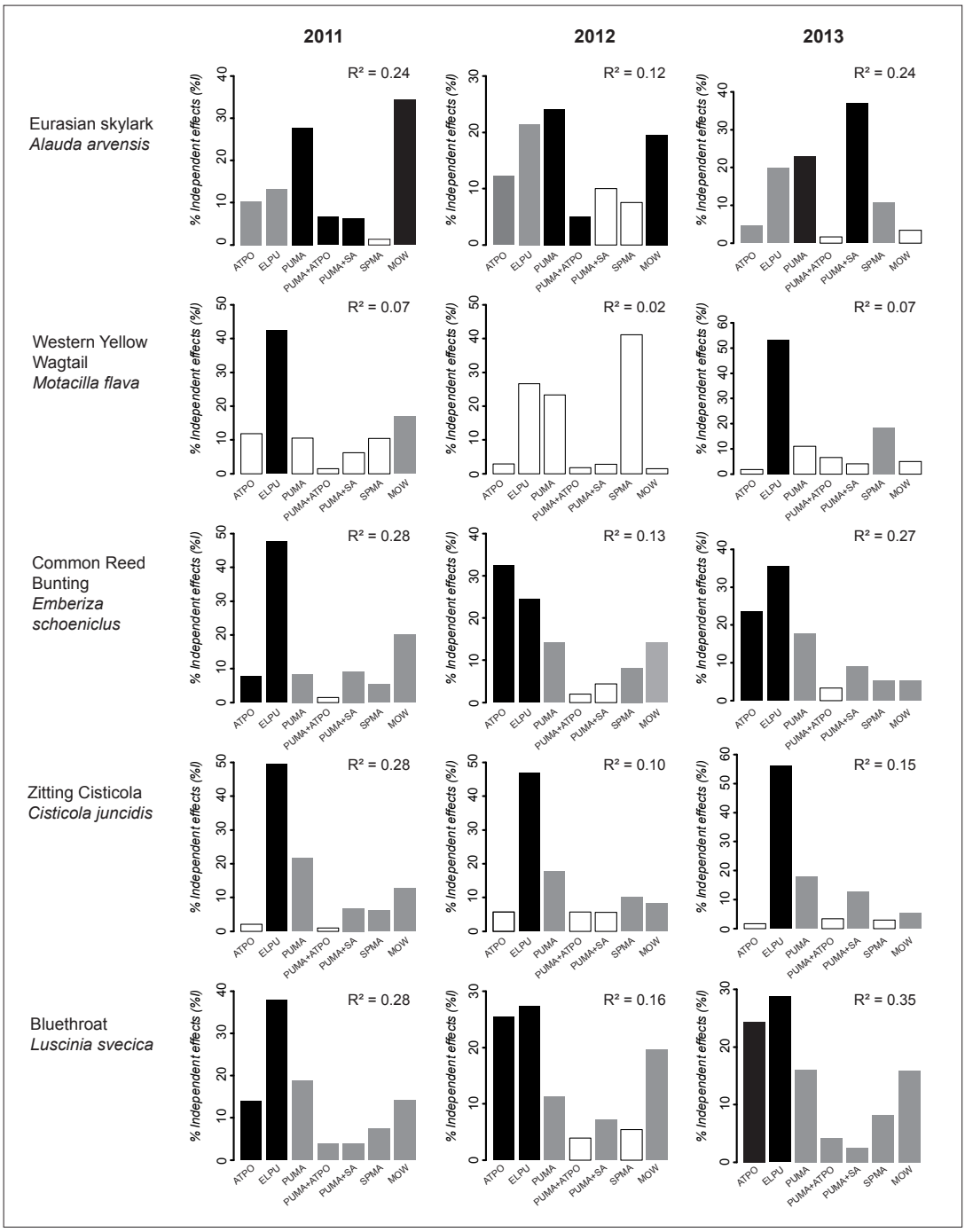


Figure 6.6. Relationships between plant communities, mowing and bird abundance in 2011, 2012 and 2013. The bar charts indicate the percentage of explained variance in bird density, for each of the 7 factors (ATPO: *Atriplex portulacoides*;**ELPU:** *Elymus pungens*; **PUMA:** *Puccinellia maritima*; **PUMA+ATPO:** *Puccinellia maritima* **&** *Atriplex portulacoides*;**PUMA+SA:** *Puccinellia maritima* **&** *Salicornia* **spp.;SPMA:** *Spartina maritima*; **MOW: mowing) independently, as determined by hierarchical partitioning. Black and gray bars illustrate significant independent correlates with positive relationships for black bars and negative relationships for gray bars. White bars represent non-significant correlates. Each R² corresponds to the coefficient of determination of a multiple linear regression using the bird densities as a dependent variable and habitat and mowing intensity as factors.**

4. Discussion

4.1. Old and unmowed saltmarshes versus younger and intensively mowed saltmarshes

Our study demonstrates that habitats are not homogeneously distributed according to mowing and the age of saltmarsh. These habitats, together with mowing, significantly influence in turn the distribution of breeding birds. According to their age and the mowing activity, two "extreme" categories of saltmarsh can be distinguished, each hosting particular habitats and birds.

The first category corresponds to the old and unmowed saltmarsh patches. These are located in the upper marsh, bordering the most ancient levees, and are incised by the four main channels flowing into the bay. Their age can thus be explained by the history of local land reclamations (figure 6.2). They are mainly unmowed because they constitute small patches, situated between dikes and channels, which are unprofitable to exploit and difficult to access for mechanical mowing due to the numerous channels and creeks.

These saltmarsh patches are mainly composed of *E. pungens* and *A. portulacoides* habitats (figure 6.4). *E. pungens* grows particularly well here because it is a typical plant of the upper marsh, more precisely located around the high spring tide level (Géhu 1979). This plant, sometimes considered "halonitrophilous" (Géhu 1979), probably also finds favorable conditions here, as the oldest saltmarshes are known to have high nitrogen availability (Vivier 1997). The presence of *A. portulacoides* in these saltmarsh patches is mainly due to its colonization of the channel sides (figure 6.7-b), a well-known characteristic of the species (Géhu 1979). These narrow areas bordering the channels are also unmowed, being less accessible. Because *A. portulacoides* is a species very sensitive to human trampling and grazing (Géhu 1979), it is a fortiori sensitive to mechanical mowing with tractors, and it is thus logical that this species grows particularly in these narrow and non-exploited areas.

Moreover, these saltmarsh patches host the highest densities of four of the five commonest birds (figure 6.6): Yellow Wagtail, Reed Bunting, Cisticola and Bluethroat. These high densities are mainly linked positively to the presence of *E. pungens* and *A. portulacoides* habitats, and negatively to the mowing intensity. This combination suggests that birds select these parts of the saltmarsh because they provide a particular vegetation structure (rather than a particular vegetation association per se), either high (*E. pungens*) or quite low (*A. portulacoides*) but remaining dense and unmowed. However, *E. pungens* is the only habitat positively selected by Cisticola and Yellow Wagtail, whereas Reed Bunting and Bluethroat select both *E. pungens* and *A. portulacoides* habitats.

Dense and high vegetation is known to be particularly appreciated by Cisticola, whose nest - a cup made with cobwebs and plants - is built in the vegetation canopy (Ali and Ripley 1997). When different vegetation structures are available, this species selects tall vegetation (Moreira 1999). For this reason, the *E. pungens* habitat, constituted by the densest and highest vegetation

structure (figure 6.7-a), is the most selected habitat in our study site (figure 6.6). We can hypothesize that *A. portulacoides* is not selected because it offers a much lower vegetation cover, and because the canopy of this vegetation does not provide leaves that can be easily tied together to build a nest. Other habitats have much less dense vegetation and are therefore not attractive to Cisticola.

Yellow Wagtail nests on the ground and also appreciates dense vegetation. It can breed in meadows or crops (Kragten 2011), but almost always chooses a dense vegetation cover (Gilroy *et al.* 2010) where it can find peripheral habitats constituted of bare areas, often close to water, to walk on the ground to find prey (Gilroy *et al.* 2009). The *E. pungens* habitat, providing the densest vegetation in the saltmarsh, is thus logically the only habitat selected by this species.

Reed Bunting nests on the ground or close to the ground, breeding mainly in reed beds but also in hay meadows and crops (such as rape fields) (Gruar *et al.* 2006). It looks for a high and dense vegetation (Brickle and Peach 2004), and particularly selects wet areas and those close to water (Surmarcki 2004). Like Cisticola and Yellow Wagtail, the *E. pungens* habitat is therefore selected by this species in our study site. However, the *A. portulacoides* habitat is also chosen. The topography where this habitat develops in our study site is very close to the more traditional habitat of the species, such as reed beds and dense vegetation bordering ditches (figure 6.7-b). This combination of an aquatic area bordered by dense, but low, vegetation could be the attractive feature for this species. In French coastal areas, Bluethroat of the endemic subspecies namnetum is known to select habitats offering a combination of factors. First, a dense vegetation, like that of *E. pungens*, and barren areas bordering ponds and tidal creeks (Geslin *et al.* 2002). Secondly a typical combination provided by *A. portulacoides* bushes, creating small gallery forests bordering bare muddy areas and tidal creeks (figure 6.7-b), which may also explain why this species selects these two habitats.

This general attractiveness of both *E. pungens* and *A. portulacoides* to breeding birds was also revealed in the Bay of Mont Saint-Michel. Geslin *et al.* (2006) found that saltmarshes dominated by *Elymus athericus* (considered a synonym of *E. pungens*) or *A. portulacoides* habitats were significantly selected by Cisticola, Yellow Wagtail and Reed Bunting, and also by Meadow Pipit Anthus pratensis, and Quail Coturnix coturnix. Like saltmarsh mowing in the Bay of Aiguillon, the general impact of over-grazing in the Bay of Mont Saint-Michel is negative for breeding birds (Geslin *et al.* 2006). In both these sites, in addition to the vegetation structure these habitats offer, their high bathymetric position enables birds to nest in areas not exposed to high tides, except during the highest spring tides.

The second category corresponds to the mowed saltmarshes that are younger (but not the youngest, which are located in the lower marsh and are dominated by *S. maritima*). These saltmarsh patches are logically found in the middle marsh. They are dominated by the different habitats colonized by *P. maritima*: *P. maritima* habitat, *P. maritima* & *A. portulacoides* habitat, *P. maritima* & *S. maritima* habitat. *P. maritima* is indeed common from the lower to the middle marsh, developing and even replacing *A. portulacoides* under certain anthropic pressures such as grazing (Géhu 1975; Lefeuvre *et al.* 2009). In the Bay of Aiguillon, this species is particularly selected to be mowed by

farmers, which create small ditches to facilitate water runoff and promote *P. maritima*. It is therefore logical that there is a strong overlap between mowed areas and the three habitats where *P. maritima* is present.

Among the five bird species studied, Skylark is the only one that selects this type of saltmarsh and clearly avoids the *E. pungens* and *A. portulacoides* habitats. Again, the vegetation structure provided by mowed saltmarsh, dominated by *P. maritima*, is probably the key attractive factor. Skylark typically selects low vegetation cover where it can search for its prey in sparse vegetation (Henderson *et al.* 2001; Vickery *et al.* 2001). Although there is no consensus in the literature about the optimal vegetation height for Skylark, the presence of bare areas seems to be important (Rahman *et al.* 2012). These characteristics are found in the mowed areas dominated by *P. maritima* (figure 6.7-c).

(a) Elymus pungens habitat

(b) Atriplex portulacoides habitat

(c) Puccinellia maritima habitat

Figure 6.7. Photographs of the three main saltmarsh habitats within the study site. (a) The *Elymus pungens* habitat is mainly located in the old and unmowed saltmarshes. It provides a dense and high vegetation structure selected by Cisticola, Yellow Wagtail, Reed Bunting and Bluethroat. (b) The *Atriplex portulacoides* habitat is typically present along the channel sides. It provides a quite low vegetation structure, not subjected to mowing. It is selected by Reed Bunting and Bluethroat. (c) The *Puccinellia maritima* habitat is found in the middle saltmarsh and is both mowed and drained (by the digging of ditches). This habitat is selected by Skylark and provides a low vegetation structure with the presence of bare areas.

Unlike in the Bay of Aiguillon, in the Bay of Mont Saint-Michel, Geslin *et al.* (2006) found that Skylark selects the *A. portulacoides* habitat and avoids the *P. maritima* habitat. This contrasting result could be explained by the height difference of *P. maritima* between the two sites. In fact, in the Bay of Mont Saint-Michel, the *P. maritima* plant community is grazed by sheep and forms a very low stratum of less than 5 cm (Geslin *et al.* 2006). In the Bay of Aiguillon, *P. maritima* is mowed and forms a higher stratum, around 10-20 cm (Réserve Naturelle de la Baie de l'Aiguillon 2013). This vegetation height is similar to the *Atriplex portulacoides* habitat (5-30 cm) in the Bay of Mont Saint-Michel, where Skylark is over-represented. These results confirm the importance of vegetation height for Skylarks, already shown in other sites (Wilson *et al.* 1997; Geslin *et al.* 2006; Donald *et al.* 2010).

In addition to these two main types of saltmarsh, other saltmarsh patches are either unattractive to many bird species, because they are located too low in the marsh (and are thus flooded at every tide), or characterized by a mix of habitats and are neither significantly selected nor avoided by birds.

4.2. Implications in terms of conservation and habitat management

Until now, the progression of *E. pungens* (or *E. athericus*) in French saltmarshes has been judged problematic, with the species even being considered "native invasive" (Valéry *et al.* 2004; Lafaille *et al.* 2005; Pétillon *et al.* 2005a 2005b; Georges *et al.* 2011). However, the results of our study reveal the conservation stakes of old and unmowed saltmarshes, which are dominated by *E. pungens* and *A. portulacoides*, as they are attractive to most of the birds studied. Among the four species selecting *E. pungens*, it should be noted that some are conservation priorities. Bluethroat *L. Bluethroat Luscinia* is a subspecies endemic to the French Atlantic coast while Reed Bunting and Yellow Wagtail declined in Europe from 1980 to 2012 (BirdLife International 2013).

However, mowed *P. maritima* habitats are selected by Skylark, which is also a declining species in Europe (BirdLife International 2013). Moreover, we did not study wintering birds in this work, but one of the reasons why mowing is maintained in the Bay of Aiguillon lies in the attractiveness of mowed areas dominated by *P. maritima* to wintering geese (mainly the Greylag Goose *Anser anser*). The Bay of Aiguillon is one of the national wintering hotspots for this species, hosting more than 3000 individuals in recent winters (Deceuninck and Quaintenne 2014).

In terms of conservation and management, it is therefore a difficult choice to favor one habitat rather than another, between *E. pungens* & *A. portulacoides* and *P. maritima*, as both host specific bird assemblages. However, in the context of growing anthropic pressures on coastal habitats, conserving the old and non-human-dominated habitats, which are becoming increasingly rare, seems an interesting perspective. The *E. pungens* & *A. portulacoides* habitat should therefore be a good candidate to conserve these kinds of habitat and to raise the question (or the necessity) of letting nature take its course, at least in some parts of a saltmarsh.

4.3. Limitations and perspectives

Although we have demonstrated the importance of saltmarsh age on its habitats, as well as the influence of saltmarsh habitats on breeding birds, we did not test the influence of bathymetry (or altimetry) and tide exposure on such relationships, although it is one of the most important factors in any intertidal ecosystem. For example, saltmarsh habitats are clearly distributed along a bathymetric range or, more precisely, according to different durations of exposure, as are the birds that cannot breed in the lowest part of the saltmarsh because it is flooded at each tide. However, obtaining an accurate map of the time of exposure for a whole saltmarsh remains difficult. The best available data on this area are Lidar (Light Detection and Ranging) data, but they require a correction due to the vegetation cover that stops the laser beams before they reach the ground (Bilodeau 2010). Moreover, the times of tide exposure are not directly linked to the bathymetry, as the saltmarsh slope from inland to the sea is not always regular and water can be retained in the upper marshes. Taking into account the time of exposure as a factor was thus beyond the scope of this work. However, we acknowledge that the "age" factor may include both true saltmarsh age and a "bathymetric" factor, as the oldest saltmarshes are roughly located in the upper marsh and are the least exposed by the tide and vice versa.

This study is the first to test the influence of saltmarsh mowing and saltmarsh habitats on breeding passerines. However, it would be interesting to investigate additional elements, such as the influence of the size and spatial configuration of saltmarsh habitat patches on birds, the temporal dynamics of breeding birds, the distribution of the wintering passerines, and the "real" use of saltmarsh habitats by breeding birds. Concerning this last point, the bird data used in this study are mainly based on the distribution of singing males during the breeding period, but a radio-tracking survey on a sample of individuals would generate valuable data on the real use of the different saltmarsh habitat patches.

Conclusion de la seconde partie

La deuxième partie de ce mémoire a tenté de démontrer la complémentarité des approches de suivi et de cartographie de l'anthropisation et de la naturalité. La polymorphie de l'anthropisation qui a été illustrée dans la première partie démontre la nécessaire pluralité des approches à mobiliser pour tenter de mesurer et représenter l'anthropisation dans la variété de ses formes.

Le chapitre 4 a montré la pertinence de la méthodologie multicritère basée sur les pressions anthropiques cumulées pour représenter un gradient d'anthropisation. L'intérêt premier de cette méthode relève de sa large échelle d'application, développée pour s'appliquer à toute la France métropolitaine. La méthode a montré son efficacité pour identifier et localiser les espaces les plus faiblement anthropisés ainsi que pour évaluer le degré d'anthropisation des actuelles aires protégées. Appliquée à large échelle, cette méthode qui permet de dessiner les grands patrons d'anthropisation a pour ambition de constituer un outil d'aide à la décision, notamment pour les stratégies de création des aires protégées.

L'approche par la naturalité développée dans le chapitre 5 a mis en avant l'intérêt d'appréhender les qualités de nature non pas seulement comme ce qui reste de non anthropisé mais plutôt par des gradients multi-facettes et dynamiques dans le temps lorsque l'on s'intéresse à l'échelle territoriale. En appliquant les trois facettes d'intégrité, de spontanéité et de continuités, qui forment la naturalité d'un territoire, cette méthode a montré dans l'exemple du Marais Poitevin, l'existence et la persistance de qualité de nature. L'application d'un tel outil peut constituer un point de départ aux stratégies territoriales de conservation dont les résultats peuvent orienter les mesures et les actions à encourager pour favoriser la naturalité.

Enfin, nous avons montré dans le dernier chapitre les effets positifs de plusieurs facettes de naturalité sur la biodiversité à l'échelle d'un habitat particulier. Les espaces à haut degré de naturalité, caractérisés dans l'exemple par une grande ancienneté et des habitats non fauchés sont ceux qui favorisent deux types d'habitats particuliers, qui favorisent à leur tour quatre des cinq espèces de passereaux nicheurs étudiés. Ce dernier chapitre a aussi montré l'intérêt et la nécessité de décliner les approches de quantification et de cartographie de l'anthropisation et de la naturalité aux échelles les plus fines.

