Université de Picardie Jules Verne
École doctorale Sciences, technologie, santé

Dossier de candidature pour Habilitation à diriger des recherches

Réponses de la biodiversité face aux dérèglements climatiques : Regards croisés et changement d'échelle entre macroclimat et microclimat

Jonathan Lenoir

Devant le jury composé par :

Stephan Hättenschwiler (DR CNRS, rapporteur extérieur)
Gudrun Bornette (DR CNRS, rapportrice extérieure)
Hervé Delbarre (Prof. ULCO, rapporteur interne)
Emmanuelle Porcher (Prof. MNHN, examinatrice)
Sylvain Pincebourde (DR CNRS, examinateur)
Jean-Paul Chéhab (Prof. UPJV, examinateur)
Guillaume Decocq (Prof. UPJV, parrain)

2023-04-21

Remerciements

A Akvilé, pour ton amour, ta patience à supporter mon *dark side* et mes sautes d'humeur pendant cette épreuve de rédaction et aussi pour ton soutien indéfectible quand mon moral était au plus bas et que je ne voyais pas le bout du tunnel. C'est un peu beaucoup grâce à toi si ce document voit la lumière du jour. Je n'y serais pas arrivé seul.

A Simonas, pour ta joie de vivre et ton énergie contagieuse. Tu me fais avancer et mûrir à mesure que tu grandis, trop vite parfois... Tu me rappelles les joies d'une insouciance perdue et le bonheur des choses simples. Bref, la nostalgie des jours heureux qui je l'espère dureront le plus longtemps possible pour toi, malgré ce monde toujours un peu plus anxiogène... Je m'excuse si je n'ai pas été très présent ces derniers temps et si j'ai manqué des séances déblocages de sanctuaires à *Zelda, Breath of the Wild* et qu'on a pas trop avancé à *God of War*. Promis, j'essaierai de me rattraper avec la sortie du prochain *Zelda, Tears of The Kingdom*.

Je remercie l'ensemble de mes collègues de l'unité Écologie et dynamique des systèmes anthropisés (EDYSAN), et plus particulièrement Boris, Émilie, Frédéric, Hélène, Franck ainsi que les doctorantes et doctorants avec qui qui je partage le quotidien de la vie du labo, au 1 rue des Louvels à Amiens. Bien évidemment, je n'oublie pas le cœur de la team IMPRINT : Eva, Fabien et Ronan. Merci à vous trois pour votre aide et votre engagement sans faille dans cette aventure. Je tiens également à remercier du fond du cœur Guillaume pour son soutien et pour m'avoir encouragé à passer le concours du Centre national de la recherche scientifique (CNRS), car je ne l'aurais jamais tenté autrement. Je profite de ces lignes pour remercier également le CNRS ainsi que l'Institut écologie et environnement (InEE) du CNRS pour avoir cru en moi lors de mon recrutement et pour la liberté qui m'est offerte au quotidien dans mes travaux et recherches. Je mesure ma chance de faire partie de cet institut de recherche unique en son genre. Enfin, je remercie chaleureusement l'ensemble de mes collaboratrices et collaborateurs les plus proches avec qui j'ai travaillé(e)s ces dix dernières années et dont la liste est bien trop longue pour être énumérée ici de manière exhaustive. C'est grâce à l'ensemble de ces personnes que je suis en mesure de vous raconter une histoire qui je l'espère retiendra votre attention.

Ce document généré au format *Portable Document Format* (PDF) a été intégralement rédigé sous **R Markdown** nécessitant parfois l'usage des packages `{tidyverse}`, `{kableExtra}`, `{scholar}`, `{stringr}`, `{easyPubMed}`, `{JCRImpactFactor}`, `{tm}`, `{worldcloud2}`, `{ggworldcloud}`, `{ggrepel}` et `{patchwork}`, notamment pour la partie de mon CV qui concerne le bilan analytique de mes travaux de recherche.

Avant-propos

Septembre 2019, entretien avec le directeur de l'École doctorale (ED) Sciences, technologie, santé (STS) au 32 rue des Minimes à Amiens. L'heure est grave ! Je sais, je surjoue le côté dramatique de la scène, mais cela me fait plaisir. Je suis sur le point de recruter Eva Gril sur un contrat doctoral qui doit débuter en janvier 2020 dans le cadre d'un projet de recherche que je coordonne et dont j'ai obtenu le financement par l'Agence nationale de la recherche (ANR), après moult tentatives, mais c'est une autre histoire... Problème, j'en suis déjà à trois co-encadrements de thèse quand l'ED STS ne m'autorise pas plus de trois co-encadrements en tant que personne non-habilité à diriger des recherches. Et oui, cela ne vous a pas échappé à la vue du dossier que vous tenez dans vos mains – si vous avez la version papier – mais je ne suis pas encore habilité à diriger des recherches. Caramba, comment est-ce possible ! Il co-dirige des recherches sans en avoir l'habilitation ! Un vrai scandale, n'est-ce pas ? Je sais, c'est bizarre pour le profane mais c'est comme cela que ça fonctionne dans le monde académique. On co-dirige des recherches avec une personne habilité à le faire, jusqu'à ce qu'on obtienne sa propre Habilitation à diriger des recherches (HDR), et on reproduit le même schéma. En gros, je suis à l'essai depuis 2011. Oui, c'est très long comme période d'essai. Cela dit, c'est un peu de ma faute et le sésame – attention, pas la graine – se mérite. Mais revenons à mon entretien avec le directeur de l'ED STS, M. Ahmed El Hajjaji. Pour faire court, nous nous étions accordés pour que je puisse co-encadrer la thèse d'Eva à la condition de soutenir mon HDR pendant la durée de la thèse d'Eva, soit avant qu'Eva ne soutienne sa propre thèse, ce qui ne saurait tarder. Septembre 2022, tic tac tic tac, je n'ai toujours pas soutenu mon HDR et Eva va trés certainement soutenir sa thèse en 2023, sueurs froides... Bon, mais j'ai quand même réfléchi à un plan, ou peut-être l'ai-je rêvé... Jonathan, réveille-toi ! Nouvel entretien avec M. Ahmed El Hajjaji, on pose des jalons et je fais un rétroplanning. En fait non, mais ça fait plus classe d'invoquer le divin "rétroplanning". Vous l'aurez compris, j'ai surtout procrastiné. Alors oui, j'ai pris le temps pour en arriver là mais j'espère sincèrement que vous apprécierez le résultat. Si vous n'avez pas le courage de tout lire, vous pouvez ignorer la partie *Curriculum vitae* (CV) et aller directement en page 29 pour commencer l'aventure... A moins que vous n'ayez fait un double zéro "00" sur un dé de cent (d100), dans ce cas, c'est un échec critique ! Vous devez lire le CV. Celles et ceux d'entre vous qui ont déjà lu un *Livre dont vous êtes le héro* ou partagé une aventure de *Warhammer* dans la Cité du Loup Blanc à Middenheim, au beau milieu de l'Empire du Vieux monde, me comprendrons. Pour les autres, si vous êtes joueurs ou joueuses, vous pouvez quand même jeter un d100, ou deux d10... Bonne chance !

Table des Matières

1 Curriculum Vitae **1**
1.1 Parcours Professionnel . . . 1
1.2 Parcours de Formation . . . 1
1.3 Diplômes & Qualifications . . . 2
1.4 Encadrement de la Recherche . . . 2
1.5 Activités d'Enseignement . . . 5
1.6 Activités d'Expertise & d'Évaluation . . . 6
1.7 Activités de Vulgarisation & Transfert de Connaissances . . . 9
1.8 Responsabilités Administratives & Services de la Recherche . . . 11
1.9 Responsabilités de Contrats dans des Projets de Recherche . . . 11
1.10 Rayonnement par la Recherche Collaborative . . . 14
1.11 Prix, Bourses, Distinctions & Primes . . . 18
1.12 Bilan Analytique de mes Travaux . . . 20

2 Biodiversité en Environnement Changeant **29**

3 Chap. I : Redistribution des Espèces **39**
3.1 Marcher dans les Pas d'Humboldt . . . 41
3.2 Vers une Synthèse Qualitative . . . 46
3.3 De la Détéction à l'Attribution . . . 51

4 Chap. II : Réassemblage des Communautés **75**
4.1 Thermophilisation des Communautés . . . 79
4.2 Dette Climatique et Dynamiques de Retards . . . 87

5 Chap. III : Microclimats & Microrefuges **101**
5.1 Du Macroclimat aux Microclimats . . . 102
5.2 Quantification & Spatialisation du Pouvoir Isolant des Forêts . . . 111
5.3 Intégrer les Microclimats dans les Modèles de Niche . . . 123

6 Prospectives de Recherche **145**
6.1 Axe 1 : Microclimats aux Interfaces Forêt-Eau Continentales . . . 149
6.2 Axe 2 : Cartographie des Corridors Thermiques . . . 153

7 Références Bibliographiques **163**

8 Annexes **179**
8.1 Annexe I : Liste des Publications . . . 180
8.2 Annexe II : Liste des Communications sur Invitation . . . 211
8.3 Annexe III : Liste des Activités de Médiation . . . 215

"Limits of survival are set by climate, those long drifts of change which a generation may fail to notice. And it is the extremes of climate which set the pattern. Lonely, finite humans may observe climatic provinces, fluctuations of annual weather and occasionally may observe such things as — This is a colder year than I've ever known — Such things are sensible. But humans are seldom alerted to the shifting average through a great span of years. And it is precisely in this alerting that humans learn how to survive on any planet. They must learn climate." — (Frank Herbert, 1976, Children of Dune)

1 Curriculum Vitae

Jonathan Lenoir : né le 4 septembre 1981 à Cambrai, France

Statut familial : marié et un enfant né le 21 septembre 2011 à Aarhus, Danemark
Adresse personelle : 3 Rue du Château, 80560 Contay, France
Téléphone personnel : 07 62 82 94 40 / 03 22 40 51 25
Email personnel : lenoir.john@gmail.com

Adresse professionnelle : Unité mixte de recherche (UMR) du Centre national de la recherche scientifique (CNRS) en Écologie et dynamique des systèmes anthropisés (EDYSAN), UMR CNRS 7058, Université de Picardie Jules Verne (UPJV), 1 rue des Louvels, 80037 Amiens Cedex 1, France

Identifiant chercheur (ORCID) : http://orcid.org/0000-0003-0638-9582
Site web professionel : https://jonathanlenoir.wordpress.com/
Site web de l'unité : https://www.u-picardie.fr/edysan
Email professionnel : jonathan.lenoir@u-picardie.fr
Compte Twitter : EkoLogIt

1.1 Parcours Professionnel

— Depuis 2017 : ***chargé de recherche CNRS en écologie et biostatisques***, UMR CNRS 7058, EDYSAN, UPJV, Amiens, France.