Conclusion générale

La reconnaissance d'une anthropisation planétaire, dont la notion d'anthropocène reflète l'avènement, est certes incontestable, mais nécessite une étude approfondie. Il convient en effet de distinguer les processus à l'œuvre et leurs effets sur la biodiversité pour ensuite concevoir des méthodes de quantification et de représentation de l'évolution de l'anthropisation, par la décomposition d'approches spatiales et temporelles diverses.

Ce travail de thèse est une contribution à cet objectif. Nous présenterons tout d'abord une synthèse des principaux résultats des six chapitres du manuscrit, qui nous permettront ensuite de répondre à la problématique initiale. Nous tirerons dans un troisième point quelques exemples d'applications en matière de conservation de la nature. Nous achèverons enfin ce manuscrit par l'exposé d'une sélection de perspectives de recherche qui ont émergé au fil de ce travail.

I. Synthèse des résultats

1.1. L'anthropisation est un phénomène global, ancien et structurant pour la biodiversité

La première partie de ce travail a porté sur la caractérisation des formes d'anthropisation en interrogeant ses répartitions spatiales, ses temporalités et ses effets sur la biodiversité. L'étude de ces trois aspects montre que l'anthropisation peut être qualifiée de **globale**, **ancienne** et **structurante pour la biodiversité**.

1.1.1. Une anthropisation globale… mais graduelle

L'étude de la répartition spatiale et de la dynamique temporelle des lumières artificielles de nuit (« ALAN », pour « Artificial Light At Night ») (chapitre 1, ALAN) a d'abord permis de mettre en lumière la dimension globale des pressions humaines. Nous avons vu que ces pressions s'exercent plus fortement encore au sein ou à proximité immédiate des espaces à forts enjeux de conservation pour la biodiversité. Sans surprise, les points chauds de biodiversité qui correspondent aux milieux écologiquement riches et menacés, sont les espaces où l'anthropisation est à la fois la plus forte et augmente le plus. Ces résultats confirment une congruence spatiale d'activités humaines et d'enjeux biologiques. Ce travail a également permis d'observer l'effet de rempart joué par les aires protégées face à l'anthropisation. Car si nous avons mesuré une augmentation de l'anthropisation planétaire au cours des vingt dernières années, il semble que les aires protégées en aient été

épargnées ou, disons, moins affectées. Toutefois, comme par un effet de report, les espaces situés à proximité immédiate des aires protégées ont connu une hausse importante des ALAN même si ces espaces concentraient déjà les niveaux d'ALAN les plus élevés.

Cette étude confirme la globalité de l'anthropisation. Toutefois, cette anthropisation se répartit de manière graduelle selon des formes et des intensités différentes, ce que l'étude du gradient spatial des ALAN en lien avec les espaces à enjeux de conservation pour la biodiversité illustre parfaitement. L'anthropisation planétaire doit donc être appréhendée dans la diversité de ses formes spatiales.

1.1.2. Une anthropisation ancienne… qui s'accélère

En zoomant jusqu'au territoire du Marais Poitevin, nous avons cherché à explorer l'anthropisation dans sa profondeur historique, pointant ainsi une certaine ancienneté des processus d'anthropisation (chapitre 3, anthropisation historique). Dans ce territoire précis, où les changements d'occupation du sol sont bien documentés depuis trois siècles, nous avons confronté différents paramètres d'anthropisation que sont l'évolution du bâti, des routes et de la démographie avec ces changements d'occupation du sol, qui sont marqués par des phases d'alternance entre milieux de prairies et milieux de cultures. Alors que le déclin récent (depuis le milieu du XXe siècle) des prairies dans le Marais Poitevin apparait comme une des problématiques dominantes pour les acteurs du territoire en matière de conservation de la nature, nous avons montré que d'autres paramètres d'anthropisation - et plus précisément les routes et le bâti - devraient être tout autant considérés dans les stratégies territoriales de conservation. En effet, c'est probablement au début du XIXe siècle que les changements les plus importants d'occupation du sol se sont produits. Les milieux de marais étant peu à peu remplacés par des milieux de prairies ou de cultures au point d'avoir quasiment disparu dans les années 1950. En revanche, cette même période marque un nouveau tournant : celui de l'évolution fulgurante du réseau routier et du bâti. Cette période communément reconnue comme celle d'une perte de naturalité à cause du déclin des prairies au profit des cultures l'est également, et peut-être plus fortement encore, en raison d'une progression intense des routes et du bâti.

Ce travail a mis en lumière l'ancienneté de l'anthropisation dans un territoire particulier. En plus de la datation de plusieurs paramètres d'anthropisation, la profondeur historique de cette étude a permis de mettre à jour des processus temporels d'anthropisation. Dans l'exemple du Marais Poitevin, ce qui est le plus frappant est la constance de l'augmentation des routes et du bâti depuis le début du XIXe siècle mais aussi sa nette accélération depuis les années 1950. On peut donc reconnaitre l'ancienneté des processus d'anthropisation mais c'est aussi son explosion récente - et plus que jamais actuelle - qui caractérise sa tendance temporelle.

1.1.3. Une anthropisation (spatialement) structurante pour la biodiversité

Enfin, ce sont les effets de l'anthropisation sur la biodiversité qui ont été testés par l'étude de la répartition spatiale du bâti et des dynamiques spatio-temporelles des espèces et des communautés d'oiseaux à l'échelle nationale (chapitre 2, synanthropie). Les deux indicateurs de « synanthropie » (ou « anthropophilie », voir Godet (2017) pour une définition complète) que nous avons développés ont permis de souligner l'effet structurant de l'urbanisation sur la biodiversité. Le premier résultat confirme un fait déjà rapporté ailleurs, celui du caractère « urbain » de nombreuses espèces d'oiseaux. Nous avons mesuré que près de la moitié des espèces d'oiseaux communs en France ont des abondances plus fortes dans les espaces à forte densité de bâti. En revanche, cette proportion tombe à 18% lorsque l'on comptabilise les espèces qui sont à la fois plus abondantes dans ces espaces urbains et dont l'abondance y augmente. La non-détection d'une tendance de « synanthropisation » des communautés d'oiseaux (évolution temporelle de la moyenne de synanthropie des communautés) laisse à penser que l'anthropisation a déjà opéré un rôle de filtre écologique pour de nombreuses espèces. Puisque l'anthropisation à l'échelle de la France est, à l'image du Marais Poitevin (e.g. chapitre 3, anthropisation historique) intense et ancienne, nous pouvons supposer que la composition des communautés d'oiseaux est aujourd'hui le fruit d'un processus de « synanthropisation » passé qui échappe à notre étude, dont le recul historique n'est que de deux décennies. En revanche, on observe clairement une ségrégation spatiale des communautés d'oiseaux. On retrouve assez logiquement les communautés d'oiseaux les plus anthropophiles dans les secteurs à forte densité de bâti et la cartographie de leur valeur moyenne de « synanthropie » dessine assez nettement les grands contours des espaces urbains français.

Cette étude a montré l'effet structurant de la densité de bâti sur les communautés d'oiseaux à l'échelle de la France. Le degré d'anthropisation permet de distinguer des catégories d'espèces selon leur abondance et leur dynamique temporelle en présence de bâti. Les communautés d'oiseaux ne se répartissent pas de manière aléatoire et l'anthropisation a un effet très structurant sur la distribution spatiale des oiseaux, ce qui laisse apparaitre une nette « réponse » spatiale de la biodiversité à l'anthropisation.

Cette première partie souligne le caractère global, ancien et structurant de l'anthropisation. Toutefois, des nuances doivent être apportées à ces trois qualificatifs puisque nous avons vu que l'anthropisation est : (i) globale mais se traduit par une intensité graduelle selon la distance aux espaces à enjeux de conservation pour la biodiversité ; (ii) ancienne mais avec des phases d'évolution plus ou moins rapides selon les indicateurs d'anthropisation pris en compte et (iii) structurante pour la biodiversité avec une nette « réponse » spatiale à l'anthropisation. Cette première partie a montré la polymorphie spatiale et temporelle de l'anthropisation qu'il convient d'appréhender comme des processus dynamiques.

1.2. Avant qu'il ne soit trop tard… Identifier les espaces épargnés par l'anthropisation et qualifier la naturalité des territoires

Puisque l'anthropisation touche tous les espaces sur Terre avec une grande variation d'intensité dans ses formes spatiales et temporelles (chapitre 1, ALAN), que ses processus d'évolution se sont récemment accélérés (chapitre 3, anthropisation historique) et qu'elle structure spatialement, et probablement sur des pas de temps très rapides la biodiversité (chapitre 2, synanthropie), son suivi apparait aujourd'hui plus que jamais nécessaire.

Ce suivi peut prendre différentes formes et deux approches complémentaires ont été proposées. Une première permettant d'identifier les espaces les plus épargnés par l'anthropisation (ou les moins anthropisés) à l'échelle nationale (chapitre 4, PAC) et une deuxième approche qui propose de cartographier des facettes de naturalité à une échelle territoriale (chapitre 5, naturalité). Plusieurs de ces facettes ont été enfin déclinées à l'échelle d'un habitat particulier pour en tester les effets sur la biodiversité (chapitre 6, habitat).

1.2.1. Une méthode de cartographie multicritère pour localiser les derniers (?) espaces non-anthropisés

Par l'étude de la littérature internationale et en s'inspirant des expériences menées à travers l'Europe, une méthodologie de quantification et de cartographie des Pressions Anthropiques Cumulées (PAC), adaptée au contexte français a été proposée (chapitre 4, PAC). Cette méthodologie dont les étapes ont été validées par un groupe d'experts UICN *ad hoc*, repose sur la modélisation spatiale d'un ensemble d'indicateurs de pressions anthropiques, qui sont ensuite agrégés dans une cartographie multicritère. En appliquant la méthodologie à un territoire expérimental situé en Loire-Atlantique, nous avons observé tout d'abord que les espaces identifiés par la méthodologie comme étant à faible degré de pressions anthropiques se superposent en partie avec les aires protégées. Les zonages de protection étant principalement délimités sur la base d'inventaires biologiques, ce premier résultat suggère un lien spatial entre biodiversité et faibles pressions anthropiques. La méthodologie a permis ensuite de distinguer des degrés de PAC plus ou moins élevés selon les types de zonage de protection du patrimoine naturel. Enfin, les résultats cartographiques ont pointé également des espaces à faibles PAC mais non couverts par des zonages de protection réglementaire. A l'échelle de la Loire-Atlantique, un secteur autour de la commune de Notre-Dame-des-Landes s'est nettement distingué comme étant à faibles PAC mais non protégé. Ce secteur bien connu pour son intérêt écologique illustre bien l'intérêt que peut présenter la méthode pour localiser des espaces à protéger.

L'application prochaine de la méthodologie à toute la France métropolitaine permettra d'analyser les différents types de zonage de protection sous l'angle des PAC et d'identifier des secteurs qui pourraient être proposés pour rejoindre le réseau actuel d'aires protégées. Si à l'échelle de la Loire-Atlantique, qui présente les caractéristiques d'un département très anthropisé, des secteurs peuvent être identifiés comme à faible degré de PAC, de nombreux espaces pourront sans nul doute être définis en appliquant la méthodologie à la France entière.

1.2.2. Intégrité, spontanéité, continuités : une typologie tri-facettes pour mesurer la naturalité des territoires

Dans le contexte géographique français, une grande partie des espaces peut être considérée comme anthropisée du fait de la présence humaine très ancienne. Si nous avons vu qu'il est possible méthodologiquement d'identifier des secteurs qui ont été plus ou moins épargnés par l'anthropisation globale (i.e. chapitre 4, PAC), l'analyse de l'espace sous l'angle de l'anthropisation ne permet cependant pas de différencier entre eux et de manière satisfaisante les espaces anthropisés. Dans le chapitre 5 (naturalité), nous avons mobilisé la notion de naturalité et proposé de l'utiliser pour distinguer différents espaces d'un même territoire. A partir de la littérature francophone et internationale relative aux définitions, concepts et méthodes de quantification et de cartographie de la naturalité, nous en avons distingué trois facettes : l'intégrité biophysique, la spontanéité et les continuités spatio-temporelles, qui, sur l'exemple du Marais Poitevin, ont permis de produire des cartographies de naturalité, en utilisant des indicateurs propres à chacune d'entre elles. La quantification des trois facettes de naturalité, qui correspondent en d'autres termes à l'éloignement théorique de l'espace à sa végétation naturelle potentielle (intégrité biophysique), au degré d'autonomie des dynamiques naturelles (spontanéité) et à l'ancienneté et la connectivité spatiale des habitats (continuités), a permis de faire apparaitre toute une typologie d'espaces au sein d'un territoire pourtant souvent considéré comme complètement artificiel. L'ensemble des neuf catégories de paysages de naturalité a été recensé dans le Marais Poitevin et c'est avant tout le manque de spontanéité des processus qui, dans notre exemple, a limité la naturalité.

La notion de naturalité caractérisée par les trois facettes que nous avons distinguées offre un outil opérationnel pour les gestionnaires et peut servir de grille de lecture du territoire et de point de départ aux stratégies conservatoires. Cette approche souligne aussi la diversité des (non)interventions qui s'offrent au gestionnaire pour favoriser la naturalité d'un territoire. Si pour certains secteurs, des interventions de restaurations écologiques pourront être préconisées, l'analyse par la naturalité montre que sur d'autres secteurs, ce sont des mesures de libre évolution qu'il faudra privilégier pour une plus grande naturalité du territoire.

1.2.3. Naturalité - biodiversité : combinaison gagnante ?

Dans un dernier chapitre (chapitre 6), nous nous sommes intéressés aux effets des facettes de naturalité sur la biodiversité à l'échelle d'un habitat particulier. En resserrant encore l'emprise d'analyse et en précisant la résolution et les indicateurs, nous avons affiné la quantification de la naturalité sur un milieu de schorres (ou prés salés) localisé en baie de l'Aiguillon, identifié précédemment (i.e. chapitre 5) comme le secteur ayant le plus haut degré de naturalité du Marais Poitevin. L'analyse spatiale des effets de l'ancienneté des habitats de schorre et leurs usages agricoles pour la fauche sur les groupements végétaux et les passereaux nicheurs a mis en évidence l'influence positive des habitats anciens et non fauchés sur deux groupements végétaux particuliers (habitats à *Elymus pungens* et à *Atriplex portulacoides*) qui influencent à leur tour quatre des cinq espèces de passereaux étudiés.

De manière symétrique à l'analyse des effets négatifs de l'anthropisation, nous mettons donc en lumière les effets positifs que la naturalité peut avoir sur la biodiversité. Ce dernier travail souligne donc l'intérêt d'affiner encore les échelles d'analyse et montre leurs complémentarités (territoriale et milieu naturel) pour l'étude de la naturalité.

Les deux premiers travaux illustrent la complémentarité des approches méthodologiques fondées d'un côté sur la quantification des pressions anthropiques et de l'autre sur la qualification de la naturalité. La première approche offre un outil pertinent pour l'identification des secteurs les moins anthropisés à large échelle alors que la seconde se prête de manière privilégiée à la caractérisation des qualités de nature des territoires. Le dernier chapitre illustre l'intérêt de décliner les approches de naturalité jusqu'aux échelles les plus fines pour en mesurer les effets sur la biodiversité.

2. Réponse à la problématique

En début de travail, nous avons formulé l'hypothèse selon laquelle la mobilisation des combinaisons d'échelles spatiales, de résolutions, d'indicateurs de pressions anthropiques, de profondeurs historiques pouvait permettre de : (i) mieux caractériser les formes d'anthropisation à l'œuvre et leurs effets sur la biodiversité et (ii) distinguer des combinaisons d'approches pertinentes pour améliorer le suivi de l'anthropisation.

Au fil des différents travaux présentés, nous avons exploré différentes combinaisons d'échelles spatiales et temporelles, d'indicateurs, de résolutions de données, de méthodes de quantification, telles que nous les avons énumérées en introduction et illustrées par la figure 0.1. Ces combinaisons nous ont servi à tester leur capacité à faire émerger différentes formes particulières d'anthropisation et d'effets sur la biodiversité.

Le chapitre 1 (ALAN) montre l'intérêt de dé-globaliser des tendances d'anthropisation par des indicateurs spatialement explicites pour faire apparaitre des formes particulières d'anthropisation au regard des espaces à enjeux de conservation pour la biodiversité.

Les chapitres 3 (Anthropisation historique) et 4 (PAC) illustrent l'intérêt des approches multi-indicateurs soit pour confronter des évolutions d'anthropisation singulières en fonction des indicateurs étudiés ou soit pour les cumuler à un instant *t* afin de mesurer un gradient d'intensité de l'anthropisation.

A l'opposé des approches multi-indicateurs, les indicateurs uniques peuvent dessiner des patrons plus aisément interprétables (i.e. chapitre 1, ALAN) et d'en tester les effets sur la biodiversité à des échelles macro-écologiques (i.e. chapitre 2, synanthropie).

Les chapitres 1 (ALAN) et 3 (anthropisation historique), par la reconstitution de dynamiques temporelles, présentent l'intérêt de faire émerger des trajectoires d'anthropisation, qui prennent des intensités et formes spatiales bien particulières.

Comme illustré par exemple dans les chapitres 4 (PAC) et 5 (naturalité), la diversité des modes de quantification (e.g. catégories tri-facettes, gradient quantitatif) et de représentation (e.g. cartographique, schématique) offre une palette d'outils complémentaires à l'évaluation de l'anthropisation et de la naturalité.

Enfin, l'emboitement scalaire illustré par la variété des résolutions spatiales mobilisée (e.g. chapitre 1 ALAN ; 5 naturalité et 6 habitat) montre l'intérêt de jouer avec les échelles pour décomposer tendances globales, conséquences territoriales et effets sur la biodiversité.

C'est donc bien la diversité des approches mobilisées qui a permis d'alimenter les questionnements initiaux. L'utilisation de combinaisons d'approches telles que précisées ci-avant a fait apparaitre différentes formes bien particulières d'anthropisation soulignant le caractère polymorphe des processus globaux et territoriaux d'anthropisation, qui se traduit par des effets variés sur la biodiversité, que nous avons tentés de préciser pour plusieurs modèles biologiques. C'est ensuite grâce à ces différentes combinaisons d'approches spatiales et temporelles que nous avons proposé des concepts, des outils et des méthodes permettant d'améliorer le suivi de l'anthropisation et de la naturalité à plusieurs échelles.

Les combinaisons d'approches présentées dans ce travail ne sont qu'un aperçu des possibilités infinies qui sont autant de perspectives de recherche stimulantes et qui permettront, comme l'a tenté humblement ce travail, d'améliorer la description des processus d'**anthropisation** et de **naturalité** ainsi que la compréhension de leurs effets sur la biodiversité. En ce sens, ce travail de thèse présente une **contribution** à ces approches.

Enfin, la pluralité des approches disciplinaires utilisées dans ce travail, empruntées notamment à la macro-écologie, la biogéographie, l'écologie du paysage, la géographie historique, la géomatique, etc., ainsi que la mobilisation du raisonnement et des outils **multiscalaires** souvent considérés comme une caractéristique de la géographie, dans une perspective de recherche appliquée en conservation de la nature, justifient à notre sens l'inscription disciplinaire de ce travail dans un courant que nous souhaitons inclusif et que l'on qualifiera ici de **géographie de la conservation**.

3. Applications dans le domaine de la conservation de la nature

La biologie de la conservation telle que définie par Michael Soulé (1985) est une science de crise, qui aborde la biologie des espèces, des communautés et des écosystèmes qui sont directement et indirectement perturbés par les activités humaines. En tant que discipline de la rareté et de la diversité, devant faire face à l'immédiateté des processus d'extinction d'espèces, une littérature s'est rapidement constituée autour de la question « que sauver ? » en priorité et « que laisser » (« what to let go » Marris 2007). Les premiers programmes internationaux de conservation ont porté de manière prioritaire sur la conservation de la diversité taxonomique (par exemple, les fameux points chauds de biodiversité, Myers *et al.* 2000). En parallèle, d'autres auteurs ont pointé l'importance de conserver d'autres échelles de la biodiversité, notamment la diversité phylogénétique (Winter *et al.* 2013) ou la diversité fonctionnelle (Pollock *et al.* 2017). Toutefois, la conservation de ces trois échelles de diversité ne relève pas des mêmes enjeux et ne concernent pas toujours les mêmes espaces (Brum *et al.* 2017) ce qui complique la définition des mesures et la localisation des zones de conservation en matière de planification.

Puisqu'il est impossible de protéger tous les espaces de biodiversité, des travaux ont ensuite tenté de prioriser les milieux en confrontant des cartographies de diversité biologique avec des cartographies de menaces anthropiques. Le travail de Myers *et al.* (2000) sur la désignation des points chauds de biodiversité est à ce titre pionnier puisque que les « biodiversity hotspots » correspondent à la confrontation des espaces de concentration de nombreuses espèces endémiques et de perte d'habitats. Depuis, plusieurs travaux ont proposé des cartographies mondiales de priorisation des espaces à protéger en croisant différents enjeux de biodiversité et différentes pressions anthropiques. Brooks *et al.* (2006) en ont recensé neuf qui correspondent selon les auteurs à la confrontation d'enjeux « d'irremplaçabilité » et de « vulnérabilité » de la biodiversité.

La principale difficulté de ces cartographies provient du degré élevé d'incertitude lié à la faible connaissance générale de la biodiversité (par exemple 86% des espèces terrestres et 91% des espèces marines n'ont pas encore été décrites d'après Mora *et al.* 2011), couplé à une description partielle des processus d'anthropisation. Pourtant, en tant que science devant s'inscrire dans « l'action » qui ne peut se limiter à « enregistrer les catastrophes » (Barbault 1997) la biologie de la conservation doit gérer cette incertitude tout en comblant ces lacunes (Kassas 2002). La tâche est immense et complexe car si la biodiversité n'est statique ni dans le temps ni dans l'espace, les pressions anthropiques qui s'exercent sur la planète ne le sont également pas et les mesures de conservation doivent prendre en compte ces deux types de changement (Pressey *et al.* 2007). De plus, au-delà des priorités globales de conservation, un des enjeux de la planification de la conservation est leur traduction à différentes échelles car *in fine*, c'est à l'échelle des sites que la biodiversité sera préservée ou disparaitra (Brooks *et al.* 2006).

Le travail présenté dans ce mémoire propose plusieurs contributions portant explicitement sur l'analyse de processus multiscalaires d'anthropisation en lien avec la biodiversité et à ce titre présente des applications en matière de conservation de la nature.

Premièrement, par l'étude de l'exposition, de l'intensité et des impacts de l'anthropisation plusieurs résultats permettent de documenter la vulnérabilité des milieux, ce qui est considéré parfois comme un des impératifs de la planification de la conservation (Wilson *et al.* 2005). A large échelle, ces résultats peuvent aider à la caractérisation des aires protégées actuelles et à la localisation des nouvelles.

Deuxièmement, d'autres résultats présentés à des échelles plus fines proposent des outils de quantification et de cartographie de l'anthropisation et de la naturalité pour les territoires. Les applications de ces outils peuvent guider les politiques territoriales à « désanthropiser » et favoriser la libre évolution de certains milieux.

3.1. Protéger les espaces sous pressions anthropiques par des aires protégées connectées à large échelle

Les aires protégées (AP) sont souvent considérées comme la pierre angulaire de la conservation de la diversité biologique (Soulé et Terborgh 1999; Gaston *et al.* 2008) et la multiplication par dix des surfaces protégées en cinquante ans constitue probablement un des plus grands succès de la conservation (Joppa *et al.* 2016). Les AP ne sont pas un objectif en soi mais constituent toutefois un des outils les plus efficaces pour la conservation de la biodiversité terrestre et marine (Bruner 2001; Chape *et al.* 2005; Butchart *et al.* 2006; Selig et Bruno 2010).

C'est pourquoi l'extension du réseau des AP reste un objectif prioritaire en conservation à l'échelle mondiale, qui a été réaffirmé par les objectifs d'Aichi dans le plan stratégique pour la diversité biologique 2011-2020. L'objectif 11 est de protéger au moins 17% des zones terrestres et d'eaux intérieures et 10% des zones marines et côtières d'ici 2020 (CBD 2011).

L'étude de processus spatio-temporels d'anthropisation à large échelle présenté dans ce mémoire peut alimenter les réflexions quant à la localisation de ces nouvelles AP. Les résultats ont souligné l'urgence de protéger les points chauds de biodiversité et la nécessité de connecter les AP.

Tout d'abord, les points chauds de biodiversité apparaissent comme des espaces d'intense concentration de pressions anthropiques. Si Myers *et al.* (2000) ont désigné ces espaces selon le critère de disparition des habitats, l'étude des lumières artificielles de nuit (chapitre 1) a confirmé d'une part le haut degré de pression anthropique qui s'exerce dans ces espaces mais a également mis à jour une tendance d'augmentation de ces pressions. Cette tendance est confirmée par les études démographiques qui montrent une plus grande densité de population dans les points chauds de biodiversité (Cincotta *et al.* 2000) et qui augmente plus rapidement qu'ailleurs (Williams 2013). Ces résultats témoignent de l'ampleur des processus d'anthropisation de ces espaces et l'urgence qu'il y a à les protéger.

Ensuite, l'analyse de l'exposition des AP aux lumières artificielles de nuit a montré une concentration et une augmentation des pressions anthropiques sur leur pourtour, créant un risque d'isolement spatial. A des échelles plus locales, d'autres études ont montré des processus similaires

(e.g. Radeloff *et al.* 2010; Martinuzzi *et al.* 2015; Bailey *et al.* 2016). Les AP ne peuvent pas être écologiquement appréhendées comme des espaces autonomes (Hansen et DeFries 2007) et les changements environnementaux qui se produisent à proximité des AP apparaissent presque aussi impactant pour le maintien de la biodiversité que ceux qui se produisent à l'intérieur (Laurance *et al.* 2012). Ces résultats soulignent l'enjeu fondamental de mise en connexion des AP. Historiquement, celles-ci n'ont pas été intentionnellement connectées (Belote *et al.* 2016) et la création d'un vaste réseau d'AP est devenu une des priorités majeures notamment dans le contexte actuel de changement climatique (Heller et Zavaleta 2009; Schmitz *et al.* 2015; Gaüzère *et al.* 2016). Jusqu'à maintenant, celles-ci n'ont que rarement été sélectionnées pour contribuer à la connectivité générale des AP (Dickson *et al.* 2017) car les études de connectivité à l'échelle mondiale sont relativement récentes (e.g. Santini Luca *et al.* 2015; Saura *et al.* 2017) et les outils permettant de caractériser l'espace au regard du potentiel de connectivité ne sont que très récemment appliqués à larges échelles (e.g. Belote *et al.* 2017, 2016; Dickson *et al.* 2017). Ces études globales indiquent que le niveau de connectivité des AP varie fortement aux échelles nationales et régionales et que moins de 10% de l'espace mondial est actuellement couvert par des AP connectées. Leur mise en connexion va nécessiter des études et des politiques de conservation à des échelles plus fines.

En France, l'objectif de mise en connexion des AP est reconnu par l'objectif numéro cinq de la stratégie nationale pour la biodiversité 2011-2020 qui fixe « la construction d'une infrastructure écologique incluant un réseau cohérent d'espaces protégés » (Ministère de l'écologie, du Développement durable et de l'énergie 2010). En avril 2017[1] , environ 21% des terres et 22% des eaux françaises étaient couvertes par des aires protégées (tous statuts confondus). En parallèle, la stratégie de création des aires protégées (SCAP), définie par la loi n 2009-967 du 3 août 2009 (article 23), s'est fixée la mise sous protection forte de 2% du territoire terrestre français métropolitain d'ici 2019. Jusqu'à maintenant, c'est essentiellement sur la base des inventaires d'espèces et d'habitats prioritaires qu'a été définie la stratégie de création d'aires protégées (Coste *et al.* 2010) sans prise en compte du degré de vulnérabilité de la biodiversité à l'anthropisation.

La cartographie des pressions anthropiques développée pour l'UICN (chapitre 4) et présentée dans ce mémoire propose plusieurs perspectives concrètes en matière de conservation. Tout d'abord, en réponse à l'appel lancé par la résolution de Prague sur la Wilderness[2] , la cartographie des pressions anthropiques permettra d'identifier les noyaux les mieux préservés de l'anthropisation, qui pourront, si ce n'est déjà le cas rejoindre les 2% du territoire sous protection forte, tel que l'a recommandé la SCAP. Par ailleurs, la cartographie des pressions anthropiques peut également constituer un outil de priorisation de la conservation en confrontant les espaces de fortes pressions anthropiques avec les espaces à enjeux de conservation de la biodiversité, notamment les AP actuelles, comme nous l'avons testé en Loire-Atlantique mais aussi à tout autre inventaire de biodiversité, notamment les ZNIEFF. Enfin, la spatialisation des espaces les moins anthropisés

1 *https://www.ecologique-solidaire.gouv.fr/aires-protegees-en-france*

2 *Résolution du parlement européen du 3 février 2009 sur les zones de nature vierge en Europe (2008/2210(INI))*

pourra également contribuer à la planification spatiale des trames vertes et bleues dont la politique issue du Grenelle de l'environnement a été réaffirmée par la loi dite « Biodiversité » de 2016 et qui s'inscrit dorénavant directement dans les documents d'urbanisme.

3.2. Laisser la nature et sauver le sauvage pour des territoires et des milieux « désanthropisés »

La cartographie des pressions anthropiques se présente également comme un outil dont la résolution peut renseigner la distribution spatiale de ces pressions jusqu'à l'échelle territoriale et donc constituer un outil à destination des acteurs locaux de la conservation pour orienter des mesures de protection règlementaire, contractuelle voire foncière.

Pour améliorer la compréhension des processus d'anthropisation dans les territoires, la mise en place d'un suivi de l'évolution de l'anthropisation sur la base de cette cartographie peut donner lieu à l'identification de secteurs qui s'anthropisent plus ou moins rapidement (comme nous l'avons documenté sur l'exemple du Marais Poitevin dans le chapitre 3) pour ainsi prévenir des processus d'anthropophilisation de la biodiversité (comme nous l'avons mesuré avec les oiseaux communs en France dans le chapitre 2). A l'échelle mondiale, des travaux ont montré l'évolution spatio-temporelle de l'anthropisation (e.g. Venter *et al.* 2016, pour les espaces terrestres et Halpern *et al.* 2015, en domaine marin) laissant apparaitre des zones d'intense anthropisation mais aussi des secteurs de diminution des pressions anthropiques. Ces secteurs de « déprise anthropique » également cartographiés à l'échelle européenne (Ceausu *et al.* 2015) présentent autant d'opportunités de réensauvager les territoires et ainsi participer à leur naturalité.

Si la notion de naturalité est tellement polysémique que certains auteurs en appellent à renoncer à son utilisation en conservation (Siipi 2004), nous avons vu que sa quantification et sa cartographie sur la base d'une définition spatialement explicite permet de valoriser d'autres qualités de nature à l'échelle des territoires, même relativement anthropisés (chapitre 5). En complément de la préservation de l'intégrité biophysique souvent associée à la nature « intacte », la naturalité souligne également l'importance des notions d'ancienneté et de spontanéité des processus. Ces deux notions telles que nous les avons définies invitent à considérer la non-intervention de certains milieux dans les politiques de conservation.

Le travail mené dans le Marais Poitevin (chapitre 5) a pointé la relative faible spontanéité des processus naturels, mesurée au sein de ce territoire pourtant intégré dans un Parc Naturel Régional. C'est même cette facette de la naturalité qui est ressortie comme la plus limitante à la naturalité du territoire. Ni les statuts de protection règlementaire, ni les stratégies territoriales de conservation, ni même les plans de gestion des écosystèmes les plus rares et menacés ne garantissent de fait la liberté des dynamiques naturelles, à l'image des deux réserves naturelles nationales de la baie de l'Aiguillon dont le statut de protection est un des plus stricts en France et dans lesquelles nous avons vu que certains secteurs étaient pourtant utilisés à des fins agricoles (chapitre 6).

On oppose parfois à tort naturalité et biodiversité mais les études explicites des effets de la naturalité sur la biodiversité restent rares. Nous avons montré dans le dernier chapitre de ce mémoire que la naturalité, caractérisée ici par les habitats de schorre les plus anciens et laissés à leur libre évolution étaient ceux qui favorisaient les plus grandes abondances de passereaux nicheurs. D'autres études notamment en milieux forestiers ont montré par exemple les effets positifs de la naturalité pour les bryophytes, les lichens, les champignons saproxyliques, etc. (voir le compte-rendu du colloque « Biodiversité, naturalité, humanité », Fuhr et Brun 2010).

En fin de compte, la naturalité et une de ses facettes, la spontanéité, nécessitent avant tout d'accepter des espaces issus de nouvelles trajectoires proposées par la nature seule (Schnitzler *et al.* 2008), que l'on peut qualifier de naturalité future (Peterken 1996), de naturalité héritée (Fuhr et Brun 2010), de « Tiers paysage » (Clément 2004), de nature férale (Schnitzler et Génot 2012), parfois de nature ordinaire (Godet 2010), qui sont constitués de « nouveaux écosystèmes » (Hobbs *et al.* 2013) et qui ont pour point commun d'être libres. Sauver le sauvage donc par une protection et une « décolonisation » de grands espaces comme le propose Annik Schnitzler (2014) mais aussi par une redéfinition de la nature comme le suggère Emma Marris (2016) afin d'embrasser cette autre nature qui est partout si l'on apprend à la voir et qui peut constituer une forme « d'ailleurs » qui, à l'ère de l'anthropocène, a tendance à disparaitre (Pignocchi 2017) peut-être plus rapidement encore que la biodiversité.

4. Perspectives de recherche

Les différentes approches développées ainsi que les résultats présentés dans ce manuscrit ont au fur et à mesure soulevé de nouvelles questions. Certaines de ces questions ont permis d'initier des travaux qui sont actuellement en cours de réalisation mais insuffisamment aboutis pour être présentés dans ce mémoire. D'autres, au stade du projet, n'attendent que d'être explorées (et financées ?). Ces éléments constituent mes perspectives de recherche.

4.1. Appliquer la méthode des pressions anthropiques cumulées en France métropolitaine et en domaine marin

La poursuite du travail présenté dans ce manuscrit dont l'échéance prochaine correspond à l'application de la méthodologie à toute la France métropolitaine constitue une première perspective de recherche à court terme. L'application de la méthode à une telle échelle devra relever certains défis techniques. L'autre perspective qui découle de ce premier travail est l'adaptation de la méthodologie des PAC à l'espace marin pour répondre à la question : « où sont les espaces les moins anthropisés en mer ? ». Je souhaiterais dans un premier temps appliquer une telle méthodologie sur la zone économique exclusive de la façade atlantique française puis l'étendre aux territoires d'outre-mer où les enjeux de biodiversité sont peut-être encore plus forts. Un tel travail devra relever le défi d'intégrer une troisième dimension, celle de la colonne d'eau, voire d'une quatrième dimension liée aux variations saisonnières de nombreuses activités en mer.

4.2. Concevoir des trames noires pour les territoires naturels régionaux

Dans la continuité de l'étude des formes d'anthropisation à l'échelle territoriale, je souhaiterais m'intéresser aux formes que peuvent prendre les lumières artificielles de nuit dans les paysages nocturnes. Il s'agirait premièrement d'en mesurer la répartition dans l'espace et dans le temps (durée de la nuit) pour en faire des cartes qui puissent être couplées à différents modèles biologiques. L'utilisation des métriques de l'écologie du paysage permettrait enfin de concevoir des trames noires sur le modèle des trames vertes et bleues, qui intègrent la lumière dans une matrice paysagère spatio-temporelle constituée de taches d'habitats préservées de la lumière artificielle et connectées par des corridors non éclairés.

4.3. Documenter finement l'histoire de l'anthropisation par l'exploitation du cadastre napoléonien

Le cadastre napoléonien est un document cartographique historique d'exception, qui présente notamment les modes d'occupation/d'usage des sols à l'échelle parcellaire au milieu du XIXe siècle.

En Vendée, celui-ci a été intégralement numérisé et géoréférencé en 2012 et de nombreux autres départements se posent actuellement la question de sa numérisation.

Grace à une collaboration scientifique initiée en 2015 avec les archives départementales de la Vendée et le Parc Naturel Régional du Marais Poitevin, nous avons pu documenter l'occupation du sol à l'échelle parcellaire de quatre communes.

Je souhaiterais dorénavant étendre ce travail à tout le territoire du Marais Poitevin. Les résultats pourront servir à documenter précisément les changements d'occupation du sol qui se sont produits et permettront de mesurer, en comparant les résultats obtenus avec les cartes de l'État-major (qui correspondent à la même période), le gain d'information et de précision obtenu avec ce « nouveau » document.

Références bibliographiques

Adam P., 1999, *Saltmarsh Ecology*, Cambridge University Press, 480 p.

Adam P., 2002, « Saltmarshes in a time of change », *Environmental Conservation*, *29*, 1, p. 39-61.

Aldrich J.W., Coffin R.W., 1979, « Breeding bird populations from forest to suburbia after thirty-seven years », *American Birds*, *34*, 1, p. 3-7.

Ali S., Ripley S.D., 1997, *Handbook of the Birds of India and Pakistan: Frogmouths to Pittas*, 2nd Revised edition, Oxford University Press.

Allen A.P., O'connor R.J., 2000, « Hierarchical correlates of bird assemblage structure on northeastern USA lakes », *Environmental Monitoring and Assessment*, *62*, 1, p. 15–37.

Ancog R., Ruzol C., 2015, « Urbanization adjacent to a wetland of international importance: The case of Olango Island Wildlife Sanctuary, Metro Cebu, Philippines », *Habitat International*, *49*, p. 325-332.

Anderson J., 1991, « A Conceptual Framework for Evaluating and Quantifying Naturalness », *Conservation Biology*, *5*, 3, p. 347−352.

Angermeier P.L., 2000, « The Natural Imperative for Biological Conservation », *Conservation Biology*, *14*, 2, p. 373−381.

Antrop M., 2000, « Background concepts for integrated landscape analysis », *Agriculture, ecosystems & environment*, *77*, 1, p. 17–28.