— 2011-2017 : ***maître de conférences des universités en biostatistiques***, Formation de recherche en évolution (FRE) CNRS 3498, EDYSAN, UPJV, Amiens, France.

— 2009-2011 : ***post-doctorat en macroécologie végétale***, Unité de recherche en éco-informatique et biodiversité, Université d'Aarhus, Aarhus, Danemark.

— 2008-2009 : ***chargé d'étude en écologie forestière***, UMR INRA 1092, Laboratoire d'étude des ressources forêts-bois (LERFoB), Institut des sciences et industries du vivant et de l'environnement (AgrosParisTech), Nancy, France.

1.2 Parcours de Formation

— 2005-2008 : ***thèse en sciences forestières***, UMR INRA 1092, LERFoB, AgrosParisTech, Nancy, France.

— 2002-2005 : ***formation des ingénieurs forestiers***, 13ème promotion, École nationale du génie rural, des eaux et des forêts (ENGREF), Nancy, France.

— 2002-2005 : ***classe préparatoire aux grandes écoles***, Biologie, chimie, physique et sciences de la terre (BCPST), Lycée agricole du Robillard, Saint-Pierre sur Dives, France.

1.3 Diplômes & Qualifications

— 01/09/2010 : ***qualification pour le corps de maître de conférences des universités***, sections 67 et 68 : n°10267209619 et n°10268209619.

— 02/02/2009 : ***diplôme de docteur en sciences forestières***, AgroParisTech, Nancy, France – Mention trés honorable avec les félicitations du jury à l'unanimité – Prix de thèse de la région Lorraine – Titre : *Impacts d'un réchauffement rapide du climat sur la distribution des espèces végétales forestières le long du gradient d'altitude* – Jury : Prof. Daniel Épron (Président), Prof. Didier Alard (Rapporteur), Pierre Couteron (Rapporteur), Jean-Luc Dupouey (Examinateur), Prof. Pablo Marquet (Examinateur), Wilfried Thuiller (Examinateur), Prof. Jean-Claude Gégout (Directeur de thèse).

— 09/09/2005 : ***diplôme d'ingénieur forestier***, ENGREF, Nancy, France.

1.4 Encadrement de la Recherche

Après mon post-doctorat et avant mon recrutement au CNRS, entre 2011 et 2017, j'ai co-encadré trois stagiaires de master 2, une thèse soutenue et deux post-doctorants en plus de mes activités d'enseignements à l'UPJV. Depuis octobre 2017, le début de ma carrière de chercheur au CNRS, j'ai co-encadré trois stagiaires de master 2, deux thèses soutenues et un post-doctorant. Aujourd'hui, je co-encadre une étudiante en thèse employée par le CNRS et financée à 100% par l'Agence nationale de la recherche (ANR) via mon projet de recherche Jeunes chercheuses jeunes chercheurs (JCJC). Ci-dessous, je détaille l'ensemble de ces encadrements et j'indique, entre parenthèse et suivant un numéro de référencement en bleu, les articles publiés (P1-P180), récemment édités (E1-E4), en révision (R1-R9) ou soumis (S1-S11) dans des revues à comité de lecture et qui sont associés à ces encadrements. Les références détaillées de ces travaux, ainsi que d'autres publications non soumises à comité de lecture (A1-A9) sont disponibles en annexe 1 à la fin du document. Un lien hypertexte associé au statut des publications renvoit à la section concernée.

1.4.1 Doctorantes & Doctorants (n = 4)

— Depuis 2020 : ***Eva Gril*** (thèse en cours), co-encadrement à 70% (en codirection avec Prof. Guillaume Decocq, UPJV) – Titre : *Modélisation des microclimats sous couvert forestier et conséquences sur la biodiversité forestière en contexte de réchauffement global* – Financement : ANR, projet IMPRINT (ANR-19-CE32-0005) – Publications issues de la thèse : Eva a rédigé un article en première auteure publié dans la revue *Methods in Ecology and Evolution* (P180), un autre en première auteure soumis à la revue *Remote Sensing of Environment* (S9) et elle a participé en tant que co-auteure à la rédaction de deux articles de synthèse sur son sujet de thèse (P134 ; P160) – Situation actuelle : le premier confinement lié à la COVID19 a entrainé un retard non négligeable dans les missions de terrain de la thèse d'Eva. Dans ce cadre, nous avons demandé une rallonge de financement de 4 mois pour sa thèse, demande qui a été validée par le CNRS. Le contrat doctoral d'Eva se termine le 12 mai 2023.

— 2017-2021 : ***Pedro Poli*** (thèse soutenue le 29/01/2021), co-encadrement à 50% (en codirection avec Prof. Annie Guiller, UPJV) – Titre : *Combiner la variation génétique et les modèles de distribution des espèces pour mieux comprendre leur histoire évolutive et améliorer les projections de redistribution en contexte de réchauffement climatique* – Financement : 50% région Hauts-de-France et 50% Fonds européen de développement régional (FEDER) – Publications issues de la thèse : Pedro a publié deux articles en premier auteur (P113 ; P157) et un troisième en co-auteur dans le cadre d'une collaboration initiée pendant sa thèse et en lien avec son sujet de thèse (P146) – Situation actuelle : Pedro vient d'être embauché, depuis juin 2021, comme consultant informatique dans une structure privée basée à Lille : QA logiciels chez Sogeti.

— 2016-2019 : ***Ali Almoussawi*** (thèse soutenue le 06/09/2019), co-encadrement à 50% (en codirection avec Prof. Guillaume Decocq, UPJV) – Titre : *Importance relative des processus de dispersion et de recrutement dans la dynamique d'assemblage des communautés végétales en paysage agricole* – Financement : Liban – Publications issues de la thèse : Ali a publié deux articles en premier auteur (P95 ; P104) – Situation actuelle : Ali est actuellement en post-doctorat à l'UPJV et travaille sur deux projets Interreg (SymBIOse et TRANSAE) pilotés par Thierry Tétu de l'unité EDYSAN.

— 2012-2015 : ***Safaa Wasof*** (thèse soutenue le 27/11/2015), co-encadrement à 70% (en codirection avec Prof. Guillaume Decocq, UPJV) – Titre : *La niche écologique en contexte de changement climatique : conservatisme et rôle dans la relation biodiversité-fonctionnement de l'écosystème* – Financement : Syrie – Publications issues de la thèse : Safaa a publié trois articles en première auteure (P17 ; P30 ; P69) – Situation actuelle : à la suite de sa thèse, Safaa a obtenu un contrat de post-doctorante à l'Université de Gand, en Belgique, dans l'équipe de Kris Verheyen. Elle a également décroché la prestigieuse bourse Marie-Curie pour poursuivre sur un second post-doctorat à Wageningen, aux Pays Bas. Malheureusement, et contre son gré, le gouvernement syrien l'a obligé à revenir au pays pour enseigner à l'Université de Damas, même si dans les faits, elle enseigne très peu aujourd'hui et n'a plus d'activités de recherche.

1.4.2 Post-doctorantes & Post-doctorants (n = 3)

— 2018-2020 : ***Benoît Richard*** (contrat de 18 mois), encadrement à 100% – Titre : *Changement de composition des communautés végétales forestières au sein du réseau de suivi à long terme des écosystèmes forestiers : RENECOFOR* – Financement : Office national des forêts (ONF) – Publication issue du post-doctorat : Benoît a publié un article en premier auteur (P137) – Situation actuelle : à la suite de son post-doctorat dans l'unité EDYSAN, Benoît a été recruté par l'Office français de la biodiversité (OFB) sur un poste d'ingénieur *Connaissance données* à la Direction régionale Normandie de l'OFB, au sein du service régional *Connaissance*.

— 2016-2017 : ***Carol Garzón-López*** (contrat de 12 mois), encadrement à 100% – Titre : *Mise en place d'une boîte à outils pour la détection d'espèces exotiques envahissantes par télédétection : The DIARS Toolbox* – Financement : ANR, dans le cadre de l'appel à projet BiodivERsA 2012-2013, projet DIARS – Publications issues du post-doctorat :

Carol a participé à la publication de six articles en co-auteure (P44 ; P49 ; P72 ; P73 ; P76 ; P99) – Situation actuelle : à la suite de son post-doctorat dans l'unité EDYSAN, Carol a effectué un second post-doctorat à l'Université des Andes, en Colombie. Elle vient d'être récemment recrutée, en 2021, sur un équivalent de poste de maître de conférences à l'Université de Groningue, aux Pays-Bas. J'ai d'ailleurs rédigé une lettre de recommendation dans le cadre de sa candidature sur ce poste.

— 2014-2016 : ***Tarek Hattab*** (contrat de 24 mois), encadrement à 100% – Titre : *Utilisation des outils issus de la télédétection pour modéliser la dynamique d'invasion du cerisier tardif (Prunus serotina) en forêt domaniale de Compiègne* – Financement : ANR, dans le cadre de l'appel à projet BiodivERsA 2012-2013, projet DIARS – Publications issues du post-doctorat : Tarek a publié un article en premier auteur (P49) et a participé à la publication de six articles en co-auteur (P42 ; P44 ; P45 ; P72 ; P73 ; P76) – Situation actuelle : suite à son post-doctorat dans l'unité EDYSAN, Tarek a été recruté comme chargé de recherche à l'Ifremer dans le Laboratoire halieutique méditerranée où il travaille sur l'état des lieux de la biodiversité marine pour comprendre et modéliser le fonctionnement des écosystèmes marins.

1.4.3 Stagiaires (n = 6)

— 2021 : ***Germain Vital*** (stage césure de 6 mois), co-encadrement à 10% (co-encadré avec Eva Gril, CNRS, ainsi que Ronan Marrec et Fabien Spicher, UPJV) – Convention de stage CNRS avec l'Université de Montpellier, Montpellier, France – Titre : *Lumière et température : impact de la gestion forestière sur les communautés floristiques du sous-bois via le microclimat* – Financement : ANR, projet IMPRINT (ANR-19-CE32-0005) – Situation actuelle : Germain est désormais volontaire diagnostic forestier dans le cadre du projet Indonésie Florès Tanawolo, Cœur de Forêt.

— 2020 : ***Hugo Mahier*** (stage césure de 6 mois), co-encadrement à 50% (co-encadré avec Eva Gril, CNRS) – Convention de stage CNRS avec l'École nationale supérieure d'agronomie et des industries alimentaires (ENSAIA), Nancy, France – Titre : *Caractérisation du microclimat sous couvert forestier* – Financement : ANR, projet IMPRINT (ANR-19-CE32-0005) – Situation actuelle : Hugo a ensuite effectué un stage de fin d'étude dans l'Interprofession de la filière forêt-bois (FIBOIS) de Bourgogne-Franche-Comté sur la thématique bois énergie, mais sa situation actuelle m'est inconnue.