Antrop M., 2004, « Landscape change and the urbanization process in Europe », *Landscape and Urban Planning*, *67*, 1-4, p. 9-26.

Aplet G., Thomson J., Wilbert M., 2000, « Indicators of wildness: Using attributes of the land to assess the context of wilderness », *Proceedings: Wilderness Science in a Time of Change. Ogden (UT): USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station. Proc. RMRS-P-15*.

Aronson M.F.J., La Sorte F.A., Nilon C.H., Katti M., Goddard M.A., Lepczyk C.A., Warren P.S., Williams N.S.G., Cilliers S., Clarkson B., Dobbs C., Dolan R., Hedblom M., Klotz S., Kooijmans J.L., Kuhn I., MacGregor-Fors I., McDonnell M., Mortberg U., Pysek P., Siebert S., Sushinsky J., Werner P., Winter M., 2014, « A global analysis of the impacts of urbanization on bird and plant diversity reveals key anthropogenic drivers », *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *281*: 20133330.

Bailey K.M., McCleery R.A., Binford M.W., Zweig C., 2016, « Land-cover change within and around protected areas in a biodiversity hotspot », *Journal of Land Use Science*, *11*, 2, p. 154−176.

Bakker J.P., 1985, « The impact of grazing on plant communities, plant populations and soil conditions on salt marshes », *Vegetatio*, *62*, 1-3, p. 391-398.

Barbault R., 1997, *Écologie générale - Structure et fonctionnement de la biosphère*, Paris, Dunod, 400 p.

Barbier E.B., Koch E.W., Silliman B.R., Hacker S.D., Wolanski E., Primavera J., Granek E.F., Polasky S., Aswani S., Cramer L.A., others, 2008, « Coastal ecosystem-based management with nonlinear ecological functions and values », *science*, *319*, 5861, p. 321–323.

Barbier Edward B., Hacker Sally D., Kennedy Chris, Koch Evamaria W., Stier Adrian C., Silliman Brian R., 2011, « The value of estuarine and coastal ecosystem services », *Ecological Monographs*, *81*, 2, p. 169-193.

Barry C.R., Rooney T.P., Ventura S.I., Waller D.M., 2001, « Evaluation of biodiversity value based on wildness: A study of the western Northwoods, Upper Great Lakes, USA », *Natural Areas Journal*, *21*, 3, p. 229−242.

Barthod C., 2010, « Le retour du débat sur la wilderness », *Revue Forestière Française*, *LXII*, 1, p. 57−70.

Battin J., 2004, « When Good Animals Love Bad Habitats: Ecological Traps and the Conservation of Animal Populations: *Ecological Traps* », *Conservation Biology*, *18*, 6, p. 1482-1491.

Battisti C., Fanelli G., 2016, « Applying indicators of disturbance from plant ecology to vertebrates: The hemeroby of bird species », *Ecological Indicators*, *61*, p. 799-805.

Baugh K., Elvidge C.D., Ghosh T., Ziskin D., 2010, « Development of a 2009 Stable Lights Product using DMSP-OLS data », *Proceedings of the Asia-Pacific Advanced Network*, *30*, 0, p. 114−130.

Beissinger S.R., Osborne D.R., 1982, « Effects of Urbanization on Avian Community Organization », *The Condor*, *84*, 1, p. 75-83.

Belote R.T., Dietz M.S., Jenkins C.N., McKinley P.S., Irwin G.H., Fullman T.J., Leppi J.C., Aplet G.H., 2017, « Wild, connected, and diverse: building a more resilient system of protected areas », *Ecological Applications*, *27*, 4, p. 1050–1056.

Belote R.T., Dietz M.S., McRae B.H., Theobald D.M., McClure M.L., Irwin G.H., McKinley P.S., Gage J.A., Aplet G.H., 2016, « Identifying Corridors among Large Protected Areas in the United States » Baldwin R.F. (dir.), *PLOS ONE*, *11*, 4, p. e0154223.

Bennie J., Davies T.W., Cruse D., Gaston K.J., 2016, « Ecological effects of artificial light at night on wild plants » Swenson N. (dir.), *Journal of Ecology*, *104*, 3, p. 611−620.

Bennie J., Davies T.W., Duffy J.P., Inger R., Gaston K.J., 2014, « Contrasting trends in light pollution across Europe based on satellite observed night time lights », *Scientific Reports*, *4*, p. 1−6.

Bennie J., Duffy J., Davies T., Correa-Cano M., Gaston K., 2015, « Global Trends in Exposure to Light Pollution in Natural Terrestrial Ecosystems », *Remote Sensing*, *7*, 3, p. 2715−2730.

Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A., Mustoe S., Lambton S., 2000, *Bird Census Techniques*, 2e édition, London San Diego New York Boston Sydney Tokyo Toronto, Academic Press, 302 p.

Bilodeau C., 2010, *Apports du LiDAR à l'étude de la végétation des marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel*, phdthesis, Université Paris-Est.

BirdLife International, 2013, *The BirdLife checklist of the birds of the world, with conservation status and taxonomic sources*.

Blair R.B., 1999, « Birds and Butterflies along an Urban Gradient: Surrogate Taxa for Assessing Biodiversity? », *Ecological Applications*, *9*, 1, p. 164-170.

Blondel J., 2012, « Biodiversité et naturalité : histoire et évolution des concepts », *For. méditerr.*, 2 juin 2012, p. 101−108.

Bockelmann A.C., 2002, *Ordinary and Successful - the invasion of Elymus athericus in European salt marshes*, Thèse de doctorat, Netherlands, University of Groningen.

Bonier F., Martin P.R., Wingfield J.C., 2007, « Urban birds have broader environmental tolerance », *Biology Letters*, *3*, 6, p. 670-673.

Boorman L., 2003, *Saltmarsh review. An overview of coastal saltmarshes, their dynamic and sensitivity characteristics for conservation and management*, JNCC Report, 334 p.

Brook B., Sodhi N., Bradshaw C., 2008, « Synergies among extinction drivers under global change », *Trends in Ecology & Evolution*, *23*, 8, p. 453−460.

Brooks T.M., Mittermeier R.A., Fonseca G.A. da, Gerlach J., Hoffmann M., Lamoreux J.F., Mittermeier C.G., Pilgrim J.D., Rodrigues A.S., 2006, « Global biodiversity conservation priorities », *science*, *313*, 5783, p. 58–61.

Brown A.F., Atkinson P.W., 1996, « Habitat associations of coastal wintering passerines », *Bird Study*, *43*, 2, p. 188-200.

Brum F.T., Graham C.H., Costa G.C., Hedges S.B., Penone C., Radeloff V.C., Rondinini C., Loyola R., Davidson A.D., 2017, « Global priorities for conservation across multiple dimensions of mammalian diversity », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*, 29, p. 7641−7646.

Bruner A.G., 2001, « Effectiveness of Parks in Protecting Tropical Biodiversity », *Science*, *291*, 5501, p. 125−128.

Brunet R., 1981, « Géographie du Goulag », *Espace géographique*, *10*, 3, p. 215−232.

Brunet R., Ferras R., Théry H., 1993, *Les mots de la géographie: dictionnaire critique*, Montpellier, Reclus, La Documentation française (Dynamiques du territoire), 520 p.

Buchsbaum R.N., Deegan L.A., Horowitz J., Garritt R.H., Giblin A.E., Ludlam J.P., Shull D.H., 2009, « Effects of regular salt marsh haying on marsh plants, algae, invertebrates and birds at Plum Island Sound, Massachusetts », *Wetlands Ecology and Management*, *17*, 5, p. 469-487.

Buechner M., 1989, « Are small-scale landscape features important factors for field studies of small mammal dispersal sinks? », *Landscape Ecology*, *2*, 3, p. 191–199.

Burger J., Shisler J., Lesser F.H., 1982, « Avian utilisation on six salt marshes in New Jersey », *Biological Conservation*, *23*, 3, p. 187-212.

Butchart S.H.M., Stattersfield A.J., Collar N.J., 2006, « How many bird extinctions have we prevented? », *Oryx*, *40*, 03, p. 266.

Cadwalladr D.A., Owen M., Morley J.V., Cook R.S., 1972, « Wigeon (Anas penelope L.) Conservation and Salting Pasture Management at Bridgwater Bay National Nature Reserve, Somerset », *Journal of Applied Ecology*, *9*, 2, p. 417-425.

Cam E., Nichols J.D., Sauer J.R., Hines J.E., Flather C.H., 2000, « Relative Species Richness and Community Completeness: Birds and Urbanization in the Mid-Atlantic States », *Ecological Applications*, *10*, 4, p. 1196-1210.

Cantelaube P., Carles M., 2014, « Le registre parcellaire graphique : des données géographiques pour décrire la couverture du sol agricole », *Le Cahier des Techniques de l'INRA (Numéro Spécial Géo Expé)*, p. 58–64.

Carver S., Comber A., McMorran R., Nutter S., 2012, « A GIS model for mapping spatial patterns and distribution of wild land in Scotland », *Landscape and Urban Planning*, *104*, 3−4, p. 395−409.

Carver S., Tricker J., Landres P., 2013, « Keeping it wild: Mapping wilderness character in the United States », *Journal of Environmental Management*, *131*, p. 239−255.

Carver S.J., 1991, « Integrating multi-criteria evaluation with geographical information systems », *International journal of geographical information systems*, *5*, 3, p. 321-339.

Carver, S.J., Fritz, S. (dirs.), 2016, *Mapping Wilderness*, Dordrecht, Springer Netherlands, 204 p.

Cateau E., Larrieu L., Vallauri D., Savoie J.-M., Touroult J., Brustel H., 2015, « Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier », *Comptes Rendus Biologies*, *338*, 1, p. 58−73.

CBD, 2011, « Strategic Plan for Biodiversity 2011–2020. Further Information Related to the Technical Rationale for the Aichi Biodiversity Targets, Including Potential Indicators and Milestones.https://www.cbd.int/doc/meetings/cop/cop-10/information/cop-10-inf-12-rev1-en.pdf ».

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*, 5, p.

Ceballos G., Ehrlich P.R., Dirzo R., 2017, « Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*, 30.

Chace J.F., Walsh J.J., 2006, « Urban effects on native avifauna: a review », *Landscape and Urban Planning*, *74*, 1, p. 46-69.

Chape S., Harrison J., Spalding M., Lysenko I., 2005, « Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets », *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *360*, 1454, p. 443−455.

Chevan A., Sutherland M., 1991, « Hierarchical Partitioning », *The American Statistician*, *45*, 2, p. 90-96.

Cincotta R.P., Wisnewski J., Engelman R., 2000, « Human population in the biodiversity hotspots », *Nature*, *404*, 6781, p. 990–992.

Clavel J., Julliard R., Devictor V., 2011, « Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? », *Frontiers in Ecology and the Environment*, *9*, 4, p. 222−228.

Clément G., 2004, *Manifeste du Tiers paysage*, Sujet/Objet Paris, 25 p.

Cole D.N., 2001, « Management dilemmas that will shape wilderness in the 21st century », *Journal of Forestry*, *99*, 1, p. 4–8.

Comber A., Carver S., Fritz S., McMorran R., Washtell J., Fisher P., 2010, « Different methods, different wilds: Evaluating alternative mappings of wildness using fuzzy MCE and Dempster-Shafer MCE », *Computers, Environment and Urban Systems*, *34*, 2, p. 142−152.

Connell J.H., 1978, « Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs », *Science*, *199*, 4335, p. 1302-1310.

Conole L.E., Kirkpatrick J.B., 2011, « Functional and spatial differentiation of urban bird assemblages at the landscape scale », *Landscape and Urban Planning*, *100*, 1-2, p. 11-23.

Costa M.J., Costa J., Almeida P.R. de, Assis C.A., 1994, « Do eel grass beds and salt marsh borders act as preferential nurseries and spawning grounds for fish? An example of the Mira estuary in Portugal », *Ecological Engineering*, *3*, 2, p. 187-195.

Costa M.J., Lopes M.T., Domingos I.M., Almeida P.R., Costa J.L., 1995, « Portuguese Fauna Working Group – Tagus and Mira sites », dans *The Effects of Environmental Change on European Saltmarshes: Structure, Functioning and Exchange Potentialities with Marine Coastal Waters*, University of Rennes, JC Lefeuvre.

Coste S., Comolet-Tirman J., Grech G., Poncet L., Siblet J.-P., 2010, « Stratégie Nationale de Création d'Aires Protégées Première phase d'étude–Volet Biodiversité », *Service du Patrimoine Naturel, MNHN, Paris*.

Cousins S.A., 2001, « Analysis of land-cover transitions based on 17th and 18th century cadastral maps and aerial photographs », *Landscape ecology*, *16*, 1, p. 41–54.

Croci S., Butet A., Clergeau P., 2008, « Does Urbanization Filter Birds on the Basis of Their Biological Traits », *The Condor*, *110*, 2, p. 223-240.

Cronon W., 2009, « Le problème de la wilderness, ou le retour vers une mauvaise nature », *Ecologie & politique*, *38*, 1, p. 173−199.

Crutzen P.J., 2002, « Geology of mankind », *Nature*, *415*, 6867, p. 23.

Csorba, Péter–Szabó, Szilárd, 2009, « Degree of human transformation of landscapes: a case study from Hungary », *Hungarian Geographical Bulletin*, *58*, 2, p. 91–99.

Daiber F.C., 1977, « Saltmarsh animals: distributions relating to tidal flooding salinity and vegetation », dans *Wet Coastal Ecosystems*, Amsterdam, ed. VJ Chapman, p. 79-108.

Davidson N.C., 2014, « How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area », *Marine and Freshwater Research*, *65*, 10, p. 934-941.

Davies T.W., Duffy J.P., Bennie J., Gaston K.J., 2016, « Stemming the Tide of Light Pollution Encroaching into Marine Protected Areas: Light pollution in marine protected areas », *Conservation Letters*, *9*, 3, p. 164−171.

De Jager N.R., Fox T.J., 2013, « Curve Fit: a pixel-level raster regression tool for mapping spatial patterns » Orme D. (dir.), *Methods in Ecology and Evolution*, *4*, 8, p. 789-792.

Deceuninck B., Quaintenne G., Ward A., Dronneau C., Mahéo R., 2014, « Synthèse des dénombrements d'anatidés et foulques hivernant en France à la mi-janvier 2013 », LPO - BirdLife International.

Demangeot J., 2006, *Les milieux « naturels » du globe*, 10e édition revue et augmentée, Paris, A. Colin (Collection U), 364 p.

Descola P., 2005, *Par-delà nature et culture*, Paris, Gallimard (Bibliothèque des sciences humaines), p. 623.

Desender K., Maelfait J.-P., 1999, « Diversity and conservation of terrestrial arthropods in tidal marshes along the River Schelde: a gradient analysis », *Biological Conservation*, *87*, 2, p. 221-229.

Devictor V., Julliard R., Clavel J., Jiguet F., Lee A., Couvet D., 2008, « Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes », *Global Ecology and Biogeography*, *17*, 2, p. 252-261.

Devictor V., Mouillot D., Meynard C., Jiguet F., Thuiller W., Mouquet N., 2010, « Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world », *Ecology Letters*, *13*, 8, p. 1030-1040.

Diamond J.M., 1984, « "normal" extinction of isolated populations », dans *Extinctions*, Chicago University Press, Nitecki, p. 191−246.

Dickson B.G., Albano C.M., McRae B.H., Anderson J.J., Theobald D.M., Zachmann L.J., Sisk T.D., Dombeck M.P., 2017, « Informing Strategic Efforts to Expand and Connect Protected Areas Using a Model of Ecological Flow, with Application to the Western United States: Mapping ecological flow to inform planning », *Conservation Letters*, *10*, 5, p. 564−571.

Dingle Robertson L., King D.J., Davies C., 2015, « Assessing Land Cover Change and Anthropogenic Disturbance in Wetlands Using Vegetation Fractions Derived from Landsat 5 TM Imagery (1984–2010) », *Wetlands*, *35*, 6, p. 1077-1091.

Donald P.F., Evans A.D., Buckingham D.L., Muirhead L.B., Wilson J.D., 2001, « Factors affecting the territory distribution of Skylarks Alauda arvensis breeding on lowland farmland », *Bird Study*, *48*, 3, p. 271-278.

Doody J.P., 1984, « Threats and decline - Great Britain and Ireland », dans *Salt Marshes in Europe*, Strasbourg, European Committee for the Conservation of Nature and Natural Resources, p. 162-166.

Drummond M.A., Stier M.P., Auch R.F., Taylor J.L., Griffith G.E., Riegle J.L., Hester D.J., Soulard

C.E., McBeth J.L., 2015, « Assessing Landscape Change and Processes of Recurrence, Replacement, and Recovery in the Southeastern Coastal Plains, USA », *Environmental Management*, *56*, 5, p. 1252-1271.

Dugan P., 1993, *Wetlands in Danger – A World Conservation Atlas*, New York, Oxford University Press.

Dunning J.B., Danielson B.J., Pulliam H.R., 1992, « Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes », *Oikos*, *65*, 1, p. 169.

Dupouey J.-L., Sciama D., Koerner W., Dambrine E., Rameau J.-C., 2002, « La végétation des forêts anciennes », *Revue Forestière Française*, *LIV*, 6, p. 521−532.

Ehrenfeld J.G., 2000, « Evaluating wetlands within an urban context », *Ecological Engineering*, *15*, 3, p. 253–265.

Ellis E.C., Kaplan J.O., Fuller D.Q., Vavrus S., Klein Goldewijk K., Verburg P.H., 2013, « Used planet: A global history », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*, 20, p. 7978-7985.

Ellis E.C., Klein Goldewijk K., Siebert S., Lightman D., Ramankutty N., 2010, « Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000 », *Global Ecology and Biogeography*, *19*, 5, p. 589−606.

Elschot K., Bouma T.J., Temmerman S., Bakker J.P., 2013, « Effects of long-term grazing on sediment deposition and salt-marsh accretion rates », *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *133*, p. 109-115.

Elvidge C., Hsu F.-C., Baugh K., Ghosh T., 2014, « National Trends in Satellite-Observed Lighting: 1992-2012 », dans *Global Urban Monitoring and Assessment through Earth Observation*, CRC Press (Remote Sensing Applications Series), p. 97−120.

Elvidge C.D., Baugh K.E., Kihn E.A., Kroehl H.W., Davis E.R., 1997, « Mapping city lights with nighttime data from the DMSP operational linescan system », *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, *63*, 6, p. 727−734.

Elvidge C.D., Ziskin D., Baugh K.E., Tuttle B.T., Ghosh T., Pack D.W., Erwin E.H., Zhizhin M., 2009, « A Fifteen Year Record of Global Natural Gas Flaring Derived from Satellite Data », *Energies*, *2*, 3, p. 595−622.

Emlen J.T., 1974, « An urban bird community in Tucson, Arizona: derivation, structure, regulation », *The Condor*, *76*, 2, p. 184–197.

Esselink P., Fresco L.F.M., Dijkema K.S., 2002, « Vegetation Change in a Man-Made Salt Marsh Affected by a Reduction in Both Grazing and Drainage », *Applied Vegetation Science*, *5*, 1, p. 17-32.