— 2019 : ***Arnaud Callebaut*** (stage ingénieur de 6 mois), co-encadrement à 50% (co-encadré avec Prof. Jean-Paul Chéhab, UMR CNRS 7352, LAMFA, UPJV) – Convention de stage UPJV avec l'École des mines de Saint-Étienne, Saint-Étienne, France – Titre : *Traitement du signal LiDAR : apport de la technologie LiDAR dans la modélisation du microclimat sous couvert forestier* – Financement : alliance régionale (A2U) entre l'UPJV, l'Université d'Artois et l'Université du littoral Côte d'Opale, projet ALLIANcE – Situation actuelle : Arnaud a passé son agrégation de mathématique et est actuellement inscrit en troisième année de thèse en mathématiques appliqués à l'écologie à l'Université de Lorraine dans l'UMR INRAE 1434 (SILVA).

— 2017 : ***Augustin Fontenelle*** (stage master recherche de 6 mois), encadrement à 50% (co-encadré avec Fabien Spicher, UPJV) – Convention de stage UPJV, Amiens, France – Titre : *Importance du microclimat sous couvert forestier dans la dynamique d'invasion du cerisier tardif (Prunus serotina)* – Financement : projet exploratoire soutenue sur le budget interne de l'unité EDYSAN, projet ClimComp – Situation actuelle : à la suite de son stage, Augustin a été recruté sur un poste de chargé d'étude flore & végétations au Conservatoire botanique national de Bailleul (CBNBL), où il exerce toujours actuellement.

— 2014 : ***Pierre Denelle*** (stage ingénieur de 6 mois), encadrement à 50% (co-encadré avec Julie Pargade, Centre national de la propriété forestière, CNPF) – Convention de stage UPJV avec AgroParisTech-ENGREF, Nancy, France – Titre : *Effets des changements climatiques sur la flore forestière en Nord Pas-de-Calais Picardie* – Financement : CNPF – Situation actuelle : à la suite de son stage de master 2 recherche, Pierre a été recruté en thèse à l'Université de Montpellier, encadré par Cyrille Violle dans l'UMR CNRS 5175 (CEFE), sur un sujet de macro-écologie fonctionnelle. Pierre est actuellement en post-doctorat à l'Université de Göttingen en Allemagne, dans l'équipe d'Holger Kreft.

— 2013 : ***Stephan Kambach*** (stage de césure de 6 mois), encadrement à 70% (co-encadré avec Prof. Guillaume Decocq, UPJV) – Convention de stage UPJV avec l'Université Marthin-Luther Halle-Wittenberg, Halle, Allemagne – Titre : *Impacts des facteurs abiotiques et biotiques sur la largeur de la niche des espèces herbacées de la région des Alpes* – Financement : Aucun – Publications issues du stage : Stephan a publié un article en premier auteur (P82) – Situation actuelle : à la suite de sa césure et de son passage dans l'unité EDYSAN, Stephan a été recruté en thèse au *Helmholtz Center for Environemental Research* (UFZ) puis au *German Centre for Integrative Biodiversity Research* (iDiv) en Allemagne où il exerce toujours des activités de recherche en tant que post-doctorant.

1.5 Activités d'Enseignement [1]

— 2022-2023 : module doctoral d'***Initiation au langage de programmation et de statistiques avancées sous le logiciel R***, étudiants en thèse, École doctorale Sciences, technologie, santé (ED STS n°585), UPJV, Amiens, France (20 H/an).

— 2019-2023 : cours et TD d'***Initiation au langage de programmation et de statistiques avancées sous le logiciel R***, personnel UPJV, formation continue, Direction des ressources humaines (DRH) de l'UPJV, Amiens, France (14 H/an).

— 2018-2020 : cours sur la ***Redistribution du vivant*** dans le cadre d'un module ***Climat et société***, étudiants en thèse, ED STS n°585, UPJV, Amiens, France (2 H/an).

1. Les heures sont indiquées en heures effectives et non en heures équivalents TD.

— 2018 : cours sur l'***Impact du changement climatique sur le vivant***, masters, Université d'Helsinki, Helsinki, Finlande (2 H).

— 2014 : cours et TD en ***Gestion, visualisation et analyse de données avec le logiciel R***, étudiants en thèse, 5ème école d'été de l'*International Research School in Applied Ecology* (IRSAE), étudiants en thèse, Collège universitaire du Télémark, Bo, Norvège (8 H).

— 2012-2016 : module doctoral d'***Initiation au langage de programmation et de statistiques avancées sous le logiciel R***, étudiants en thèse, ED STS n°585, UPJV, Amiens, France (20 H/an).

— 2011-2017 : cours et TD de ***Biogéographie***, de ***Biostatistiques***, de ***Botanique***, d'***Écologie du paysage***, d'***Écologie fonctionnelle*** et de ***Macroécologie***, étudiants en masters, UFR Sciences et UFR Pharmacie de l'UPJV, Amiens, France (au moins 192 H/an de service [2]).

— 2010 : cours sur ***Les déterminants de la distribution du vivant***, masters, Université de Copenhague, Copenhague, Danemark (3 H).

— 2009 : cours et TD de ***Statistiques avancées sous le logiciel R***, étudiants en thèse et masters, Université d'Aarhus, Aarhus, Danemark (16 H).

— 2007 : cours de ***Dendrologie*** et de ***Phytoécologie forestière*** (participation à l'encadrement de projets étudiants sur le terrain, dans le massif du Jura), masters, AgrosParisTech-ENGREF, Nancy, France (32 H).

— 2006 : cours et TD de ***Statistiques avancées sous le logiciel S-PLUS***, masters, AgrosParisTech-ENGREF, Nancy, France (31 H).

1.6 Activités d'Expertise & d'Évaluation

Je suis régulièrement sollicité par mes pairs pour participer à des Comités de suivi individuel (CSI) de thèse dont certains concernent des étudiants que j'ai moi-même encadrés en stage de master au sein de l'unité EDYSAN, c'est le cas notamment de ***Pierre Denelle*** et d'***Arnaud Callebaut***. Depuis 2016, j'ai participé aux différents CSI de quatre thèses soutenues (Émilien Kühn, Pierre Denelle, Luana Bourgeaud et Charly Géron) et je suis actuellement membre du CSI de six autres thèses en cours (Arnaud Callebaut, Chang Liu, Jérémy Borderieux, Klara Bouwen, Marie Finocchiaro et Noémie Delpouve). Ci-dessous, je liste également mes participations à des jurys de soutenance de thèse, soit en tant qu'examinateur pour des thèses soutenues en France ou en tant que rapporteur ou *opponent* pour certaines thèses soutenues à l'étranger. Enfin, j'évoque mon appartenance à des commités scientifiques d'évaluations et à des commités éditoriaux dans des revues scientifiques avant de terminer par mes activités d'évaluations de manuscrits, en tant que *reviewer*, soumis à des revues scientifiques à comité de lecture ou mes activités d'évaluations de propositions de projets de recherche soumises à des organismes de financement de la recherche.

2. Service annuel minimal lorsque j'étais maître de conférences à l'UPJV.

1.6.1 Participation à des Jurys de Thèse

— 28/09/2022 : participation en tant que rapporteur ou *opponent* à l'évaluation du manuscrit de thèse de ***Max Mallen-Cooper*** – Titre : *Range limit dynamics of biocrusts in a changing climate* – Lieu : Université de Nouvelle-Galles du Sud, Sydney, Australie – Direction de thèse : Will Cornwell.

— 06/07/2022 : participation, en distanciel, en tant que rapporteur ou *opponent* à la soutenance du diplôme de *Master of Philosophy by thesis* de ***Lydia Soifer*** – Titre : *3D Distributions: The influence of microclimate gradients on distributions of arboreal species in the rainforests of Trinidad* – Lieu : Université de Cambridge, Cambridge, Royaume-Uni – Direction de thèse : David Coomes.

— 24/03/2022 : participation, en distanciel, en tant qu'examinateur à la soutenance de thèse de ***Ludovic Lacombe*** – Titre : *Importance des facteurs locaux climatiques et édaphiques dans la dynamique de régénération des communautés de hêtre en marge d'aire de répartition* – Lieu : Université de Bordeaux, Bordeaux, France – Direction de thèse : Emmanuel Corcket et Didier Alard.

— 09/04/2021 : participation, en distanciel, en tant que rapporteur ou *opponent* à la soutenance de thèse de ***Tanja Kofod Petersen*** – Titre : *Biodiversity dynamics in urban areas under changing land-uses* – Lieu : Université norvégienne de sciences et de technologie (NTNU), Trondheim, Norvège – Direction de thèse : Gunnar Austrheim.

— 10/07/2019 : participation en tant qu'examinateur à la soutenance de thèse de ***Mathilde Latron*** – Titre : *Adaptation, régression et expansion en limite d'aire de répartition* – Lieu : Université de Lille, Lille, France – Direction de thèse : Anne Duputié et Jean-François Arnaud.

— 07/11/2018 : participation en tant que rapporteur ou *opponent* à la soutenance de thèse de ***Rui Fernandes*** – Titre : *Uncertainty, errors and virtual ecology: using artificial data to improve species distribution model* – Lieu : Université de Lausanne, Lausanne, Suisse – Direction de thèse : Antoine Guisan.

— 27/09/2017 : participation en tant que rapporteur ou *opponent* à l'évaluation du manuscrit de thèse de ***Katharina Herz*** – Titre : *Drivers of intraspecific variation of plant functional traits, plant performance and root exudates in German grasslands* – Lieu : Université Martin-Luther de Halle-Wittenberg, Halle, Allemagne – Direction de thèse : Helge Bruelheide.

— 25/11/2016 : participation en tant qu'examinateur à la soutenance de thèse de ***Pierre Gauzère*** – Titre : *Réponses de l'avifaune commune au changement climatique : naviguer entre les échelles pour mieux identifier leurs déterminants et leurs conséquences* – Lieu : Université de Montpellier, Montpellier, France – Direction de thèse : Vincent Devictor.

1.6.2 Participation à des Comités de Sélection

— 02/2023 : membre du comité d'évaluation pour le recrutement d'une personne sur un profil de poste d'***Assistant Professor*** dans l'équipe de Signe Normand, Université d'Aarhus, Aarhus, Danemark. J'ai évalué cinq candidatures mais les résultats de la procédure de sélection n'ont pas été publiés.

— 05/2019 : membre du comité de sélection qui a recruté Diane Zarzoso-Lacoste sur mon ancien support de poste de ***maître de conférences*** en écologie et biostatistiques à l'UPJV, Amiens, France.