European Commission, 2013, *Guidelines on wilderness in Natura 2000: management of terrestrial wilderness and wild areas within the Natura 2000 network*, Luxembourg, Publications Office, 96 p.

European Environment Agency, 2014, *Developing a forest naturalness indicator for Europe: concept and methodology for a high nature value (HNV) forest indicator.*, Luxembourg, Publications Office, 60 p.

Evans K.L., Hatchwell B.J., Parnell M., Gaston K.J., 2010, « A conceptual framework for the colonisation of urban areas: the blackbird Turdus merula as a case study », *Biological Reviews*, p. 643-667.

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: Heterogeneity and biodiversity », *Ecology Letters*, *14*, 2, p. 101−112.

Falchi F., Cinzano P., Duriscoe D., Kyba C.C.M., Elvidge C.D., Baugh K., Portnov B.A., Rybnikova N.A., Furgoni R., 2016, « The new world atlas of artificial night sky brightness », *Science Advances*, *2*, 6.

Federal Ministry for the Environment, 2007, « National strategy on biological diversity », Dr. Jonna Küchler-Krischun, Alfred Maria Walter (both BMU, Division N I 1).

Fehrenbach H., Grahl B., Giegrich J., Busch M., 2015, « Hemeroby as an impact category indicator

for the integration of land use into life cycle (impact) assessment », *The International Journal of Life Cycle Assessment*, *20*, 11, p. 1511-1527.

Findlay C.S., Bourdages J., 2000, « Response time of wetland biodiversity to road construction on adjacent lands », *Conservation Biology*, *14*, 1, p. 86-94.

Fitzgerald J.A., Bart J., Brown H.D., Lee K., 2005, « Birds in a developing area: The need for habitat protection at the landscape scale », *USDA Forest Service General Technical Report PSW-GTR-191*.

Foley J.A., 2005, « Global Consequences of Land Use », *Science*, *309*, 5734, p. 570−574.

Ford H., Rousk J., Garbutt A., Jones L., Jones D.L., 2013, « Grazing effects on microbial community composition, growth and nutrient cycling in salt marsh and sand dune grasslands », *Biology and Fertility of Soils*, *49*, 1, p. 89-98.

Forman R.T., Alexander L.E., 1998, « Roads and their major ecological effects », *Annual review of ecology and systematics*, *29*, p. 207–231.

Forum des Marais Atlantiques, Conservatoire du Littoral, 1999, *Plan d'action pour le Marais Poitevin, Délimitation et caractérisation de la zone humide du Marais Poitevin*, Forum des Marais Atlantiques RA Conservatoire du Littoral, Rochefort, 62 p.

Fournier J., 2015, « Géographie et écologie du paysage », dans Godet L., Mathevet R. (dirs.), *Pour une géographie de la conservation*, L'Harmattan, p. 229−242.

Freitas J.R. de, Bennie J., Mantovani W., Gaston K.J., 2017, « Exposure of tropical ecosystems to artificial light at night: Brazil as a case study », *Plos One*, *12*, 2, p. 1−12.

Fressoz J.-B., Bonneuil C., 2013, *L'Evénement Anthropocène. La Terre, l'histoire et nous*, Seuil, 320 p.

Fuhr M., Brun J.-J., 2010, « « Biodiversité, naturalité, humanité – Pour inspirer la gestion des forêts » », *Natures Sciences Sociétés*, *18*, 1, p. 67−69.

Gaston K.J., Bennie J., 2014, « Demographic effects of artificial nighttime lighting on animal populations », *Environmental Reviews*, *22*, 4, p. 323−330.

Gaston K.J., Duffy J.P., Bennie J., 2015, « Quantifying the erosion of natural darkness in the global protected area system: Decline of Darkness Within Protected Areas », *Conservation Biology*, *29*, 4, p. 1132−1141.

Gaston K.J., Duffy J.P., Gaston S., Bennie J., Davies T.W., 2014, « Human alteration of natural light cycles: causes and ecological consequences », *Oecologia*, *176*, 4, p. 917−931.

Gaston K.J., Jackson S.F., Cantú-Salazar L., Cruz-Piñón G., 2008, « The Ecological Performance of Protected Areas », *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *39*, 1, p. 93−113.

Gaüzère P., Jiguet F., Devictor V., 2016, « Can protected areas mitigate the impacts of climate change on bird's species and communities? » Loyola R. (dir.), *Diversity and Distributions*, *22*, 6, p. 625−637.

Gavareski C.A., 1976, « Relation of park size and vegetation to urban bird populations in Seattle, Washington », *The Condor*, *78*, 3, p. 375–382.

Géhu J.M., 1975, *Approche phytosociologique synthétique de la végétation des vases salées du littoral atlantique français: synsystématique et synchorologie*, Colloques phytosociologiques.

Géhu J.M., 1979, « Etude phytocoenotique analytique et globale de l'ensemble des vases et prés salés et saumâtres de la façade atlantique française », Rapport pour le ministère de l'environnement et du cadre de vie.

Geldmann J., Joppa L.N., Burgess N.D., 2014, « Mapping Change in Human Pressure Globally on Land

and within Protected Areas: Change in Human Pressure », *Conservation Biology*, *28*, 6, p. 1604−1616.

Génot J.-C., 2008, *La nature malade de la gestion*, Paris, Le Sang de la Terre, 239 p.

Génot J.-C., 2013, « Rewilding France via Feral Nature », *International Journal of Wilderness*, *19*, 2, p. 30−33.

George P., Verger F., 2013, *Dictionnaire de la géographie*, 4e édition poche mise à jour, Paris, PUF (Quadrige), 478 p.

Georges A., Fouillet P., Pétillon J., 2011, « Changes in salt-marsh carabid assemblages after an invasion by the native grass Elymus athericus (Link) Kerguélen », *ZooKeys*, 100, p. 407-419.

Geslin T., Eybert M.-C., Radureau A., 2006, « Influence of natural and anthropic perturbations on the distribution of salt marsh breeding birds in the Mont Saint-Michel bay. », *Cahiers de Biologie Marine*, *47*, p. 23-30.

Gimmi U., Radeloff V.C., 2013, « Assessing Naturalness in Northern Great Lakes Forests Based on Historical Land-Cover and Vegetation Changes », *Environmental Management*, *52*, 2, p. 481−492.

Glon É., 2006, « Wilderness et forêts au Canada. Quelques aspects d'une relation homme/nature très ambivalente », *Annales de géographie*, *649*, 3, p. 239.

Godet L., 2010, « La «nature ordinaire» dans le monde occidental », *L'Espace géographique*, *39*, 4, p. 295–308.

Godet L., 2017, « Les oiseaux anthropophiles: définition, typologie et conservation », *Annales de géographie*, *716*, 4, p. 492–517.

Godet L., Fournier J., Jaffré M., Desroy N., 2011, « Influence of stability and fragmentation of a worm-reef on benthic macrofauna », *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *92*, 3, p. 472−479.

Godet L., Gaüzere P., Jiguet F., Devictor V., 2015, « Dissociating several forms of commonness in birds sheds new light on biotic homogenization: Commonness and biotic homogenization », *Global Ecology and Biogeography*, *24*, 4, p. 416-426.

Godet L., Pourinet L., Joyeux E., Verger F., 2015, « Dynamique spatiale et usage des schorres de l'Anse de l'Aiguillon de 1705 à nos jours. Enjeux de conservation d'un patrimoine naturel littoral marin », *Cybergeo: European Journal of Geography*.

Godet L., Thomas A., 2013, « Three centuries of land cover changes in the largest French Atlantic wetland provide new insights for wetland conservation », *Applied Geography*, *42*, p. 133−139.

Goeldner-Gianella L., 2000, *L'Allemagne et ses polders - Conquête et renaissance des marais maritimes*, Paris, CTHS.

Graber D.M., 2010, « Une approche résolue du biocentrisme : le dilemme de la wilderness dans les parcs nationaux », *Ecologie & politique*, *40*, 2, p. 167−178.

Gray A.J., 1976, « The Ouse washes and the Wash », dans *Collectif, Nature in Norfolk – a heritage in trust*, Norwich, Jarrold, p. 123-129.

Greenbaum A., Giblin A., 2000, « Differences in properties of salt marsh sediment between hayed and reference sites », *The Biological Bulletin*, *199*, 2, p. 225-226.

Greenhalgh M.E., 1971, « The Breeding Bird Communities of Lancashire Saltmarshes », *Bird Study*, *18*, 4, p. 199-212.

Grimm V., Wissel C., 1997, « Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion », *Oecologia*, *109*, 3, p. 323–334.

Gu D., Zhang Y., Fu J., Zhang X., 2007, « The landscape pattern characteristics of coastal wetlands in

Jiaozhou Bay Under The Impact Of Human Activities », *Environmental Monitoring and Assessment*, *124*, 1-3, p. 361-370.

Guetté A., Godet L., Robin M., 2018, « Historical anthropization of a wetland: steady encroachment by buildings and roads versus back and forth trends in demography », *Applied Geography*, *92*, p. 41−49.

Guetté A., Joyeux E., Corre F., Haie S., Godet L., 2016, « Old and unmowed saltmarsh patches provide attractive habitats for breeding passerines », *Wetlands Ecology and Management*, *24*, 4, p. 477−493.

Gustavsson E., Lennartsson T., Emanuelsson M., 2007, « Land use more than 200years ago explains current grassland plant diversity in a Swedish agricultural landscape », *Biological Conservation*, *138*, 1−2, p. 47−59.

Halpern B.S., Frazier M., Potapenko J., Casey K.S., Koenig K., Longo C., Lowndes J.S., Rockwood R.C., Selig E.R., Selkoe K.A., Walbridge S., 2015, « Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean », *Nature Communications*, *6*: 7615.

Halpern B.S., Walbridge S., Selkoe K.A., Kappel C.V., Micheli F., D'Agrosa C., Bruno J.F., Casey K.S., Ebert C., Fox H.E., Fujita R., Heinemann D., Lenihan H.S., Madin E.M.P., Perry M.T., Selig E.R., Spalding M., Steneck R., Watson R., 2008, « A global map of human impact on marine ecosystems », *Science*, *319*, 5865, p. 948-952.

Hammer R.B., Stewart S.I., Winkler R.L., Radeloff V.C., Voss P.R., 2004, « Characterizing dynamic spatial and temporal residential density patterns from 1940–1990 across the North Central United States », *Landscape and Urban Planning*, *69*, 2-3, p. 183-199.

Hansen A.J., DeFries R., 2007, « Ecological mechanisms linking protected areas to surrounding lands », *Ecological Applications*, *17*, 4, p. 974–988.

Harrison R., Naugrette F., 2010, *Forêts : Essai sur l'imaginaire occidental*, Paris, Flammarion, 401 p.

Hawbaker T.J., Radeloff V.C., 2004, « Roads and Landscape Pattern in Northern Wisconsin Based on a Comparison of Four Road Data Sources », *Conservation Biology*, *18*, 5, p. 1233-1244.

Hawbaker T.J., Radeloff V.C., Clayton M.K., Hammer R.B., Gonzalez-Abraham C.E., 2006, « Road development, housing growth, and landscape fragmentation in northern Wisconsin: 1937-1999 », *Ecological Applications*, *16*, 3, p. 1222–1237.

Hawbaker T.J., Radeloff V.C., Hammer R.B., Clayton M.K., 2005, « Road Density and Landscape Pattern in Relation to Housing Density, and Ownership, Land Cover, and Soils », *Landscape Ecology*, *20*, 5, p. 609-625.

Heller N.E., Zavaleta E.S., 2009, « Biodiversity management in the face of climate change: A review of 22 years of recommendations », *Biological Conservation*, *142*, 1, p. 14−32.

Henderson Ian G., Critchley Nigel R., Cooper Jon, Fowbert John A., 2001, « Breeding season responses of Skylarks Alauda arvensis to vegetation structure in set-aside (fallow arable land) », *Ibis*, *143*, 2, p. 317-321.

Hermy M., Verheyen K., 2007, « Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity », *Ecological Research*, *22*, 3, p. 361−371.

Hobbs R.J., Higgs E.S., Hall C., 2013, *Novel Ecosystems: Intervening in the New Ecological World Order*, Sussex, Wiley-Blackwell, 380 p.

Hölker F., Moss T., Griefahn B., Kloas W., Voigt C.C., Henckel D., Hänel A., Kappeler P.M., Völker S., Schwope A., 2010, « The dark side of light: a transdisciplinary research agenda for light pollution policy »,.*Ecology and Society*, 15, 4, p. 13.

Hooke R.L., Martín-Duque J.F., 2012, « Land transformation by humans: A review », *GSA Today*, *12*, 12, p. 4-10.

Hsu F.-C., Baugh K., Ghosh T., Zhizhin M., Elvidge C., 2015, « DMSP-OLS Radiance Calibrated Nighttime Lights Time Series with Intercalibration », *Remote Sensing*, *7*, 2, p. 1855–1876.

Huang Q., Yang X., Gao B., Yang Y., Zhao Y., 2014, « Application of DMSP/OLS Nighttime Light Images: A Meta-Analysis and a Systematic Literature Review », *Remote Sensing*, *6*, 8, p. 6844–6866.

IGN, 2011, « BD TOPO Version 2.1 - Descriptif de contenu ».

IGN, 2016, « BD Forêt Version 1.0 - Descriptif de contenu ».

IGN, ASP, 2017, « RPG Version 1.0 - Descriptif de contenu et de livraison ».

Jackson S.T., Sax D.F., 2010, « Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover », *Trends in Ecology & Evolution*, *25*, 3, p. 153-160.

Jalas J., 1955, « Hemerobe und hemerochore Pflanzenarten. Ein terminologischerReformversuch », *Acta Soc. Fauna Flora Fenn*, *72*, p. 1-15.

Jiguet F., Devictor V., Julliard R., Couvet D., 2012, « French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences », *Acta Oecologica*, *44*, p. 58–66.

Johansson L.J., Hall K., Prentice H.C., Ihse M., Reitalu T., Sykes M.T., Kindström M., 2008, « Semi-natural grassland continuity, long-term land-use change and plant species richness in an agricultural landscape on Öland, Sweden », *Landscape and Urban Planning*, *84*, 3–4, p. 200–211.

Johnston R.F., 2001, « Synanthropic birds of north America », dans *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*, Donnelly R., p. 49–67.

Jokimaki J., Suhonen J., s. d., « Effects of urbanization on the breeding bird species richness in Finland: a biogeographical comparison », *ORNIS FENNICA*, *70*, 2, p. 71-77.

Joppa L.N., Loarie S.R., Nelson A., 2010, « Measuring population growth around tropical protected areas: current issues and solutions », *Tropical Conservation Science*, *3*, 2, p. 117–121.

Joppa L.N., Loarie S.R., Pimm S.L., 2009, « On Population Growth Near Protected Areas » Godley B.J. (dir.), *PLoS ONE*, *4*, 1, p. e4279.

Joppa, L.N., Baillie, J.E.M., Robinson, J.G. (dirs.), 2016, *Protected areas: are they safeguarding biodiversity?*, Chichester, West Sussex, Wiley Blackwell (Conservation science and practice series), 269 p.

Julliard R., Clavel J., Devictor V., Jiguet F., Couvet D., 2006, « Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities », *Ecology Letters*, *9*, 11, p. 1237–1244.

Kark S., Iwaniuk A., Schalimtzek A., Banker E., 2007, « Living in the city: can anyone become an "urban exploiter"? », *Journal of Biogeography*, *34*, 4, p. 638-651.

Kassas M., 2002, « Biodiversity: gaps in knowledge », *Environmentalist*, *22*, 1, p. 43–49.

Kiehl K., Esselink P., Gettner S., Bakker J.P., 2001, « The impact of sheep grazing on net nitrogen mineralization rate in two temperate salt marshes », *Plant Biology*, *3*, 5, p. 553-560.

Klausnitzer B., 1993, *Ökologie der Großstadtfauna: mit 139 Tabellen*, 2., bearb. und erw. Aufl, Jena, Fischer (Umweltforschung), 454 p.

Kliskey A.D., Kearley G.W., 1993, « Mapping multiple perceptions of wilderness in southern New-Zeland », *Applied Geography*, *13*, 3, p. 203–223.

Kluza D.A., Griffin C.R., Degraaf R.M., 2000, « Housing developments in rural New England: effects

on forest birds », *Animal Conservation*, *3*, 1, p. 15-26.

Knop E., Zoller L., Ryser R., Gerpe C., Hörler M., Fontaine C., 2017, « Artificial light at night as a new threat to pollination », *Nature*.

Kuiters A., Van Eupen M., Carver S., 2013, « Wilderness register and indicator for Europe », Contract No: 07.0307/2011/610387/SER/B.3 A.

Kummu M., Moel H. de, Salvucci G., Viviroli D., Ward P.J., Varis O., 2016, « Over the hills and further away from coast: global geospatial patterns of human and environment over the 20th–21st centuries », *Environmental Research Letters*, *11*, 3: 034010.

Kyba C.C., Kuester T., Miguel A.S. de, Baugh K., Jechow A., Hölker F., Bennie J., Elvidge C.D., Gaston K.J., Guanter L., 2017, « Artificially lit surface of Earth at night increasing in radiance and extent », *Science advances*, *3*, 11, p. 1−8.

Laffaille P., Lefeuvre J.-C., Feunteun E., 2000, « Impact of sheep grazing on juvenile sea bass, Dicentrarchus labrax L., in tidal salt marshes », *Biological Conservation*, *96*, 3, p. 271-277.

Laffaille P., Pétillon J., Parlier E., Valéry L., Ysnel F., Radureau A., Feunteun E., Lefeuvre J.-C., 2005, « Does the invasive plant Elymus athericus modify fish diet in tidal salt marshes? », *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *65*, 4, p. 739-746.

Lancaster R.K., Rees W.E., 1979, « Bird communities and the structure of urban habitats », *Canadian Journal of Zoology*, *57*, 12, p. 2358-2368.

Landres P., 2014, *Keeping it wild in the National Park Service: A user guide to integrating wilderness character into park planning, management, and monitoring*, National Park Service U.S. Department of the interior, 219 p.

Landres P.B., Brunson M.W., Merigliano L., Sydoriak C., Morton S., 2000, « Naturalness and wildness: the dilemma and irony of managing wilderness », *Proceedings RMRSP-15*, *5*, p. 377–381.

Latour B., 2014, « L'Anthropocène et la destruction de l'image du Globe », dans *De l'univers clos au monde infini*, Dehors, Paris, Emilie Hache, p. 27−54.

Laurance W.F., Carolina Useche D., Rendeiro J., Kalka M., Bradshaw C.J.A., Sloan S.P., Laurance S.G., Campbell M., Abernethy K., Alvarez P., Arroyo-Rodriguez V., Ashton P., *et al.* 2012, « Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas », *Nature*, *489*, 7415, p. 290−294.

Lawton J.H., May R.M., 1995, *Extinction rate*, Oxford University Press, 246 p.

Le Viol I., Jiguet F., Brotons L., Herrando S., Lindstrom A., Pearce-Higgins J.W., Reif J., Van Turnhout C., Devictor V., 2012, « More and more generalists: two decades of changes in the European avifauna », *Biology Letters*, *8*, 5, p. 780−782.