— 02/2019 : rédaction d'un rapport d'évaluation concernant la promotion d'Ilya Maclean au poste d'***Assistant Professor***, Université d'Exeter, Exeter, Royaume-Uni.

— 02/2017 : membre du commité d'évaluation pour la promotion de Hsiang Ling Chen et Ming Chih Chiu au poste d'***Assistant Professor***, Université nationale Cheng Kung, Tainan, Taïwan.

— 11/2015 : membre du comité d'évaluation qui a recruté Kristine Engemann Jensen sur un support de poste d'***Assistant Professor*** dans l'équipe de Jens-Christian Svenning, Université d'Aarhus, Aarhus, Danemark.

1.6.3 Participation à des Comités Scientifiques d'Évaluation

— 2022-2025 : membre du comité scientifique du ***Centre de synthèse et d'analyse sur la biodiversité*** (**CESAB**) pour la Fondation pour la recherche sur la biodiversité (FRB). Implication dans le suivi et l'évaluation des propositions de projets soumises aux différents appels à projets du CESAB.

— 2022-2023 : membre du comité scientifique pour l'organisation de la troisième édition de la conférence internationale ***Species On The Move 2023*** (**SOTM2023**) qui se déroulera en mai 2023 en Floride, États-Unis d'Amérique.

— 2021-2022 : membre du comité scientifique pour l'organisation de la première édition de la conférence internationale ***Microclimate Ecology & Biogeography 2022*** (**MEB2022**) qui s'est tenue du 29 août au 1er septembre 2022 à Anvers, Belgique.

1.6.4 Participation à des Comités Éditoriaux dans des Revues Scientifiques

— 07/2022 : ***éditeur invité*** ou *guest editor* pour la revue *Proceedings of the National Academy of Sciences*, pour laquelle j'ai été sollicitée, sur invitation de Susan Patricia Harrison, à assurer la gestion éditoriale d'un manuscrit en particulier.

— Depuis 2019 : ***éditeur associé*** pour la revue *Frontiers of Biogeography*, pour laquelle je gère le processus d'évaluation d'environ 1 à 2 manuscrits par an.

— Depuis 2016 : ***éditeur associé*** pour la revue *Global Ecology and Biogeography*, pour laquelle je gère le processus d'évaluation d'environ 8 manuscrits par an.

1.6.5 Évaluations de Manuscrits pour des Revues à Comité de Lecture

Depuis ma première évaluation en tant que relecteur ou *reviewer*, en 2009, j'ai evalué un total de 192 documents (cf. manuscrit initial et révisions incluses) pour 161 manuscrits différents. Parmi toutes ces évaluations enregistrées sur mon profil ***Web of Science*** et accessibles via mon identifiant ou *ResearcherID* AAE-8441-2019, 120 sont des évaluations vérifiées. Mon activité d'évaluation en tant que *reviewer* s'est accentuée suite à mon recrutement au CNRS. Au cours de ces quatre dernières années, j'ai évalué entre 20 et 30 documents (cf. manuscrit initial et révisions inclues) par an, en moyenne. J'exerce cette activité pour une vingtaine de revues scientifiques différentes dont *Science*, *Nature*, *Nature Climate Change*, *Nature Communications*, *PNAS* et bien d'autres. Les revues pour lesquelles j'ai fait le plus d'évaluations vérifiées sont *Global Change Biology* (n = 28), *Ecography* (n = 17), *Journal of Biogeography* (n = 11), *Ecology Letters* (n = 9) et *Journal of Ecology* (n = 9).

1.6.6 Évaluations de Propositions de Projets pour des Financeurs

J'effectue également, mais plus ponctuellement, des évaluations de propositions de projets pour des organismes de financement de la recherche à l'échelle internationale. A titre d'exemple, j'ai été sollicité à deux reprises, en janvier 2020 et en janvier 2022, pour évaluer deux propositions de projet soumises au ***European Research Council*** (**ERC**), dans la catégorie *Advanced Grants 2019* et *Advanced Grants 2021* du panel LS8. En octobre 2020, j'ai été consulté pour évaluer une proposition de projet soumise au ***Natural Environment Research Council*** (**NERC**), dans la catégorie *Standard Grant Proposal 2019*. J'intervient également dans des évaluations de propositions de projets à l'échelle nationale. Par exemple, en décembre 2020, j'ai évalué une proposition de projet soumise au ***LabEx ARBRE***.

1.6.7 Évaluations de Rapports pour des Groupements d'Intérêt Public

En juin 2022, j'ai été sollicité pour expertiser une partie du rapport *Coupes rases et renouvellement des peuplements forestiers en contexte de changement climatique* (CRREF) pour le ***Groupement d'intérêt public*** (**GIP**) ***Écosystèmes forestiers*** (**ECOFOR**). Invitation de Guy Landmann à évaluer la partie Volet 1, Thème 4, Question 4.1 intitulée *Quelle est l'incidence des coupes rases et d'autres types de coupes sur le microclimat forestier ?*

1.7 Activités de Vulgarisation & Transfert de Connaissances

Depuis mon recrutement au CNRS, je me suis beaucoup investi dans la diffusion de la culture scientifique, en plus d'intervenir dans des congrés, colloques, séminaires ou webinaires scientifiques (cf. annexe 2). Ma mobilité fonctionnelle depuis mon ancien poste de maître de conférences à l'UPJV vers mon poste actuel de chargé de recherche au CNRS m'a permis de dégager du temps pour mener des actions de vulgarisation et de communication. J'ai ainsi mis à profit mes compétences pédagogiques d'enseignant pour la diffusion de la culture scientifique auprès du grand public via diverses actions de médiation scientifique. Je ne peux pas être totalement exhaustif sur les différentes actions auxquelles j'ai participées durant

ces dernières années mais je vais essayer d'illustrer comment je suis intervenu à différents niveaux, milieu scolaire et grand public, via quelques exemples. Une liste plus détaillée, mais non-exhaustive, de mes actions de médiation scientifique est disponible en annexe 3.

Pour les ***80 ans du CNRS***, en 2019, j'ai été sollicité par Stéphanie Barbez, responsable du service communication et médiation scientifique de la Délégation régionale Hauts-de-France (DR18) du CNRS, qui a réalisé une capsule vidéo sur mes activités de recherche. Cette capsule vidéo a été mise en ligne, sur la plateforme ***YouTube***, le 21 octobre 2019. Toujours pour les 80 ans du CNRS, j'ai présenté à plusieurs classes de collégiens et lycéens des posters et kakémonos sur les activités de recherche de l'unité EDYSAN, que je représentais lors de l'exposition qui s'est tenue le 20 septembre 2019 au *Learning Center Innovation* (LILLIAD), à l'Université de Lille.

Pour la ***28ème édition de la Fête de la science***, qui s'est tenue du 5 au 13 octobre 2019, j'ai fait partie de l'équipe des 6 ambassadeurs de la région Hauts-de-France (Séverine Casalis, Arnaud Cuisset, Anne-Maimiti Dulaurent, Alejandro Franco, Alicia Mayeuf-Louchart et moi-même) avec qui nous avons partagé notre passion pour la science auprès du grand public et des médias. Très concrètement, cela s'est traduit par plusieurs interventions à la Radio, dont ***France Bleu Picardie*** le 5 octobre 2019, dans mon rôle d'ambassadeur pour présenter et ouvrir la Fête de la science, en évoquant rapidement le programme de cette 28ème édition. J'ai aussi été invité dans les studios de ***France Bleu Nord*** à Lille, le 9 octobre 2019, pour participer à un direct dans l'émission *Sur le bout de l'oreille* animée par Juliette Delannoye. En tant qu'ambassadeur, j'ai également participé au discours d'ouverture de la 28ème édition de la Fête de la science, discours qui s'est tenu le matin du 5 octobre 2019 au Village des sciences d'Amiens, dans les locaux de la Bibliothèque Louis Aragon. Mon rôle d'ambassadeur de la Fête de la science m'a également amené à vulgariser, la même semaine, mes travaux de recherche auprès des scolaires et lors d'une conférence grand public (cf. annexe 3). Plus récemment, le samedi 8 octobre 2022, pour la ***31ème édition de la Fête de la science***, j'ai animé un stand de l'unité EDYSAN sur le thème du microclimat en forêt, stand installé à nouveau dans les locaux de la Bibliothèque Louis Aragon à Amiens. La semaine suivante, le samedi 15 octobre, j'ai également participé à animer, en compagnie de Fabien Spicher, Eva Gril et Yũna Le Gouëf, un autre stand sur le microclimat en forêt à l'occasion du Festival du CNRS qui s'est tenu à Cambrai. L'animation de ces deux stands, à une semaine d'intervalle, s'est faite en utilisant comme support de communication une maquette en LEGO ® co-réalisée avec Fabien Spicher et Eva Gril grâce à un financement obtenu par la DR18 du CNRS dans le cadre d'un appel Science avec et pour la société (SAPS) – Culture scientifique, technique et industrielle (CSTI) – publié par l'ANR (AAPG SAPS-CSTI-Générique 18/19).

En parallèle, j'interviens régulièrement dans les médias (journaux et radio) pour vulgariser mes travaux de recherche. Par exemple, au printemps 2020, pendant le premier confinement, je me suis fortement impliqué dans la diffusion des résultats de mes travaux en premier auteur (P107) dans la revue *Nature Ecology and Evolution*. Les résultats de cette étude ont bénéficié d'une forte couverture médiatique, à la fois dans la presse écrite (***Le Monde***, ***Libération***, ***Ouest France***, ***Sud Ouest***, ***20 minutes***, ***L'Humanité Dimanche***, ***La Tribune de Genève***, ***Sciences et Avenir***, ***Géo***) mais aussi audiovisuelle (***Radio Télévison Suisse***, ***Radio Télévision Belge Francophone***, ***France TV***, ***France 3 Hauts-de-France***, ***Météo***

Média Canada). J'interviens aussi plus ponctuellement sur sollicitation des journalistes en rapport avec l'actualité du moment. Notamment, le 12 août 2021, j'ai été interviewé par Fabrice Julien, journaliste au ***Courrier Picard***, pour répondre à des questions et commenter la sortie du sixième rapport (AR6) issu du ***Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat*** (**GIEC**). Plus récemment, j'ai été trés sollicité par les journalistes sur l'actualité autour des vagues de chaleurs successives et de la sécheresse de 2022 (***Le Monde***, ***La Croix***, ***Le Point***, ***Le Figaro***, ***Le Dauphiné Libéré***, ***Radio France Internationale***, ***France Info***). Pour une liste plus détaillée de mes interventions en 2022 auprès de la presse écrite et audiovisuelle, voir en annexe 3 à la fin du document.