Leakey R.E., Lewin R., 1996, *The Sixth Extinction: Biodiversity and Its Survival*, Phoenix, 271 p.

Lecomte J., 1999, « Réflexions sur la naturalité », *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, *37*, p. 5–10.

Lefebvre T., Moncorps S., 2010, *Les espaces protégés français : une pluralité d'outils au service de la conservation de la biodiversité*, Paris, Comité français de l'UICN.

Lefeuvre J.C., 2000, « La production végétale des zones humides », dans *Fonctions et valeurs des zones humides*, E Fustec and JC Lefeuvre, Paris, Dunod Press, p. 211-243.

Lefeuvre J.C., Mouton J.P., Mauxion A., 2009, *L'histoire de la baie du Mont-Saint-Michel et de son abbaye*, Rennes, Ouest-France, 287 p.

Leopold A., 1949, *A Sand County Almanac, and Sketches Here and There*, Oxford University Press, 260 p.

Lepart J., Marty P., 2006, « La nature : un antimonde ? », *Géographie et cultures*, 57, p. 87−102.

Lesslie R.G., Taylor S.G., 1985, « The wilderness continuum concept and its implications for Australian wilderness preservation policy », *Biological Conservation*, *32*, 4, p. 309–333.

Levé F., 2002, « Inventaire floristique et cartographie de la végétation de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon (Charente- Maritime) en vue de la gestion et de la protection de sa faune et de sa flore », Rapport de DESS, Université de Brest.

Li X., Chen X., Zhao Y., Xu J., Chen F., Li H., 2013, « Automatic intercalibration of night-time light imagery using robust regression », *Remote Sensing Letters*, *4*, 1, p. 45−54.

Li X., Zhou Y., 2017, « Urban mapping using DMSP/OLS stable night-time light: a review », *International Journal of Remote Sensing*, *38*, 21, p. 6030−6046.

Lim H.C., Sodhi N.S., 2004, « Responses of avian guilds to urbanisation in a tropical city », *Landscape and Urban Planning*, *66*, 4, p. 199-215.

Lin S., Wu R., Hua C., Ma J., Wang W., Yang F., Wang J., 2016, « Identifying local-scale wilderness for on-ground conservation actions within a global biodiversity hotspot », *Scientific Reports*, *6*: 25898.

Liu Z., He C., Zhang Q., Huang Q., Yang Y., 2012, « Extracting the dynamics of urban expansion in China using DMSP-OLS nighttime light data from 1992 to 2008 », *Landscape and Urban Planning*, *106*, 1, p. 62−72.

Liu Z., He C., Zhou Y., Wu J., 2014, « How much of the world's land has been urbanized, really? A hierarchical framework for avoiding confusion », *Landscape Ecology*, *29*, 5, p. 763-771.

Loh J., Green R.E., Ricketts T., Lamoreux J., Jenkins M., Kapos V., Randers J., 2005, « The Living Planet Index: using species population time series to track trends in biodiversity », *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, *360*, 1454, p. 289−295.

Longcore T., Rich C., 2004, « Ecological light pollution », *Frontiers in Ecology and the Environment*, *2*, 4, p. 191−198.

Lorber D., Vallauri D., 2007, « Contribution à l'analyse des forêts anciennes de l'écorégion Méditerranée », *Critères et indicateurs du gradient de naturalité. Rapport WWF, Marseille*, p. 95.

Ludlam J.P., Shull D.H., Buchsbaum R., 2002, « Effects of haying on salt-marsh surface invertebrates », *The Biological Bulletin*, *203*, 2, p. 250-251.

Machado A., 2004, « An index of naturalness », *Journal for Nature Conservation*, *12*, 2, p. 95−110.

Malczewski J., 2006, « GIS-based multicriteria decision analysis: a survey of the literature », *International Journal of Geographical Information Science*, *20*, 7, p. 703−726.

Marris E., 2007, « Conservation priorities: What to let go », *Nature*, *450*, 7167, p. 152−155.

Marris E., 2016, « La nature est partout, il faut simplement apprendre à la voir », conférence « TED_ show, https://www.ted.com/talks/emma_marris_nature_is_everywhere_we_just_need_to_learn_to_see_it?language=fr.

Martinuzzi S., Radeloff V.C., Joppa L.N., Hamilton C.M., Helmers D.P., Plantinga A.J., Lewis D.J., 2015, « Scenarios of future land use change around United States' protected areas », *Biological Conservation*, *184*, p. 446−455.

Mathevet R., 2004, *Camargue incertaine : Sciences, usages et natures*, Paris, Buchet Chastel, 208 p.

Mathevet R., Godet L., 2015, *Pour une géographie de la conservation*, Paris, L'Harmattan, 404 p.

McCloskey J.M., Spalding H., 1989, « A reconnaissance-level inventory of the amount of wilderness remaining in the world », *Ambio*, p. 221–227.

Mcdonald R.I., Forman R.T.T., Kareiva P., Neugarten R., Salzer D., Fisher J., 2009, « Urban effects, distance, and protected areas in an urbanizing world », *Landscape and Urban Planning*, *93*, 1, p. 63−75.

Mcdonald R.I., Kareiva P., Forman R.T.T., 2008, « The implications of current and future urbanization for global protected areas and biodiversity conservation », *Biological Conservation*, *141*, 6, p. 1695−1703.

McGarigal K., 2014, « FRAGSTATS help », *Pieejams: http://www. umass. edu/landeco/research/fragstats/documents/fragstats. help*, *4*.

McGarigal K., Cushman S., Ene E., 2002, « Frgastats v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps »,.

McGarigal K., Romme W.H., Crist M., Roworth E., 2001, « Cumulative effects of roads and logging on landscape structure in the San Juan Mountains, Colorado (USA) », *Landscape Ecology*, *16*, 4, p. 327–349.

McKinney M., Lockwood J., 1999, « Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction », *Trends in Ecology & Evolution*, *14*, p. 450−453.

McKinney M.L., 2006, « Urbanization as a major cause of biotic homogenization », *Biological Conservation*, *127*, 3, p. 247-260.

Meyer L.A., Sullivan S.M.P., 2013, « Bright lights, big city: influences of ecological light pollution on reciprocal stream–riparian invertebrate fluxes », *Ecological applications*, *23*, 6, p. 1322–1330.

Millennium Ecosystem Assessment, 2005, *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*, World Resources Institute, Washington, DC, 86 p.

Miller A.J., 2002, *Subset selection in regression*, 2. ed, Boca Raton, Fla., Chapman & Hall/CRC (Monographs on statistics and applied probability), 238 p.

Miller S., Straka W., Mills S., Elvidge C., Lee T., Solbrig J., Walther A., Heidinger A., Weiss S., 2013, « Illuminating the Capabilities of the Suomi National Polar-Orbiting Partnership (NPP) Visible Infrared Imaging Radiometer Suite (VIIRS) Day/Night Band », *Remote Sensing*, *5*, 12, p. 6717−6766.

Mills G.S., Dunning Jr. J.., Bates J.M., 1989, « Effects of urbanization on breeding bird community structure in southwestern desert habitats », *The Condor*, 91, p. 416-428.

Mills S., Weiss S., Liang C., 2013, « VIIRS day/night band (DNB) stray light characterization and correction » Butler J.J., Xiong X. (Jack), Gu X. (dirs.), *88661P*.

Ministère de l'écologie, du Développement durable et de l'énergie, 2010, « Stratégie nationale pour la biodiversité 2011-2020 ».

Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Brooks T.M., Pilgrim J.D., Konstant W.R., Da Fonseca G.A.B., Kormos C., 2003, « Wilderness and biodiversity conservation », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *100*, 18, p. 10309–10313.

Mora C., Tittensor D.P., Adl S., Simpson A.G.B., Worm B., 2011, « How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? », *PLOS Biology*, *9*, 8, p. e1001127.

Muir J., 1911, *My first summer in the Sierra*, Houghton Mifflin, 353 p.

Muir J., 1916, *A Thousand-mile Walk to the Gulf*, Houghton Mifflin, 288 p.

Müller A., Bøcher P.K., Svenning J.-C., 2015, « Where are the wilder parts of anthropogenic landscapes? A mapping case study for Denmark », *Landscape and Urban Planning*, *144*, p. 90-102.

Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Da Fonseca G.A., Kent J., 2000, « Biodiversity

hotspots for conservation priorities », *Nature*, *403*, 6772, p. 853−858.

Nagendra H., Mairota P., Marangi C., Lucas R., Dimopoulos P., Honrado J.P., Niphadkar M., Mücher C.A., Tomaselli V., Panitsa M., Tarantino C., Manakos I., Blonda P., 2015, « Satellite Earth observation data to identify anthropogenic pressures in selected protected areas », *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, *37*, p. 124-132.

Nally R.M., 2000, « Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between – and reconciliation of – 'predictive' and 'explanatory' models », *Biodiversity & Conservation*, *9*, 5, p. 655-671.

Nash R.F., 2001, *Wilderness and the American Mind*, 4th edition, Yale University Press, 426 p.

Nicholson E.M., 272apr. J.-C., *Birds and Men. Collins New Naturalist Library*.

Nowakowski J.J., 1996, « Changes in the breeding avifauna of Olsztyn (NE Poland) in the years 1968-1993 », *Acta Ornithologica*, 31, p. 39-44.

Nuorteva P., 1963, « Synanthropy of blowflies (Dipt., Calliphoridae) in Finland. », *Annales Entomologici Fennici*, *29*, 1, p. 1-49.

Nuorteva P., 1971, « The synanthropy of birds as an expression of the ecological cycle disorder caused by urbanization », *Annales Zoologici Fennici*, *8*, 4, p. 547-553.

OECD, 1996, « Guidelines for aid agencies for improved conservation and sustainable use of tropical and subtropical wetlands », Paris, Organisation for Economic Co-operation and Development.

Ólafsdóttir R., Runnström M.C., 2011, « How Wild is Iceland? Wilderness Quality with Respect to Nature-based Tourism », *Tourism Geographies*, *13*, 2, p. 280-298.

Olson D.M., Dinerstein E., Wikramanayake E.D., Burgess N.D., Powell G.V.N., Underwood E.C., D'Amico J.A., Itoua I., Strand H.E., Morrison J.C., Loucks C.J., Allnutt T.F., Ricketts T.H., Kura Y., Lamoreux J.F., Wettengel W.W., Hedao P., Kassem K.R., 2001, « Terrestrial ecoregions of the worlds: A new map of life on Earth », *Bioscience*, *51*, 11, p. 933−938.

Orsi F., Geneletti D., Borsdorf A., 2013, « Mapping wildness for protected area management: A methodological approach and application to the Dolomites UNESCO World Heritage Site (Italy) », *Landscape and Urban Planning*, *120*, p. 1-15.

Pandey B., Zhang Q., Seto K.C., 2017, « Comparative evaluation of relative calibration methods for DMSP/OLS nighttime lights », *Remote Sensing of Environment*, *195*, p. 67−78.

Paracchini M.L., Capitani C., 2011, *Implementation of a EU wide indicator for the rural-agrarian landscape in support of COM(2006) 508 "Development of agri-environmental indicators for monitoring the integration of environmental concerns into the Common Agricultural Policy"*., Luxembourg, European Commission Institute for Environment and Sustainability.

Parlement européen, « European Parliament resolution of 3 February 2009 on Wilderness in Europe (2008/2210(INI)) »

Peterken G.F., 1996, *Natural Woodland: Ecology and Conservation in Northern Temperate Regions*, Cambridge University Press, 542 p.

Pétillon J., Ysnel F., Canard A., Lefeuvre J.-C., 2005, « Impact of an invasive plant (Elymus athericus) on the conservation value of tidal salt marshes in western France and implications for management: Responses of spider populations », *Biological Conservation*, *126*, 1, p. 103-117.

Pétillon J., Ysnel F., Lefeuvre J.-C., Canard A., 2005, « Are salt marsh invasions by the grass elymus athericus a threat for two dominant halophilic wolf spiders? », *Journal of Arachnology*, *33*, 2, p. 236-242.

Petit C.C., Lambin E.F., 2002, « Long-term land-cover changes in the Belgian Ardennes (1775–1929): model-based reconstruction vs. historical maps », *Global Change Biology*, *8*, 7, p. 616–630.

Pidgeon A.M., Flather C.H., Radeloff V.C., Lepczyk C.A., Keuler N.S., Wood E.M., Stewart S.I., Hammer R.B., 2014, « Systematic Temporal Patterns in the Relationship Between Housing Development and Forest Bird Biodiversity: Housing and Bird Diversity », *Conservation Biology*, *28*, 5, p. 1291-1301.

Pignocchi A., 2017, « Le réensauvagement, contre-point radical à notre monde unifié (un entretien avec Alessandro Pignocchi) », *Le Partage*.

Plutzar C., Hejjas F., Zika M., Kohler B., 2013, « Linking the wilderness continuum concept to protected areas », *5th Symposium for Research in Protected Areas. Mittersill, Hohe Tauern National Park Region, Austria. Conference Volume, Part II/2*, p. 587–590.

Poague K.L., Johnson R.J., Young L.J., 2000, « Bird Use of Rural and Urban Converted Railroad Rights-of-Way in Southeast Nebraska », *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, *28*, 4, p. 852-864.

Polak T., Korine C., Yair S., Holderied M.W., 2011, « Differential effects of artificial lighting on flight and foraging behaviour of two sympatric bat species in a desert », *Journal of Zoology*, 285, p. 21−27.

Pollock L.J., Thuiller W., Jetz W., 2017, « Large conservation gains possible for global biodiversity facets », *Nature*, *546*, 7656, p. 141−144.

Pressey R.L., Cabeza M., Watts M.E., Cowling R.M., Wilson K.A., 2007, « Conservation planning in a changing world », *Trends in Ecology & Evolution*, *22*, 11, p. 583−592.

Prinet A., 1998, « Carte de végétation de la réserve naturelle de la baie de l'Aiguillon (Vendée) », Rapport de DESS, Université de Strasbourg.

Radeloff V.C., Stewart S.I., Hawbaker T.J., Gimmi U., Pidgeon A.M., Flather C.H., Hammer R.B., Helmers D.P., 2010, « Housing growth in and near United States protected areas limits their conservation value », *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*, 2, p. 940−945.

Rahman M.L., Tarrant S., McCollin D., Ollerton J., 2012, « Influence of habitat quality, landscape structure and food resources on breeding skylark (Alauda arvensis) territory distribution on restored landfill sites », *Landscape and Urban Planning*, *105*, 3, p. 281-287.

Renetzeder C., Schindler S., Peterseil J., Prinz M.A., Mücher S., Wrbka T., 2010, « Can we measure ecological sustainability? Landscape pattern as an indicator for naturalness and land use intensity at regional, national and European level », *Ecological Indicators*, *10*, 1, p. 39−48.

Ridder B., 2007a, « The naturalness versus wildness debate: Ambiguity, inconsistency, and unattainable objectivity », *Restoration Ecology*, *15*, 1, p. 8–12.

Ridder B., 2007b, « An Exploration of the Value of Naturalness and Wild Nature », *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, *20*, 2, p. 195−213.

Ripple W.J., Wolf C., Newsome T.M., Galetti M., Alamgir M., Crist E., Mahmoud M.I., Laurance W.F., 15 364 scientist signatories from 184 countries, 2017, « World Scientists' Warning to Humanity: A Second Notice », *BioScience*, *67*, 12, p. 1026–1028.

Rossi M., Vallauri D., 2013, *Evaluer la naturalité. Guide pratique, version 1.2*, Marseille, WWF, 154 p.

Sanderson E.W., Jaiteh M., Levy M.A., Redford K.H., Wannebo A.V., Woolmer G., 2002, « The Human Footprint and the Last of the Wild », *BioScience*, *52*, 10, p. 891.

Sanderson, J. (dir.), 1999, *Landscape Ecology: A Top Down Approach*, 1 edition, CRC Press, 272 p.

Santini Luca, Saura Santiago, Rondinini Carlo, Loyola Rafael, 2015, « Connectivity of the global network of protected areas », *Diversity and Distributions*, *22*, 2, p. 199−211.

Saunders S.C., Mislivets M.R., Chen J., Cleland D.T., 2002, « Effects of roads on landscape structure within nested ecological units of the Northern Great Lakes Region, USA », *Biological conservation*, *103*, 2, p. 209–225.

Saura S., Bastin L., Battistella L., Mandrici A., Dubois G., 2017, « Protected areas in the world's ecoregions: How well connected are they? », *Ecological Indicators*, *76*, p. 144−158.

Schmitz O.J., Lawler J.J., Beier P., Groves C., Knight G., Boyce D.A., Bulluck J., Johnston K.M., Klein M.L., Muller K., Pierce D.J., Singleton W.R., Strittholt J.R., Theobald D.M., Trombulak S.C., Trainor A., 2015, « Conserving Biodiversity: Practical Guidance about Climate Change Adaptation Approaches in Support of Land-use Planning », *Natural Areas Journal*, *35*, 1, p. 190−203.

Schnitzler A., 2014, « Towards a new European wilderness: Embracing unmanaged forest growth and the decolonisation of nature », *Landscape and Urban Planning*, *126*, p. 74−80.

Schnitzler A., Génot J.-C., 2012, *La France des friches : de la ruralité à la féralité*, Versailles, Quae, 192 p.

Schnitzler A., Génot J.-C., Wintz M., 2008, « espaces protégés : de la gestion conservatoire vers la non-intervention », *Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 56, p. 29−43.

Schnitzler A., Génot J.-C., Wintz M., Hale B.W., 2008, « Naturalness and Conservation in France », *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, *21*, 5, p. 423−436.

Scholte P., De Groot W.T., 2010, « From Debate to Insight: Three Models of Immigration to Protected Areas », *Conservation Biology*, *24*, 2, p. 630−632.

Scott D.W., 2001, « "Untrammeled","Wilderness Character," », *Wild Earth*, p. 72–79.

Scottish Natural Heritage, 2012, *Public Perception Survey of Wildness in Scotland*, 102 p.

Seiler A., 2001, « Ecological effects of roads: a review », *Introductory research essay*, *9*, p. 1–40.

Selig E.R., Bruno J.F., 2010, « A global analysis of the effectiveness of marine protected areas in preventing coral loss », *PLoS One*, *5*, 2, p. e9278.

Sharps Elwyn, Smart Jennifer, Skov Martin W., Garbutt Angus, Hiddink Jan G., Robinson Rob, 2015, « Light grazing of saltmarshes is a direct and indirect cause of nest failure in Common Redshank Tringa totanus », *Ibis*, *157*, 2, p. 239-249.

Siipi H., 2004, « Naturalness in biological conservation », *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, *17*, 6, p. 457–477.

Skaloš J., Weber M., Lipský Z., Trpáková I., Šantrůčková M., Uhlířová L., Kukla P., 2011, « Using old military survey maps and orthophotograph maps to analyse long-term land cover changes – Case study (Czech Republic) », *Applied Geography*, *31*, 2, p. 426−438.

Small C., Elvidge C.D., 2011, « Mapping Decadal Change in Anthropogenic Night Light », *Procedia Environmental Sciences*, *7*, p. 353−358.

Small C., Nicholls R.J., 2003, « A global analysis of human settlement in coastal zones », *Journal of Coastal Research*, p. 584–599.

Soulé M.E., 1985, « What is conservation biology? », *BioScience*, p. 727–734.

Soulé M.E., Terborgh J., 1999, « Conserving nature at regional and continental scales—a scientific

program for North America », *BioScience*, *49*, 10, p. 809−817.

Soulé M.E., Wilcox B., 1980, *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*, Reissue edition, Sinauer Associates Inc, 395 p.

Spiers A.G., 1999, « Review of international/continental wetland resources », *Global review of wetland resources and priorities for inventory. Supervising Scientist Report*, 144, p. 63–104.

Steffen W., Broadgate W., Deutsch L., Gaffney O., Ludwig C., 2015, « The trajectory of the Anthropocene: the great acceleration », *The Anthropocene Review*, *2*, 1, p. 81–98.

Steffen W., Crutzen P.J., McNeill J.R., 2007, « The Anthropocene: Are Humans Now Overwhelming the Great Forces of Nature », *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, *36*, 8, p. 614−621.

Steffen, W.L. (dir.), 2004, *Global change and the earth system: a planet under pressure*, Berlin, Springer (Global Change - The IGBP Series), 336 p.

Stone E.L., Jones G., Harris S., 2009, « Street Lighting Disturbs Commuting Bats », *Current Biology*, *19*, 13, p. 1123−1127.

Strano E., Nicosia V., Latora V., Porta S., Barthélemy M., 2012, « Elementary processes governing the evolution of road networks », *Scientific Reports*, *2:* 296.

Tapia-Armijos M.F., Homeier J., Draper Munt D., 2017, « Spatio-temporal analysis of the human footprint in South Ecuador: Influence of human pressure on ecosystems and effectiveness of protected areas », *Applied Geography*, *78*, p. 22−32.

Tessier M., Vivier J.-P., Ouin A., Gloaguen J.-C., Lefeuvre J.-C., 2003, « Vegetation dynamics and plant species interactions under grazed and ungrazed conditions in a western European salt marsh », *Acta Oecologica*, *24*, 2, p. 103-111.

Theobald D.M., Miller J.R., Hobbs N.T., 1997, « Estimating the cumulative effects of development on wildlife habitat », *Landscape and Urban Planning*, *39*, 1, p. 25-36.

Thoreau H.D., 1854, *Walden ; or, life in the woods*, Boston, Ticknor and Fields, 224 p.

Underwood C.N., Davies T.W., Queirós A.M., 2017, « Artificial light at night alters trophic interactions of intertidal invertebrates » Quinn J. (dir.), *Journal of Animal Ecology*, *86*, 4, p. 781−789.

Valéry L., Bouchard V., Lefeuvre J.-C., 2004, « Impact of the invasive native species Elymus athericuson carbon pools in a salt marsh », *Wetlands*, *24*, 2, p. 268-276.

Vallauri D., Grel A., Granier E., Dupouey J.-L., 2012, « Les forêts de Cassini », *Analyse quantitative et comparaison avec les forêts actuelles. Rapport WWF/INRA, Marseille*, p. 64.

Vallauri D., Rossi M., Cateau E., 2015, « La nature en forêt : qualités clés à conserver », *Revue Forestière Française*, *LXVII*, 2, p. 157−172.

Venter O., Sanderson E.W., Magrach A., Allan J.R., Beher J., Jones K.R., Possingham H.P., Laurance W.F., Wood P., Fekete B.M., Levy M.A., Watson J.E.M., 2016, « Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation », *Nature Communications*, *7*, p. 1−11.

Verger F., 1968, *Les marais des côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche et leurs marges maritimes, étude de géomorphologie littorale.*, Thèse de doctorat, Paris, Bordeaux, 541 p.

Verger F., 2009, *Zones humides du littoral français : estuaires, deltas, marais et lagunes*, Paris, Belin, 447 p.

Verger F., Ghirardi R., 2005, *Marais maritimes et estuaires : Du littoral français*, Paris, Belin, 335 p.

Verhoeven J.T.A., 2014, « Wetlands in Europe: Perspectives for restoration of a lost paradise », *Ecological Engineering*, *66*, p. 6-9.

Vianna E.E., Brum J.G., Ribeiro P.B., Berne M.E.A., Silveira P.J., 1998, « Synanthropy of Calliphoridae (Diptera) in Pelotas, Rio Grande, Do Sul State, Brazil », *The Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, 7, p. 141-147.

Vickery J.A., Tallowin 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 », *Journal of Applied Ecology*, *38*, 3, p. 647-664.

Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J., Melillo J.M., 1997, « Human domination of Earth's ecosystems », *Science*, *277*, 5325, p. 494–499.

Wackernagel M., 1996, *Our ecological footprint : reducing human impact on the earth* /, New Society Publishers, 160 p.

Walcott C.F., 1974, « Changes in Bird Life in Cambridge, Massachusetts from 1860 to 1964 », *The Auk*, *91*, 1, p. 151-160.

Walz U., Stein C., 2014, « Indicators of hemeroby for the monitoring of landscapes in Germany », *Journal for Nature Conservation*, *22*, 3, p. 279-289.

Walz U., Stein C., 2014, « Indicators of hemeroby for the monitoring of landscapes in Germany », *Journal for Nature Conservation*, *22*, 3, p. 279−289.

Wang C., Ducruet C., Wang W., 2015, « Evolution, accessibility and dynamics of road networks in China from 1600 BC to 1900 AD », *Journal of Geographical Sciences*, *25*, 4, p. 451-484.

Waters C.N., Zalasiewicz J., Summerhayes C., Barnosky A.D., Poirier C., Ga uszka A., Cearreta A., Edgeworth M., Ellis E.C., Ellis M., Jeandel C., Leinfelder R., McNeill J.R., Richter D. d., Steffen W., Syvitski J., Vidas D., Wagreich M., Williams M., Zhisheng A., Grinevald J., Odada E., Oreskes N., Wolfe A.P., 2016, « The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene », *Science*, *351*, 6269, p. 2622-2622.

Weng Y.-C., 2007, « Spatiotemporal changes of landscape pattern in response to urbanization », *Landscape and Urban Planning*, *81*, 4, p. 341-353.

Whittaker R.J., Araújo M.B., Jepson P., Ladle R.J., Watson J.E., Willis K.J., 2005, « Conservation biogeography: assessment and prospect », *Diversity and distributions*, *11*, 1, p. 3–23.

Williams J.N., 2013, « Humans and biodiversity: population and demographic trends in the hotspots », *Population and Environment*, *34*, 4, p. 510−523.

Williams L., Noblitt G.C., Buchsbaum R., 2001, « The effects of salt marsh haying on benthic algal biomass », *The Biological Bulletin*, *201*, 2, p. 287-288.

Wilson J.B., 1990, « Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's 'Paradox of the Plankton': evidence from New Zealand plant communities », *New Zealand Journal of Ecology*, 13, p. 17–42.

Wilson J.D., Evans J., Browne S.J., King J.R., 1997, « Territory Distribution and Breeding Success of Skylarks Alauda arvensis on Organic and Intensive Farmland in Southern England », *The Journal of Applied Ecology*, *34*, 6, p. 1462-1478.

Wilson K., Pressey R.L., Newton A., Burgman M., Possingham H., Weston C., 2005, « Measuring and Incorporating Vulnerability into Conservation Planning », *Environmental Management*, *35*, 5, p. 527−543.

Winter M., Devictor V., Schweiger O., 2013, « Phylogenetic diversity and nature conservation: where

are we? », *Trends in Ecology & Evolution*, *28*, 4, p. 199−204.

Wittemyer G., Elsen P., Bean W.T., Burton A.C.O., Brashares J.S., 2008, « Accelerated human population growth at protected area edges », *Science*, *321*, 5885, p. 123−126.

Woolmer G., Trombulak S.C., Ray J.C., Doran P.J., Anderson M.G., Baldwin R.F., Morgan A., Sanderson E.W., 2008, « Rescaling the Human Footprint: A tool for conservation planning at an ecoregional scale », *Landscape and Urban Planning*, *87*, 1, p. 42−53.

Wu J., 2014, « Urban ecology and sustainability: The state-of-the-science and future directions », *Landscape and Urban Planning*, *125*, p. 209-221.

Xie F., Levinson D., 2007, « Measuring the structure of road networks », *Geographical analysis*, *39*, 3, p. 336–356.

Zechmeister H.G., Moser D., 2001, « The influence of agricultural land-use intensity on bryophyte species richness », *Biodiversity and Conservation*, *10*, 10, p. 1609–1625.

Zhang Q., Pandey B., Seto K.C., 2016, « A Robust Method to Generate a Consistent Time Series From DMSP/OLS Nighttime Light Data », *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, *54*, 10, p. 5821−5831.

Table des figures

Figure 0.1. Schéma synthétique des approches de quantification et de cartographie de l'anthropisation. p.17

Figure 0.2. Schéma des trois angles de lectures des six chapitres du manuscrit. p.21

Figure 0.3. Graphique des combinaisons d'approches thématiques mobilisées par chapitre. p.23

Figure 0.4. Emboîtement scalaire des sites étudiés, de la plus large à la plus petite emprise (A) l'emprise mondiale subdivisée en écorégions terrestres (TER), (d'après Olson *et al.* 2001) ; (B) l'emprise de France métropolitaine ; (C) la zone humide du Marais Poitevin et (D) les schorres de la baie de l'Aiguillon. p.25

Figure 0.5. Représentation temporelle de l'ensemble des données mobilisées dans le manuscrit de thèse. Chaque barre noire représente une donnée annuelle, reliée son emprise spatiale. p.26

Figure 1.1. Global map of the mean Artificial Light At Night (ALAN) from 1993 to 2012 (A) and its temporal trend (B) over the same period as assessed by a pixel-to-pixel simple linear regression performed on the Digital Numbers (DN) of the Defense Meteorological Satellite Program - Operational Linescane System (DMSP-OLS) Night-Time Light (NTL) archive. See Appendix 1.4 for the map of the standard deviation (C) around the mean (related to map A), and the map of the coefficient of determination (D) of the linear regressions (related to map B). p.41

Figure 1.2. Plots of (A) mean Artificial Light at Night (ALAN) and (B) its temporal trend according to the distance (in km) from (i) Protected Area (PA) borders and (ii) Biodiversity Hotspot (BH) borders. Mean ALAN are given in Digital Numbers (DN * 100) from the Defense Meteorological Satellite Program - Operational Linescane System (DMSP-OLS) Night-Time Light (NTL) archive. Trend in ALAN are given in DN value *100/year and distances are given in km. X-axis corresponds to the mean values of (A) mean ALAN and (B) trend in classes of ALAN ; Y-axis corresponds to the mean distance of the classes. Curves represent generalized additive model (GAMs) with a smoothed function (s) of the distance (Trend or Mean~s(distance)) and the colored shade represent the standard errors. p.44

Figure 1.3. Plots of (A) mean ALAN and (B) its temporal trend according to the distance from (i) PA and (ii) BH borders for each of the 6 realms. Means ALAN are given in DN values, trends ALAN in DN value/year and distances in kilometers. Curves represent generalized additive model (GAMs) with a smoothed function (s) of the distance (Trend or Mean~s(distance)). p.52

Figure 2.1. Number of bird species according to their status as urban dwellers (indicator S1) or as urban winners (indicator S2). The sizes of the circles are proportional to the number of species in each category. Bars indicate to total number of species in row and columns. Black indicates the number of species with positive abundance trends from 2000 to 2012, grey indicates the number of species with non-significant abundance traits from 2000 to 2012, white indicates the number of species with negative abundance trends from 2000 to 2012. Numbers indicate the number of species in each category which are labelled from "A" to "I". p.67

Figure 2.2. Relation between species richness (Y-axis) and the synanthropy of the communities (C1, X-axis on the first graph; C2, X-axis on the second graph). Black lines represent the polynomial regressions. p.69

Figure 2.3. Temporal trend of C1 (left) and C2 (right) from 2001 to 2012 (first year set to zero). For C1 and C2, we proposed 3 different indicators respectively based on raw abundances of birds (first line), log-transformed abundances of birds (middle) or presence-absence of bird species (third line). Dashed lines represent errors around the mean. p.71

Figure 2.4. Spatial distribution of the synanthropy of bird communities according to the C1 indicator and the C2 indicator, based on raw abundances of birds, log-transformed abundances of birds, or presence-absence of bird species. Black dots correspond to the monitored plots in the French Breeding Bird Survey. For an illustrative purpose, the distribution of buildings as well as the distribution of the main cities were also mapped. p.73

Figure 2.5. Spatio-temporal trends in C1 (first line) and C2 (second line). Linear trend (left) and R^2 (right) associated to the linear models. Dashed lines represent the spatial limit of the overlap of the maps of C1 and C2 between 2002 and 2012. ..... p.74

Figure 3.1. Location of the study site. p.89

Figure 3.2. Diagram of image and data processing views in a sampling example (2 x 2 km, located in the figure 3.1 for each of the four years with (a) the original documents used, (b) the digitalization process of roads and buildings, (c) the calculation of densities of roads and buildings and (d) the calculation of the distance from roads and buildings. p.92

Figure 3.3. Evolution of the population (in number of inhabitants), densities of roads and buildings (in base 100) and ratio of cropland and grassland from 1705 to 2014 taken from Godet et Thomas (2013). p.93

Figure 3.4. Maps of the density of (a) roads in km per km² and (b) buildings in number of buildings per km² (b) for 1705, 1820, 1950 and 2014. ..... p.95

Figure 3.5. Remoteness (in meters) from (A) buildings, (B) roads, (C) buildings and roads pooled together, categorized into five classes, in 1705, 1820, 1950, 2014 and represented in 2014 in relative areas covered by each of the 5 classes (D). p.97

Figure 4.1. Carte extraite de McCloskey et Spalding (1989). p.111

Figure 4.2. Carte mondiale de l'empreinte humaine, d'après Sanderson et al. (2002). Le gradient de couleurs représente le degré d'influence humaine allant du vert foncé (catégorie ayant le degré d'influence le plus faible) jusqu'au noir (degré d'influence le plus élevé). p.112

Figure 4.3. Carte du degré de wildness des État-Unis d'Amérique, d'après Aplet et al (2000). p.113

Figure 4.4. Carte européenne de l'indice de qualité de wilderness, disponible sur le site de l'agence européenne de l'environnement (https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/figureures/wilderness-quality-index). p.114

Figure 4.5. Cartes nationales de (A) la distance aux infrastructures principales en Norvège, d'après (http://inonkart.miljodirektoratet.no/inon/kart#) ; (B) la « proportion d'hypothétique wilderness » en Islande, d'après Ólafsdóttir and Runnström (2011) ; (C) la wildness en Écosse, d'après SNH (2012) ; et (D) la qualité relative de wilderness au Danemark, d'après Müller et al (2015). p.115

Figure 4.6. Localisation de la zone de test de la méthodologie. p.117

Figure 4.7. Schéma méthodologique de la cartographie des pressions anthropiques (PA) cumulées. p.118

Figure 4.8. Schéma de la méthode de production de la carte d'*hemeroby* de l'occupation du sol. p.124

Figure 4.9. Cartes des 9 indicateurs individuels de pression anthropique. p.129

Figure 4.10. Boites à moustaches des valeurs normalisées des 9 indicateurs individuels de pression anthropique. p.130

Figure 4.11. Cartes des Pressions Anthropiques Cumulées (CPAC) avec (a) une pondération égale des pressions, (b) une pondération issue du groupe d'expert et (c) l'application du schéma de pondération de l'étude menée par le Scottish Natural Heritage. p.132

Figure 4.12. Cartes issues de l'analyse de sensibilité avec (a) la carte des pressions anthropiques cumulées (CPAC) basée sur la moyenne des trois schémas de pondération et représentée par classes d'égales surfaces et (b) la carte de l'écart-type associé à la moyenne. p.133

Figure 4.13. Carte des pressions anthropiques cumulées pondérée par la moyenne dans trois schémas de pondération (égale, « experte » et Scottish Natural Heritage). p.135

Figure 4.14. Histogramme de la moyenne et de l'écart-type des pressions anthropiques cumulées dans les aires protégées (barre de gauche) et à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude (barre de droite). p.136

Figure. 4.15. Carte des aires protégées (d'après liste de l'inventaire national du patrimoine naturel) incluses dans le périmètre de la zone d'étude. p.137

Figure 4.16. Histogramme de la moyenne des valeurs de PAC par aires protégées de la zone d'étude. p.138

Figure 4.17. Histogramme de la moyenne des pressions anthropiques cumulées des aires protégées classées par statut de protection. p.140

Figure 4.18. Carte des espaces protégés représentés en hachures noires (carte A), confrontés aux espaces à faibles pressions anthropiques représentés en bleu (carte B), scindés ensuite entre les espaces protégés en vert clair et les espaces non protégés en vert foncé (carte C). p.141

Figure 4.19. Orthophotographies (IGN, 2012) (colonne de gauche) et cartes de pressions anthropiques cumulées (colonne de droite) de l'arrêté de protection de biotope du marais de Liberge (A) et de la réserve naturelle nationale de Grand-Lieu (B). p.142

Figure 5.1. Gradients et processus des trois facettes de naturalité (i.e. intégrité biophysique, spontanéité, continuités spatio-temporelles). p.161

Figure 5.2. Carte du Marais Poitevin (d'après Godet *et al.* 2015). p.162

Figure 5.3. Schéma étape par étape de la méthodologie, des données et outils utilisés pour quantifier et cartographier les trois facettes de la naturalité. p.163

Figure 5.4. Catégorisation de l'espace en 8 classes, en fonction des valeurs des trois facettes de naturalité (i.e. intégrité biophysique, spontanéité, continuités spatio-temporelles). p.166

Figure 5.5. Représentations cartographiques des trois facettes de naturalité (intégrité biophysique, spontanéité, continuités spatio-temporelles) en valeurs issues des indices normalisés. p.168

Figure 5.6. Nuage de points tridimensionnel de l'espace du MP en fonction des valeurs des trois facettes de naturalité (intégrité biophysique, spontanéité, continuités spatio-temporelles). Chaque point est égal à 1 hectare (n =101 328) et le dégradé de couleur représente la catégorie d'appartenance du point. p.169

Figure 5.7. Représentation cartographique de l'espace du Marais Poitevin en fonction de la catégorie de naturalité. p.170

Figure 6.1. Map of the study area showing the location of the Bay of Aiguillon. p.182

Figure 6.2. Dating of the reclaimed areas and the saltmarsh patches. p.183

Figure 6.3. Maps of mowed areas of the Bay of Aiguillon in 2006, 2010, 2011 and 2012. ....p.184

Figure 6.4. Map of the six main saltmarsh habitats. p.185

Figure 6.5. Total area (in hectares) of each habitat included in different types of saltmarsh patches: mowed or not; and from young saltmarsh patches (dating from 2006) to very old saltmarsh patches (dating from 1705). p.188