Enfin, j'ai rédigé ou participé à la rédaction de plusieurs articles de vulgarisation scientifique. A titre d'exemple, j'ai écrit un article pour le ***Courrier de l'UNESCO*** intitulé *Migration des espèces, la révolution silencieuse*. Ce dernier est paru en pages 16-17 dans le numéro du trimestre 2021 (juillet-septembre) titré *Biodiversité : restaurer nos liens au vivant*. J'ai également écrit plusieurs articles de vulgarisation sur mes travaux de recherche, notamment via la plateforme ***The Conversation*** (cf. annexe 3).

1.8 Responsabilités Administratives & Services de la Recherche

Depuis 2018, je me suis impliqué dans l'administration de la recherche en prenant la responsabilité de plusieurs services communs de la recherche au sein de l'unité EDYSAN. J'ai notamment accepté d'être correspondant valorisation et correspondant communication pour représenter EDYSAN auprès de l'***Institut écologie et environnement*** (**InEE**) du CNRS. Dans ce cadre, je me charge de faire le relais entre l'unité et l'InEE sur les questions de valorisation de la recherche et sur les actions de communication scientifique suite à la publication de travaux par les membres de l'unité. En tant que correspondant communication pour l'unité, je gère également le compte Twitter de l'unité UMR_EDYSAN.

1.9 Responsabilités de Contrats [3] dans des Projets de Recherche

— 2021-2027 : responsable EDYSAN au sein du projet de Contrat de plan État-Région (CPER) ***Environnement, climat, recherche et innovation*** (**ECRIN**, 45 mois) – Financement : **75 793 €** pour le compte de l'unité EDYSAN dans le cadre d'un contrat innovation signé avec l'Université du Littoral Côte d'Opale (ULCO) et d'un contrat recherche signé avec L'Université de Lille (ULILLE) – Ressources humaines : l'enveloppe budgétaire couvrira, entre autres, l'emploi d'une personne en post-doctorat pendant 13 mois (recrutement à prévoir au printemps 2023) – Objet : achat d'un équipement LiDAR terrestre pour la modélisation du microclimat forestier à fine résolution spatiale.

3. Contrats impliquant une enveloppe budgétaire d'au moins 5 000 € par projet et dont je suis le responsable principal. Je ne liste pas ici les quelques contrats impliquant ma responsabilité dans des enveloppes budgétaires de moins de 5 000 € par projet, comme le projet ALLIANcE, ALgèbre LInéaire numérique Appliquée à l'exploratioN 2D et 3D de l'Environnement forestier du présent et du passé, financé par l'alliance régionale UPJV, Université d'Artois et Université du Littoral Côte d'Opale (AAP A2U 2019 : 3 760 €).

— 2021-2025 : responsable EDYSAN au sein du Projet de recherche collaborative (PRC) ***Impact of forest Management and Climate Change on understory Microclimate*** (**MaCCMic**, 48 mois) – Financement : **102 800 €** pour le compte de l'unité EDYSAN dans le cadre d'un contrat signé avec l'ANR (instrument PRC : AAP 2021, projet n°ANR-21-CE32-0012) – Ressources humaines : l'enveloppe budgétaire couvrira, entre autres, l'emploi d'une personne en post-doctorat pendant 24 mois (recrutement à prévoir sur la durée du projet) – Objet : développer des outils qui permettront aux gestionnaires forestiers d'identifier les principaux facteurs influençant le microclimat du sous-bois et d'anticiper l'impact de la gestion forestière (densité, fragmentation, éclaircie, choix des espèces, suppression du sous-bois, etc.) et du changement climatique sur le microclimat forestier et la végétation du sous-bois, notamment en termes d'extrêmes climatiques.

— 2021-2024 : co-porteur, avec Gaël Grenouillet (Université Toulouse 3 Paul Sabatier, France) et Lise Comte (Université d'état de l'Illinois, USA), d'un projet blanc du Centre de synthèse et d'analyse sur la biodiversité (CESAB) ***Global redistribution of biodiversity: A macro- and eco-evolutionary approach to understand species vulnerability to global changes*** (**BIOSHIFTS**, 36 mois) – Financement : aucun budget à gérer en direct car l'enveloppe financière fournie par la FRB suite à un appel à projet blanc (AAP Blanc 2020) est totalement gérée par le CESAB – Ressources humaines : l'enveloppe budgétaire couvre, entre autres, le post-doctorat de Brunno Oliveira pour une durée de 36 mois – Objet : ce projet implique une dizaine de chercheuses et chercheurs à l'international et vise à faire progresser nos connaissances et notre compréhension de la redistribution des espèces en réponse aux dérèglements climatiques, ceci afin d'améliorer les prédictions des modèles et mieux anticiper les bouleversements futurs de la biodiversité.

— 2019-2024 : porteur du projet de recherche Jeunes chercheuses jeunes chercheurs (JCJC) ***Impacts of Microclimatic Processes on foRest bIodiversity redistributioN under macroclimaTe warming*** (**IMPRINT**, 52 mois) [4] – Financement : **299 948 €** pour le compte de l'unité EDYSAN dans le cadre d'un contrat signé avec l'ANR (instrument JCJC : AAP 2019, projet n°ANR-19-CE32-0005) – Ressources humaines : l'enveloppe budgétaire couvre, entre autres, le salaire d'Eva Gril en thèse sur le projet pour une durée de 40 mois – Objet : reconstruire des séries temporelles passées du réchauffement microclimatique en forêt pour incorporer ces tendances d'évolution du microclimat sous-couvert forestier dans des modèles de niche – Publications : déjà neuf articles impliquant des données issues de ce projet ont été publiés (P112 ; P133 ; P134 ; P143 ; P151 ; P155 ; P158 ; P160 ; P180), dont un article de synthèse (P160), en premier auteur, sur l'intérêt de la technologie laser, aéroporté ou terrestre, en écologie et en microclimatologie, ainsi que deux autres articles en dernier auteur sur la modélisation des microclimats à l'interface air-sol (P158 ; P180), dont l'un mené par la doctorante employée sur le projet (Eva Gril).

4. Plusieurs versions antérieures de propositions pour ce projet ont été soumises les années précédentes dont une version soumise en novembre 2015 (proposition n°714450) en réponse à l'appel à projet 2016 de l'ERC, dans la catégorie *Starting Grant* (ERC-2016-StG), pour un budget total de 1 408 250 €.

— 2018-2020 : responsable EDYSAN dans le cadre du projet d'analyses des données floristiques du ***Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers*** (**RENECOFOR**, 18 mois) – Financement : **81 606 €** pour le compte de l'unité EDYSAN dans le cadre d'un contrat signé avec l'Office national des forêts (ONF) – Ressources humaines : l'enveloppe budgétaire a permis de couvrir, entre autres, le salaire de Benoît Richard, en post-doctorat sur le projet pour une durée de 18 mois – Objet : quantifier la thermophilisation, processus par lequel les communautés s'enrichissent en espèces thermophiles au détriment d'espèces plus mésophiles, et la dette climatique, retard de thermophilisation des communautés vis-à-vis de la vitesse à laquelle le climat se réchauffe, au sein des communautés végétales du sous-étage forestier – Publications : un article a été publié (P137).

— 2017-2018 : porteur du projet ***Modélisation du réchauffement microclimatique sous couvert forestier*** (**MORFO**, 12 mois) – Financement : **6 000 €** pour le compte de l'unité EDYSAN dans le cadre d'un contrat signé avec la Mission pour les initiatives transverses et interdisciplinaires (MITI du CNRS, Défi INFINITI : AAP 2018) – Objet : utilisation d'approches théoriques et numériques interdisciplinaires pour la modélisation du microclimat forestier – Publications : trois articles impliquant des données issues de ce projet ont été publiés (P151 ; P158 ; P180), dont un article méthodologique (P180), en dernier auteur et mené par une doctorante que je co-encadre (Eva Gril), sur la présentation d'un modèle statistique simplifié basé sur une équation de transfert du macroclimat au microclimat.

— 2014-2016 : responsable français dans le cadre du projet Européen ***Detection of Invasive plant species and Assessment of their impact on ecosystem properties through Remote Sensing*** (**DIARS**, 36 mois) – Financement : **217 438 €** pour le compte de l'unité EDYSAN dans le cadre d'un contrat signé avec l'ANR (ERA-Net BiodivERsA : 2012-2013 *Joint Call*) – Ressources humaines : l'enveloppe budgétaire a permis de couvrir, entre autres, les salaires de ***Tarek Hattab*** et ***Carol Garzón-López***, tous deux en post-doctorat sur le projet pour une durée de 24 et 12 mois, respectivement – Objet : tester l'efficacité des méthodes de télédétection aéroportées de pointe pour la détection, la cartographie et l'évaluation des impacts liés aux plantes exotiques envahissantes sur le fonctionnement des écosystèmes – Publications : à l'issue de ce projet, de nombreux articles ont été publiés (P42 ; P44 ; P45 ; P49 ; P72 ; P73 ; P76 ; P99).

— 2014 : co-porteur du projet ***Les ravins boisés en milieux de grandes cultures*** (**CREUSE**, 12 mois) – Financement : **5 000 €** pour le compte de l'unité EDYSAN dans le cadre d'un contrat signé avec la Structure fédératrice de recherche Condorcet (SFR Condorcet FR CNRS 3417 : AAP 2014) – Objet : étudier le microclimat des *creuses* de Picardie qui se définissent comme des ravins boisés de profondeur métrique, de largeur décamétrique et de longueur kilométrique entaillant les vallons élémentaires des plateaux crayeux du nord du bassin parisien – Publications : à l'issue de ce projet, j'ai publié un article de synthèse en premier auteur sur le microclimat des ravins boisés et leurs rôle de microrefuge en contexte de réchauffement du macroclimat (P45), article récompensé par *The Ecography Award for Excellence in Ecology and Evolution*.

1.10 Rayonnement par la Recherche Collaborative

Au-delà de mes activités de diffusion des connaissances via la vulgarisation et la médiation scientifique, le rayonnement scientifique lié à mes travaux de recherche se mesure également à travers mes implications dans de nombreux projets de recherche collaborative ainsi que dans de nombreux réseaux de recherche, que ce soit à l'échelle nationale ou internationale. Ci-dessous, je détaille mes principales implications qui ont conduit à la publication de travaux de recherche que j'indique entre parenthèse et suivant un numéro de référencement en bleu. Les références complètes de ces publications sont données en annexe 1 à la fin du document.

1.10.1 Participation [5] à des Projets de Recherche Collaborative

— 2021-2023 : projet **RangeX** intitulé ***Mechanisms underlying the success and impacts on biodiversity and ecosystem functioning of range-expanding species under climate change*** et porté par Jake Alexander (École polytechnique fédérale de Zürich, Suisse) – Financement : ERA-Net BiodivERsA 2019-2020 *Joint Call* – Personne employée sur le projet et avec qui j'interagis étroitement : Evelin Iseli (thèse) – Objet : ce projet cherche à mieux comprendre les processus et les impacts des espèces végétales en expansion au-delà de leurs limites de distribution, que ce soit pour les espèces exotiques, transportées par l'homme, ou bien pour les espèces indigènes qui migrent car poussées par le réchauffement climatique global.

— 2021-2023 : projet **Xpand** intitulé ***Realized and potential distribution of broad-leaved trees at their northern range limits: towards climate change adaptation*** et porté par Kristoffer Hylander (Université de Stockholm, Suède) – Financement : *Carl Trygger Foundation* – Personne employée sur le projet et avec qui j'interagis étroitement : Jacqueline Souza Lima (post-doctorat) – Objet : il s'agit d'un projet qui porte sur la dynamique actuelle et future de changement d'aire de répartition de plusieurs essences forestières feuillues, comme le chêne pédonculé, qui sont en limite nord de distribution au sud de la Suède.

— 2019-2023 : projet **SoilTemp** intitulé ***A global database of near-surface temperature*** et porté par Jonas Lembrechts (Université d'Anvers, Belgique) – Financement : *Research Foundation Flanders* (FWO) (*Grant number* 12P1819N) – Personne employée sur le projet et avec qui je continue d'interagir étroitement : Jonas Lembrechts (post-doctorat) – Objet : ce projet réuni un large consortium de chercheuses et chercheurs à l'international, principalement des européens mais pas seulement, dont l'objectif est la mise en commun des données de microclimat à l'interface air-sol – Publications : deux articles majeurs ont déjà été publiés dans le cadre de ce projet (P112 ; P158), dont un article qui est un appel à contribution pour alimenter la base de données *SoilTemp* que j'ai co-initiée avec Jonas Lembrechts et Ivan Nijs et l'autre article, en dernier auteur, sur la production des premières cartes globales de la température dans les premiers centimètres du sol à une résolution spatiale de 1 km^2 (P158).

5. Implication dans des projets de recherche nationaux ou internationaux au sein desquels je suis partenaire autofinancé sans avoir d'enveloppe budgétaire dédiée à gérer et donc sans responsabilité financière.

— 2018-2023 : projet **FORMICA** intitulé ***FORest MICroclimate Assessment*** et porté par Pieter De Frenne (Université de Gand, Belgique) – Financement : ERC *Starting Grant* (*Grant number* 757833) – Personnes employées sur le projet et avec qui j'ai interagies ou je continue d'intéragir étroitement : Sanne Govaert (thèse), Camille Meeussen (thèse), Karen De Pauw (thèse), Pieter Sanczuk (thèse), Pieter Vangansbeke (post-doctorat) et Emiel De Lombaerde (post-doctorat) – Objet : ce projet réuni un consortium européen de recherche qui s'intéresse au fonctionnement du microclimat forestier et à son importance pour la biodiversité forestière en contexte de réchauffement global du macroclimat – Publications : de nombreux articles, dans lesquels je suis co-auteur, ont déjà été publiés dans le cadre de ce projet (P85 ; P100 ; P101 ; P103 ; P117 ; P122 ; P134 ; P135 ; P152 ; P153 ; P155 ; P164 ; P165), dont l'un en tant que dernier auteur dans la revue *Nature Ecology and Evolution* (P85) et l'autre en tant que troisième auteur dans la revue *Science* (P103).

— 2018-2019 : projet **sREplot** intitulé ***Upscaling of individual species dynamics to community trends in biodiversity and composition using vegetation change data sets*** et co-porté par Lander Baeten (Université de Gand, Belgique) et Markus Bernhardt-Römermann (Université de Iéna, Allemagne) – Financement : *German Centre for Integrative Biodiversity Research* (iDiv) – Personne employée sur le projet et avec qui j'ai interagie étroitement : Ingmar Staude (post-doctorat) – Objet : il s'agissait d'un groupe de travail sDiv, pour *Synthesis Centre of iDiv*, dont l'objectif était l'utilisation de données de suivies à long terme ou de séries temporelles sur la composition des communautés végétales pour en étudier l'évolution au cours du temps – Publications : deux articles auxquels j'ai participé en tant que co-auteur ont été publiés à l'issue de ce projet (P105 ; P154).

— 2017-2020 : projet **PODARCIS** intitulé ***Intégrer l'information Phylogéographique dans les mOdèles de niche pour améliorer les projections de reDistribution des espèces fAce au Réchauffement ClImatIque : le cas des espèces végétales des forêts tempérées européenneS*** et porté par Prof. Annie Guiller (UPJV, France) – Financement : 50% région Hauts-de-France et 50% FEDER – Personne employée sur le projet et avec qui j'ai interagie étroitement : Pedro Poli (thèse) – Objet : ce projet, porté par l'unité EDYSAN, reposait sur une approche multiscalaire fondée sur l'acquisition de données empiriques en vue de faire progresser la compréhension des mécanismes évolutifs à l'origine de la différenciation des populations mais aussi avec pour objectif d'améliorer les prédictions des modèles de niche en intégrant la variabilité génétique entre populations de la même espèce, le tout dans un contexte de réchauffement climatique – Publications : ce projet a abouti à la publication de deux articles en lien avec la thèse de Pedro Poli (P113 ; P157).

— 2015-2017 : projet **CG×INV** intitulé ***Will impacts of global change be greater than the sum of its parts*** et porté par Cascade Sorte (Université de Californie à Irvine, États-Unis d'Amérique) – Financement : *The Albert & Elaine Borchard Foundation* – Personnes employées sur le projet et avec qui j'ai interagies étroitement : Jenica Allen (post-doctorat) et Bianca Lopez (post-doctorat) – Objet : il s'agissait d'un groupe de travail impliquant des chercheuses et chercheurs de plusieurs pays

(États-Unis d'Amérique, France, Angleterre et Espagne) et dont l'objectif principal était de dresser une méta-analyse des impacts combinés des changements globaux, dont le changement climatique, et des espèces exotiques envahissantes sur les écosystèmes – Publications : dans le cadre de ce projet de recherche, j'ai participé en tant que co-auteur à deux articles publiés dans la revue *Proceedings of the National Academy of Sciences* (P86 ; P162), dont l'un (P86) a été récompensé par le prix *George Mercer* délivré par l'*Ecological Society of America* (ESA).

— 2013-2016 : projet **sPlot** intitulé ***The Global Vegetation Database*** et porté par Helge Bruelheide (Université Martin-Luther de Halle-Wittenberg, Allemagne) – Financement : *German Centre for Integrative Biodiversity Research* (iDiv) – Personne employée sur le projet et avec qui j'ai interagie étroitement : Francesco Maria Sabatini (post-doctorat) – Objet : il s'agissait d'un groupe de travail du centre sDiv, pour *Synthesis Centre of iDiv*, dont l'objectif était la mise en base de données des relevés de végétation à l'échelle globale avec des applications en macroécologie – Publications : dans le cadre de ce projet de recherche, j'ai participé en tant que co-auteur à de nombreux articles (P83 ; P96 ; P123 ; P128 ; P132 ; P139 ; P144 ; P167), dont un en co-premier auteur (P144) et dans lequel je me suis fortement impliqué pour la publication d'une version *Open Access* de la base de données *sPlot* : *sPlotOpen*.

— 2012-2016 : projet **SRL** intitulé ***Plant invasions in mountain regions: the role of disturbance, propagule pressure and a warmer climate*** et porté par Ann Milbau (Université d'Umeå, Suède) – Financement : *Swedish Research Council* (*Grant number* VR 2012-6252) – Personne employée sur le projet et avec qui j'ai interagie étroitement : Jonas Lembrechts (thèse) – Objet : ce projet a réuni un consortium de 4 chercheurs à l'international (Suède, Chili, Argentine et France) pour étudier les déterminants du succès de l'invasion des plantes exotiques envahissantes dans les écosystèmes froids à hautes latitudes et à hautes altitudes – Publications : parmi les retombées majeurs de ce projet, j'ai participé à la rédaction d'un article publié dans la revue *Proceedings of the National Academy of Sciences* (P41) et récompensé par le prix *William Skinner Cooper* delivré par l'*Ecological Society of America* (ESA).

— 2012-2015 : projet **FORHAIE** intitulé ***Importance de la structure des paysages agricoles pour la conservation de la biodiversité forestière ordinaire dans les territoires ruraux : de l'évaluation de la fonctionnalité des continuités écologiques au suivi de leur efficacité et de leur acceptabilité*** et porté par Déborah Closset-Kopp (UPJV, France) – Financement : Ministère de l'écologie, du développement durable des transports et du logement (MEDDTL), projet n°12-MBGD-DIVA-4-CVS-029 – Objet : ce projet, porté par l'unité EDYSAN, visait à évaluer la fonctionnalité des continuités écologiques formées par les éléments paysagers linéaires, ponctuels et surfaciques au sein des territoires agricoles vis-à-vis de la biodiversité forestière ordinaire, en vue de produire des indicateurs et outils d'évaluation de l'efficacité de la trame verte et de son acceptabilité sociale et économique – Publications : en tant que responsable de l'un des axes de recherche de ce projet, j'ai publié un article en premier auteur sur l'importance de la connectivité spatio-temporelle entre haies et fragments forestiers pour expliquer la biodiversité qui y est associée (P119).

— 2012-2014 : projet **smallFOREST** intitulé ***Biodiversity and ecosystem services of small forest fragments in European landscapes*** et co-porté par Prof. Guillaume Decocq (UPJV, France) et Kris Verheyen (Université de Gand, Belgique) – Financement : ERA-Net BiodivERsA 2010-2011 *Joint Call* – Personne employée sur le projet et avec qui j'ai interagie étroitement : Alicia Valdés (post-doctorat) – Objet : ce projet, co-porté par l'unité EDYSAN, visait à quantifier la biodiversité et les services écosystémiques délivrés par les petits fragments forestiers inclus dans des paysages agricoles de différentes regions d'Europe, afin d'analyser les variations de leurs interactions et les modalités de leur mise en valeur dans ces différentes situations – Publications : de nombreux articles ont été publiés dans le cadre de ce projet européen (P25 ; P35 ; P52 ; P57 ; P81 ; P94 ; P118), mais celui que je considère comme le plus important est un article dans lequel je suis co-premier auteur (P94).