Figure 6.6. Relationships between plant communities, mowing and bird abundance in 2011, 2012 and 2013. The bar charts indicate the percentage of explained variance in bird density, for each of the 7 factors (ATPO: *Atriplex portulacoides*;ELPU: *Elymus pungens*; PUMA: *Puccinellia maritima*; PUMA+ATPO: *Puccinellia maritima* & *Atriplex portulacoides*;PUMA+SA: *Puccinellia maritima* & *Salicornia* spp.;SPMA: *Spartina maritima*; MOW: mowing) independently, as determined by hierarchical partitioning. Black and gray bars illustrate significant independent correlates with positive relationships for black bars and negative relationships for gray bars. White bars represent non-significant correlates. Each R^2 corresponds to the coefficient of determination of a multiple linear regression using the bird densities as a dependent variable and habitat and mowing intensity as factors. p.191

Figure 6.7. Photographs of the three main saltmarsh habitats within the study site. (a) The *Elymus pungens* habitat is mainly located in the old and unmowed saltmarshes. It provides a dense and high vegetation structure selected by Cisticola, Yellow Wagtail, Reed Bunting and Bluethroat. (b) The *Atriplex portulacoides* habitat is typically present along the channel sides. It provides a quite low vegetation structure, not subjected to mowing. It is selected by Reed Bunting and Bluethroat. (c) The *Puccinellia maritima* habitat is found in the middle saltmarsh and is both mowed and drained (by the digging of ditches). This habitat is selected by Skylark and provides a low vegetation structure with the presence of bare areas. p.195

Table des tableaux

Tableau 0.1. Correspondance entre les titres complets des chapitres présentés successivement dans le manuscrit et leurs titres courts associés. p.20

Tableau 1.1. Mean and standard deviation (sd) of distance from PAs, mean ALAN and its temporal trend by classes of distance of the same areas (6,398,350 km²) within and around PAs. p.43

Tableau 1.2. Mean and standard deviation (sd) of distance from BHs, mean ALAN and its temporal trend by classes of distance of the same areas (3,491,525 km²) within and around BHs. p.43

Tableau 1.3. Mean and standard deviation of mean ALAN and trend in ALAN by biogeographical realms. p.50

Tableau 2.1. List of life history traits taken from Cramp (1977-1994). SAI, SGI and SRI are three indices of species commonness taken from Godet *et al.* (2015) reflecting species mean local abundance, species generalization regarding its habitat selection (i.e. the opposite of its specialization), and species geographical range respectively. p.64

Tableau 2.2. Best regression models for urban dwellers and urban winners in relation to species life history traits. 0< P < 0.001 (***); 0.001 < P < 0.01 (**); 0.01< P < 0.05 (*). p.68

Tableau 3.1. Temporal evolution of the maximum and average distance from roads and buildings from 1705 to 2014. ..... p.96

Tableau 3.2. Areas (in ha and in % of the total wetland area) located at a distance greater than 200, 500, 1000, and 1500 meters from the nearest road/building. p.96

Tableau 4.1. Détails des données utilisées p.118

Tableau 4.2. Description des valeurs d'importance des routes (d'après BD TOPO® Version 2.1 – Descriptif de contenu – Octobre 2011). Les valeurs d'importance ont été inversées par rapport à la version de l'IGN pour simplifier le calcul des indices. p.120

Tableau 4.3. Schémas des pondérations utilisées pour les cartographies de pressions anthropiques cumulées. p.126

Tableau 4.4. Application des pondérations des 4 critères de wild areas issues de l'étude du Scottish Natural Heritage (2012) aux 9 indicateurs de pressions anthropiques utilisés pour la cartographie des pressions anthropiques cumulées. p.127

Tableau 4.5. Moyennes et écarts-types associés des valeurs normalisées des 9 indicateurs de pressions anthropiques modélisés. p.130

Tableau 4.6. Matrice de corrélation de Pearson des 9 indicateurs de pressions anthropiques : (1) les lumières artificielles de nuit, (2) la densité de bâti, (3) la distance minimale au bâti, (4) la densité de routes, (5) la distance minimale aux routes, (6) la distance au réseau ferré, (7) l'*hemeroby* de l'occupation du sol, (8) la densité de pylônes électriques, (9) la distance minimale aux lignes électriques. p.131

Tableau 4.7. Moyennes et écarts-types associés des trois cartes de pressions anthropiques cumulées générées respectivement avec (a) une pondération égale des pressions, (b) une pondération issue du groupe d'expert et (c) l'application du schéma de pondération de l'étude menée par le Scottish Natural Heritage. p.133

Tableau 4.8. Moyenne des 3 schémas de pondération par classe (figure 4.12-a) et écart-type associé à la moyenne par classe.....p.134

Tableau 4.9. Liste des aires protégées incluses dans le périmètre de la zone d'étude avec la surface, la moyenne et l'écart-type des pressions anthropiques cumulées, classées par ordre croissant de moyenne de pressions anthropiques.
.....p.139

Tableau 6.1. Seven different "ages" of the current saltmarsh, as estimated by the presence/absence of saltmarsh patches at different dates and without any period of disappearance between two dates. An "X" indicates that the saltmarsh is present.....p.183

Tableau 6.2. Area and abundance mean (2011, 2012, 2013) by year of the 5 bird species for each habitat. p.189

Table des matières

Remerciements **p.7**

Liste des publications **p.9**

INTRODUCTION GÉNÉRALE **p.11**

1. Contexte général **p.11**

1.1. Crise de la biodiversité p.11

1.2. Des causes anthropiques synergiques p.12

1.3. L'anthropocène ou la reconnaissance du caractère global, systémique et irréversible des impacts humains sur la Terre ? p.12

1.4. Diversité des indicateurs et des approches scalaires pour cartographier l'anthropisation et la naturalité p.14

2. Objectifs : Documenter des formes spatio-temporelles de pressions anthropiques qui s'exercent sur la biodiversité puis développer des approches multiscalaires de quantification et de cartographie de l'anthropisation et de la naturalité. **p.18**

2.1. Comment caractériser la répartition, la dynamique temporelle et l'intensité des pressions humaines qui s'exercent sur les milieux naturels et la biodiversité à différentes échelles d'espace et de temps ? p.18

2.2. Quels sont les concepts et méthodes mobilisables en géographie de la conservation pour quantifier et cartographier l'anthropisation et la naturalité ? p.19

3. Contenu du manuscrit **p.20**

3.1. Lectures scalaire, thématique et logique p.20

3.2. Sites étudiés et matériel mobilisé p.23

3.2.1. Emboitement scalaire des sites d'étude *p.23*

3.2.2. Données mobilisées *p.26*

PARTIE I. UNE ANTHROPISATION GLOBALE, ANCIENNE ET STRUCTURANTE **p.29**

Introduction de la première partie **p.31**

CHAPITRE 1. Augmentation mondiale des pollutions lumineuses autour des aires protégées et dans les points chauds de biodiversité **p.33**

Résumé **p.34**

Abstract **p.35**

1. Introduction **p.36**

2. Materials and methods **p.38**
2.1. Nightlight data p.38
2.2. Protected areas (PAs) p.38
2.3. Biodiversity Hotspots (BHs) p.39
2.4. Biogeographical regions p.39
2.5. Distance from PAs and BHs borders p.39
2.6. Mapping the mean ALAN and its temporal trends p.39
2.7. Calculation of ALAN along a continuous gradient of distance from the core to the peripheries of the PAs and the BHs p.40
3. Results **p.41**
3.1. Global picture of the mean ALAN and its temporal trend p.41
3.2. Spatial distribution of ALAN according to the distance from PA and BH borders p.42
4. Discussion **p.45**
4.1. Protected areas are saved from ALAN but not their surroundings p.45
4.2. Biodiversity hotspots are impacted by ALAN, especially their inner periphery p.46
4.3. Limitations and conservation perspectives p.46
Annexe 1.1. ..... **p.49**
Annexe 1.2. ..... **p.50**
Annexe 1.3. ..... **p.53**
Annexe 1.4. ..... **p.54**

CHAPITRE 2. Mesurer la synanthropie des espèces et des communautés pour suivre les effets de l'urbanisation sur la biodiversité **p.57**
Résumé **p.58**
Abstract **p.59**
1. Introduction **p.60**
2. Materials and methods **p.63**
2.1. Data on buildings p.63
2.2. Bird data p.63
2.3. Species life history traits p.63
2.4. Species indicators: urban dwellers and avoiders (S1), versus urban winners and losers (S2) p.64
2.5. Community indicators p.65
2.6. Data analysis p.65
3. Results **p.67**
3.1. Urban dwellers and urban winners p.67
3.2. Life history traits of urban dwellers and urban winners p.68
3.3. Link between the synanthropy of the communities and species richness p.68
3.4. Link between the synanthropy of the communities and the density of buildings p.70

3.5. Temporal trends in the synanthropy of the communities....p.70
3.6. Spatial distribution of the synanthropy of the communities p.72
4. Discussion p.75
Annexe 2.1. .... p.78
Annexe 2.2. .... p.81

CHAPITRE 3. Anthropisation historique d'une zone humide : augmentation continue de l'emprise humaine par le bâti et les routes versus allers - retours temporels de la démographie p.85
Résumé.... p.86
Abstract p.87
1. Introduction.... p.88
2. Materials and Methods.... p.89
2.1. Study site p.89
2.2. Demography assessment p.90
2.3. Building and road data processing and mapping....p.90
2.4. Changes in habitat composition p.91
3. Results p.93
3.1. Evolution of demography, roads and buildings over 300 years p.93
3.1.1. Demography p.93
3.1.2. Buildings and roads....p.93
3.1.3. Comparison of the trends in demography, road length, building area and habitat changes p.93
3.2. Maps of the spatio-temporal evolution of buildings and roads in terms of both densification and sprawl....p.94
3.2.1. Densification p.94
3.2.2. Remoteness....p.96
4. Discussion p.98
4.1. A steady growth of human encroachment over three centuries in the largest French Atlantic wetland p.98
4.2. New insights into wetland anthropization assessment p.99

Conclusion de la première partie....p.101

PARTIE II. MÉTHODES DE QUANTIFICATION ET DE CARTOGRAPHIE DE L'ANTHROPISATION ET DE LA NATURALITÉ **p.103**

Introduction de la seconde partie **p.105**

CHAPITRE 4. « Où sont les espaces non-anthropisés ? » Méthode de cartographie et de modélisation des pressions anthropiques cumulées en France **p.107**

Préambule **p.109**

1. Introduction **p.110**

1.1. Contexte de l'étude p.110

1.2. Quatre décennies de cartographie et de modélisation de la wilderness à travers le monde : quid de la France ? p.110

1.3. Spécificités et objectifs d'une méthode adaptée au contexte français p.115

1.4. Emprise spatiale de la méthode et application sur une zone test p.116

2. Matériel et Méthodes **p.117**

2.1. Cartographie des pressions anthropiques cumulées p.117

2.1.1. Sélection des critères de pression anthropique *p.117*

2.1.2. Modélisation spatiale des critères de pressions anthropiques *p.118*

2.1.2.1. Les lumières artificielles de nuit p.119

2.1.2.2. Le bâti p.119

2.1.2.3. Les routes p.120

2.1.2.4 Voies de transport ferroviaire p.121

2.1.2.5. L'occupation / usage du sol p.122

2.1.2.6. Indice transport d'énergie p.125

2.1.3. Corrélation des indicateurs *p.125*

2.1.4. Cartographie des Pressions Anthropiques Cumulées (CPAC) *p.125*

2.2. Détermination du degré de pressions anthropiques des espaces protégés p.127

2.3. Identification des espaces à faibles pressions anthropiques p.128

3. Résultats **p.128**

3.1. Cartographie des pressions anthropiques cumulées p.128

3.1.1. Modélisation des critères de pressions anthropiques *p.128*

3.1.2. Corrélation spatiale des indicateurs *p.130*

3.1.3. Sensibilité de la carte de pressions anthropiques cumulées au schéma de pondération appliquée *p.131*

3.2. Degré de pressions anthropiques des espaces protégés p.136

3.3. Les espaces à faibles pressions anthropiques sont-ils protégés ? p.140

4. Discussion **p.142**

4.1. Application à l'échelle régionale p.142

4.2. Vers une carte nationale des pressions anthropiques cumulées p.143

4.2.1. Enjeux.....*p.143*
4.2.2. Développement de la méthode.....*p.145*
4.3. Limites.....p.145
Annexe 4.1. .....p.146

CHAPITRE 5. «Naturalité» : concepts et méthodes pour la conservation de la nature.....p.149
Abstract p.150
Résumé.....p.151
1. Introduction.....p.152
2. Définir la naturalité p.155
2.1. L'intégrité biophysique.....p.155
2.2. La spontanéité p.156
2.3. Les continuités spatio-temporelles.....p.158
2.3.1. Les continuités spatiales.....*p.158*
2.3.2. Les continuités temporelles.....*p.159*
3. Application à l'étude de la naturalité de la zone humide du Marais Poitevin.....p.161
3.1 Site d'étude.....p.161
3.2. Matériel et méthode.....p.163
3.3. Résultats p.166
3.3.1. L'intégrité biophysique.....*p.166*
3.3.2. La spontanéité.....*p.166*
3.3.3. Les continuités spatio-temporelles.....*p.167*
3.3.4. Distribution et cartographie de la typologie de naturalité dans la zone humide du Marais Poitevin.....*p.169*
4. Conclusion.....p.170
Annexe 5.1. .....p.173
Annexe 5.2. .....p.174

CHAPITRE 6. Naturalité des schorres de la baie de l'Aiguillon : pour des schorres anciens et non fauchés.....p.177
Résumé.....p.178
Abstract p.179
1. Introduction.....p.180
2. Materials and Methods.....p.182
2.1. Study site p.182
2.2. History of land reclamation and spatio-temporal dynamics of the saltmarsh p.182
2.3. Saltmarsh mowing: history, practices, and mapping.....p.183
2.4. Saltmarsh habitat mapping.....p.185

2.5. Bird survey p.185
2.6. Calculation of saltmarsh areas depending on saltmarsh age and mowing p.186
2.7. Calculation of the quantitative variables along a regular grid p.186
2.7.1. Surface area mowed p.186
2.7.2. Surface area covered by each habitat p.187
2.7.3. Bird densities p.187
2.8. Statistical analyses p.187
3. Results p.188
3.1. Spatial distribution of habitats according to mowing and age of the saltmarsh p.188
3.2. Influence of saltmarsh mowing and saltmarsh habitats on bird distribution p.189
4. Discussion p.192
4.1. Old and unmowed saltmarshes versus younger and intensively mowed saltmarshes p.192
4.2. Implications in terms of conservation and habitat management p.196
4.3. Limitations and perspectives p.197

Conclusion de la seconde partie p.198

CONCLUSION GÉNÉRALE p.199
I. Synthèse des résultats p.199
1.1. L'anthropisation est un phénomène global, ancien et structurant pour la biodiversité p.199
1.1.1. Une anthropisation globale… mais graduelle p.199
1.1.2. Une anthropisation ancienne… qui s'accélère p.200
1.1.3. Une anthropisation (spatialement) structurante pour la biodiversité p.201
1.2. Avant qu'il ne soit trop tard… Identifier les espaces épargnés par l'anthropisation et qualifier la naturalité des territoires p.202
1.2.1. Une méthode de cartographie multicritère pour localiser les derniers (?) espaces non-anthropisés p.202
1.2.2. Intégrité, spontanéité, continuités : une typologie tri-facettes pour mesurer la naturalité des territoires p.203
1.2.3. Naturalité - biodiversité : combinaison gagnante ? p.203
2. Réponse à la problématique p.204
3. Applications dans le domaine de la conservation de la nature p.206
3.1. Protéger les espaces sous pressions anthropiques par des aires protégées connectées à large échelle p.207
3.2. Laisser la nature et sauver le sauvage pour des territoires et des milieux « désanthropisés » p.209
4. Perspectives de recherche p.210
4.1. Appliquer la méthode des pressions anthropiques cumulées en France métropolitaine et en domaine marin p.210
4.2. Concevoir des trames noires pour les territoires naturels régionaux p.211

4.3. Documenter finement l'histoire de l'anthropisation par l'exploitation du cadastre napoléonien p.211

Références bibliographiques p.213

Table des figures p.233

Table des tableaux p.237

Table des matières p.239

UNIVERSITE BRETAGNE LOIRE

UNIVERSITÉ DE NANTES

Thèse de Doctorat

Adrien GUETTÉ

Contribution à l'analyse multiscalaire de l'anthropisation et de la naturalité en géographie de la conservation

Contribution to multiscalar analysis of anthropization and naturalness in conservation geography

Résumé

Dans le contexte actuel de crise de la biodiversité, il est devenu urgent de quantifier et cartographier avec précision les processus d'anthropisation.
La première partie documente l'évolution de plusieurs pressions anthropiques à trois échelles spatiales emboitées. C'est d'abord la dimension globale de l'anthropisation qui est démontrée par l'étude des pollutions lumineuses. À l'échelle de la France ensuite, la confrontation de la distribution spatiale des surfaces bâties avec celle des oiseaux communs fait apparaitre les effets structurants de l'anthropisation sur la biodiversité. Enfin, à une échelle territoriale cette fois, la documentation sur près de 300 ans de plusieurs indices d'anthropisation révèle l'ancienneté de l'influence de l'Homme sur les paysages.
La deuxième partie propose une approche opérationnelle de cartographie de l'anthropisation et de la naturalité afin d'identifier les espaces les moins anthropisés. A l'échelle régionale, nous proposons une méthodologie de cartographie de pressions anthropiques cumulées. A l'échelle territoriale ensuite, nous décomposons différentes facettes de la naturalité pour les cartographier. Enfin, à l'échelle d'un habitat particulier, nous testons l'influence de deux des facettes de naturalité sur la biodiversité avienne.
Ce travail souligne le caractère polymorphe des types d'anthropisation et de naturalité. Plus encore, ces deux notions ne peuvent être appréhendées qu'à une seule échelle spatiale et temporelle, mais doivent, bien au contraire, être comprises comme des processus et non pas des états fixes dans le temps et l'espace.

Mots clés
Anthropisation - Naturalité - Cartographie - Conservation - Biodiversité - Environnement

Abstract

In the current context of the biodiversity crisis, it is now urgent to quantify and map the evolution of anthropization. The first part documents the spatial and temporal evolution of several anthropogenic pressures at three spatial scales. First, it is the global dimension of anthropization that is demonstrated by the study of worldwide light pollutions. Then, at the scale of France, the confrontation of the spatial distribution of the built-up areas with the distribution of the common birds highlights the structuring effects of the anthropization on the biodiversity. Finally, at a territorial scale, the documentation over nearly 300 years of several indices of anthropization reveals the oldness of the influence of humans on landscapes.
The second part gives an operational approach of mapping of the anthropization and naturalness in order to identify the least human pressured areas. At the regional scale, we propose a methodology for mapping cumulative anthropic pressures. Then, at the territorial scale, we decompose different facets of the naturalness to map them. Finally, at the scale of a particular habitat, we test the influence of two facets of naturalness on avian biodiversity.
This work underlines the polymorphic character of the types of anthropization and naturalness. Finally, these two notions can't be apprehended only at one spatial and temporal scale, but should, on the contrary, be understood as processes and not fixed states in time and space.

Mots clés
Anthropisation - Naturalness - Mapping - Conservation - Biodiversity - Environment

L'Université **Bretagne Loire**