— 2010-2013 : projet **StayOrGo** intitulé ***The Nordic Network on Climate and Biodiversity*** et porté par Bente Jessen Graae (NTNU, Norvège) – Financement : *NordForsk* – Objet : ce projet regroupait un ensemble d'experts du Nord de l'Europe (Danemark, Finlande, Norvège et Suède) pour étudier la variabilité microclimatique spatiale et son importance dans la redistribution de la biodiversité nordique en contexte de réchauffement global du macroclimat – Publications : ma participation à ce projet à notamment conduit à la publication de deux articles que je considère comme importants pour ma carrière, dont un en premier auteur (P14) et l'autre en dernier auteur (P59).

— 2010-2013 : projet **CBIO-NET** intitulé ***Effect Studies and Adaptation to Climate Change*** et porté par Christian Damgaard (Université d'Aarhus, Danemark) – Financement : *NordForsk* – Objet : ce projet regroupait un ensemble d'experts du Nord de l'Europe (Danemark, Finlande, Norvège et Suède) pour réfléchir aux impacts des changements du macroclimat sur la biodiversité, et notamment la biodiversité de la zone Arctique – Publications : dans le cadre de ce projet, j'ai activement participé à la rédaction de deux articles (P11 ; P36), dont une revue de la littérature scientifique sur l'importance d'intégrer les interactions biotiques dans les modèles de distribution d'espèce et qui fait partie de mes articles les plus cités (P11).

1.10.2 Participation dans des Réseaux de Recherche Internationaux

— Depuis 2022 : membre du réseau **ReSurveyEurope** qui est une initiative au sein du réseau **EVA** intitulé ***European Vegetation Archive*** (cf. ci-après) – Objet : il s'agit d'un réseau de recherche qui réunit un ensemble de chercheuses et chercheurs à l'international, mais tous centré sur l'Europe, autour de la construction d'une base de données européenne sur le suivi à long terme, via des séries temporelles longues, des changements dans la composition floristique des communautés végétales issues de tous types de milieux (forêts, landes, prairies, zones humides) – Intégration : j'ai été sollicité peu de temps après la période de confinement liée à la pandémie de la COVID19 sur invitation de Franz Essl, porteur de cette initiative, et en participant, en distanciel, à une première réunion de lancement à Vienne en avril 2022 – Publications : aucune publication à ce jour mais un article de présentation de la base *ReSurveyEurope*, en vue de faire un appel à contribution de données, est en cours d'écriture.

— Depuis 2013 : membre du réseau **forestREplot** intitulé ***A database of forest herb layer resurvey plots*** – Objet : il s'agit d'un réseau de recherche qui réunit un ensemble de chercheuses et chercheurs à l'international, principalement en Europe, autour de la construction d'une base de données globale sur le suivi à long terme de la composition floristique des communautés végétales des sous-bois des forêts tempérées – Intégration : j'ai intégré le réseau en 2013 en contribuant avec des données issues de ma thèse sur le suivi à long terme (1989-2007) des communautés végétales des sapinières du Jura (EU-039) – Publications : plusieurs articles ont été publiés via ce réseau de recherche international (P26 ; P43 ; P67 ; P103 ; P105 ; P172), dont un article de présentation de la base de données *forestREplot*.

— Depuis 2013 : membre du réseau **MIREN** intitulé ***Mountain Invasion Research Network*** – Objet : il s'agit d'un réseau de recherche international sur les espèces exotiques envahissantes en zone de montagne – Intégration : j'ai intégré le réseau suite à une collaboration étroite avec Ann Milbau (cf. projet SRL), membre co-fondatrice du réseau – Publications : plusieurs articles ont été publiés via ce réseau (P34 ; P46 ; P60 ; P116 ; P127 ; P159 ; P175).

— Depuis 2012 : membre du réseau **EVA** intitulé ***European Vegetation Archive*** – Objet : il s'agit d'un réseau de recherche européen dont l'objectif est la mise en commun, au sein d'une base de données ou géo-database (EVA), des relevés de végétation qui sont disponibles en Europe, couvrant les habitats forestiers comme les milieux ouverts et les communautés végétales aquatiques terrestres – Intégration : j'ai intégré le réseau en tant que contributeur et responsable de la gestion d'une base de données (EU-00-018 : ***The Nordic Vegetation Database***) de relevés de végétation que j'ai construite lors de mon post-doctorat au Danemark – Publications : plusieurs articles ont été publiés via ce réseau (P32 ; P50 ; P51 ; P74 ; P89 ; P120 ; P124 ; P125 ; P126 ; P130 ; P161 ; P174 ; P176).

— Depuis 2011 : membre du réseau **FLEUR** intitulé ***European network of researchers interested in the dynamics of forest plant species in a changing environment*** – Objet : il s'agit d'un réseau de recherche qui réunit un ensemble de chercheuses et chercheurs en Europe dont l'intérêt porte sur l'impact des changements globaux sur les écosystèmes forestiers – Intégration : j'ai intégré le réseau suite à mon arrivé dans l'unité EDYSAN, grâce au Prof. Guillaume Decocq, directeur de l'unité EDYSAN et membre co-fondateur du réseau – Publications : plusieurs articles ont été publiés via ce réseau (P16 ; P40 ; P55 ; P56 ; P58 ; P68 ; P81 ; P97 ; P106 ; P108 ; P146 ; P156 ; P163).

1.11 Prix, Bourses, Distinctions & Primes

— 04/04/2023 : ***lauréat de la médaille de bronze du CNRS 2023*** de l'*Institut écologie et environnement* (*InEE*), DR18, Lille, France.

— 15/11/2022 : ***distinction Highly Cited Researcher 2022*** par *Clarivate Analytics* (*Web of Science*) dans la catégorie *Environment & Ecology*, Londres, Royaume-Uni.

— 16/11/2021 : ***distinction Highly Cited Researcher 2021*** par *Clarivate Analytics* (*Web of Science*) dans la catégorie *Environment & Ecology*, Londres, Royaume-Uni.

— 06/04/2021 : ***prix George Mercer*** pour ma participation, en tant que co-auteur, à l'article *Disentangling the abundance-impact relationship for invasive species* publié dans la revue *Proceedings of the National Academy of Sciences* (PNAS), *Ecological Society of America* (ESA), Californie, États-Unis d'Amérique.

— 18/11/2020 : ***distinction Highly Cited Researcher 2020*** par *Clarivate Analytics* (*Web of Science*) dans la catégorie *Environment & Ecology*, Londres, Royaume-Uni.

— 28/09/2018 : ***second prix Ecography Award for Excellence in Ecology and Evolution*** (*The E4 Award*) (500 €) pour un article de synthèse publié dans la revue *Ecography* en tant que dernier auteur et intitulé *Incorporating microclimate into species distribution models*, Université de Lund, Lund, Suède.

— 15/03/2018 : ***prix William Skinner Cooper*** pour ma participation, en tant que co-auteur, à l'article *Disturbance is the key to plant invasions in cold environments* publié dans la revue *Proceedings of the National Academy of Sciences* (PNAS), *Ecological Society of America* (ESA), La Nouvelle-Orléans, États-Unis d'Amérique.

— 01/10/2017 : ***prime d'encadrement doctoral et de recherche*** (PEDR) (14 000 € sur 2017-2020) en tant que chargé de recherche CNRS suite à mon recrutement au concours de chargé de recherche première classe, Amiens, France.

— 10/01/2017 : ***second prix Ecography Award for Excellence in Ecology and Evolution*** (*The E4 Award*) (500 €) pour un article de synthèse publié dans la revue *Ecography* en tant que premier auteur et intitulé *Climatic microrefugia under anthropogenic climate change: implications for species redistribution*, Université de Lund, Lund, Suède.

— 01/10/2015 : ***prime d'encadrement doctoral et de recherche*** (PEDR) (14 000 € sur 2015-2017) en tant que maître de conférences à l'UPJV, Amiens, France.

— 26/02/2010 : ***second prix (ex-aequo) de la meilleure présentation orale***, intitulée *Pleistocene climate change legacies on current species diversity in European montane plant communities*, 9ème conférence sur les bases de données de végétation, Université d'Hambourg, Hambourg, Allemagne.

— 01/10/2009 : ***premier prix de la thèse de la Région Lorraine*** (7 000 €), intitulée *Impacts d'un réchauffement rapide du climat sur la distribution des espèces végétales le long du gradient d'altitude*, Metz, France.

— 16/02/2007 : ***premier prix de la meilleure présentation orale***, intitulée *Western European forest plant species move upwards in response to climate change*, 49ème conférence annuelle de l'*International Association for Vegetation Science* (IAVS), Université de Massey, Palmerston North, Nouvelle Zélande.

— 30/06/2004 : ***bourse de l'Association des membres de l'ordre des palmes académiques*** (AMOPA) (700 €), pour un séjour de 2 mois dans la forêt nationale du Chugach (Péninsule du Kenai, Alaska, USA) afin d'étudier l'impact d'une épidémie de scolyte sur la charge en bois mort et les risques d'incendies, Paris, France.

1.12 Bilan Analytique de mes Travaux

Afin de dresser un bilan analytique de mes travaux, j'ai récupéré (en août 2022) l'ensemble des informations associées à mes publications scientifiques en utilisant le package `{scholar}` sous le logiciel de statistique R (R Core Team 2020). A l'aide de mon identifiant personnel associé à mon comte ***Google Scholar***, j'ai pu extraire, grâce à la fonction `get_publication()`, toutes les données associées à chaque publication, comme : le titre, la liste des premiers auteurs, le nom de la revue, l'année de publication et le nombre de citation. Ainsi, depuis l'année de mon recutement sur mon premier poste à Amiens en 2011, j'ai écrit ou co-écrit un total de 160 articles scientifiques publiés dans des revues à comité de lecture, dont 9 en premier ou co-premier auteur et 9 en dernier auteur. A cela s'ajoute mes travaux de thèse avec un total de 7 articles publiés dans des revues à comité de lecture, dont 6 en premier auteur. Soit un total cumulé, entre juin 2008 et août 2022, de 167 publications dans des revues à comité de lecture (Figure 1a). Voir la liste complète en annexe 1. J'ai également publié, en premier auteur, un chapitre d'ouvrage (A2) ainsi que deux articles non soumis à un comité de lecture, dont un commentaire d'article sur invitation de Susan Patricia Harrison pour la revue *Proceedings of the National Academy of Sciences* (A6).

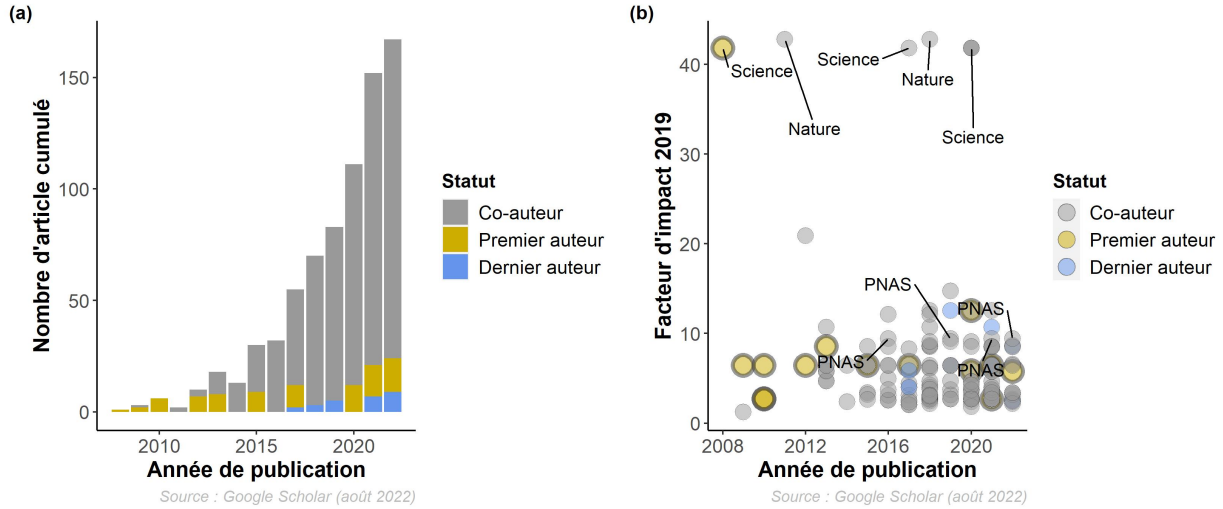

FIGURE 1 – Évolution du cumul du nombre d'articles publiés dans des revues à comité de lecture entre 2008 et 2022 (a) et facteur d'impact associé à chaque publication (b).

Parmi les 167 articles publiés dans des revues à comité de lecture, 163 concernent des publications dans des revues scientifiques internationales. A l'aide du package `{JCRImpactFactor}`, j'ai extrait la valeur de facteur d'impact de chaque revue pour l'année 2019 (Figure 1b), dernière année disponible de manière semi-automatisée via ce package. J'ai ensuite calculé quelques statistiques descriptives comme : le facteur d'impact moyen (FIM) de l'emsemble de mes publications dans des revues à comité de lecture (FIM = 7.156), le FIM de mes publications en premier ou co-premier auteur (FIM = 8.671), et le FIM de mes publications en dernier auteur (FIM = 6.627). A noter que ces valeurs moyennes sont fortement influencées par quelques publications dans des revues à haut facteur d'impact.

Peut-être plus important, à mes yeux, que la valeur de facteur d'impact des revues dans lesquelles j'ai publiées, le cumul de citations associées à l'ensemble de mes publications dans des revues à comités de lecture s'élève à 16010 en août 2022, dont 4268 citations cumulées pour mes articles en premier ou co-premier auteur. Mon article le plus cité, publié en premier auteur dans la revue *Science*, totalise 2125 citations en août 2022 (P1). Sur la base de ces chiffres extrait de ***Google Scholar*** en août 2022, mon indice h de Hirsh (h-index) est de 54. A titre comparatif, mon h-index sur ***Web of Science***, *ResearcherID* AAE-8441-2019, est de 47 pour un total de 161 publications cumulant 11308 citations, dont 10618 en retirant le nombre d'autocitations. Le nombre de citation moyen par article est de 70.24 (Figure 2).

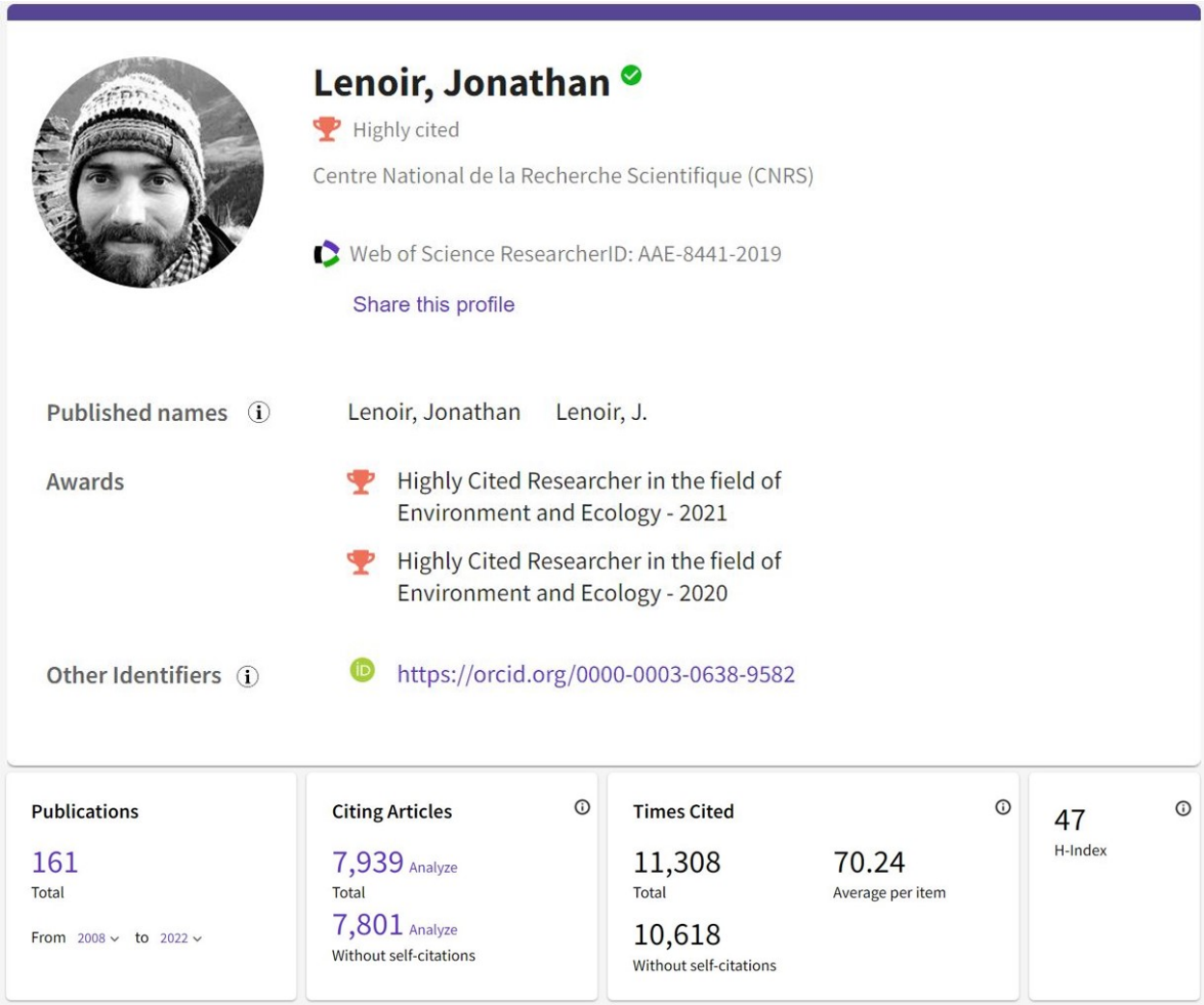

FIGURE 2 – Profil personnel consulté en août 2022.

Au total, j'ai publié mes travaux dans 59 revues différentes. Les revues scientifiques dans lesquelles j'ai le plus publié d'articles sont *Journal of Vegetation Science*, *Global Ecology and Biogeography*, *Ecography* et *Global Change Biology* (Table 1). Ces revues reflètent trés bien les thématiques de mes recherches qui sont centrées sur les sciences végétales, la macroécologie, la biogéographie et les changements globaux.

Table 1 – Liste des principales revues dans lesquelles j'ai écrit ou co-écrit mes travaux. Les revues sont classées par ordre décroissant suivant le nombre total d'article publié par revue. Seules les 35 premières revues dans lesquelles j'ai publié ou co-publié le plus d'articles sont listées dans cette table. Parmi le nombre total d'article publié par revue, le nombre d'article écrit en premier auteur est indiqué dans une colonne séparée. Le facteur d'impact (FI) de chaque revue, pour l'année 2019, est donné à titre indicatif.

Titre de la revue	Nb. total	Nb. 1er auteur	FI 2019
Journal of Vegetation Science	18	2	2.698
Global Ecology and Biogeography	17	2	6.446
Ecography	11	4	6.455
Global Change Biology	10	1	8.555
Journal of Biogeography	6	0	3.723
Nature Ecology & Evolution	5	1	12.541
Science	5	1	41.845
Applied Vegetation Science	4	0	2.574
Biological Invasions	4	0	3.087
Diversity and Distributions	4	0	3.993
Journal of Applied Ecology	4	1	5.840
Journal of Ecology	4	1	5.762
Proceedings of the National Academy of Sciences	4	0	9.412
Biological Reviews	3	0	10.701
Ecology and Evolution	3	0	2.392
Landscape Ecology	3	0	3.385
Remote Sensing of Environment	3	0	9.085
Science of the Total Environment	3	0	6.551
Agricultural and Forest Meteorology	2	0	4.651
Basic and Applied Ecology	2	0	3.156
BMC Ecology	2	0	2.029
Ecological Indicators	2	0	4.229
Ecology	2	0	4.700
Ecology Letters	2	0	8.665
European Journal of Forest Research	2	0	2.451
Forest Ecology and Management	2	0	3.170
Methods in Ecology and Evolution	2	0	6.511
Nature	2	0	42.778
Nature Communications	2	0	12.121
New Phytologist	2	0	8.512
Perspectives in Plant Eco., Evo. and Systematics	2	0	2.657
Plant Biology	2	0	2.167
Revue Forestière Française	2	1	NA
Advances in Ecological Research	1	0	6.167
American Journal of Botany	1	0	3.038

Pour illustrer au mieux le contenu de mes thématiques de recherche, j'ai également généré un *WordCloud* sur l'ensemble des titres des articles que j'ai publiés (Figure 3). Pour cela, j'ai utilisé le package `{tm}` de *text mining* ainsi que le package `{ggwordcloud}` pour la représentation graphique. Cette représentation permet de bien rendre compte de la position centrale de mes études sur les espèces végétales forestières en contexte de dérèglements du climat et ce à large échelle biogéographique, comme l'échelle européenne. Parmi les mots qui reviennent le plus souvent dans les titres de mes travaux, on retrouve le champ lexical associé à la répartition géographique mais aussi à la niche écologique des espèces avec des mots comme : *range*, *distribution*, *global*, *niche*, *abundance*, *population*, *edge*, etc. On retouve aussi le champ lexical du changement et des facteurs associés : *change*, *response*, *shift*, *time*, *variation*, *drivers*, *climate*, *warming*, *alien*, *invasive*, etc.

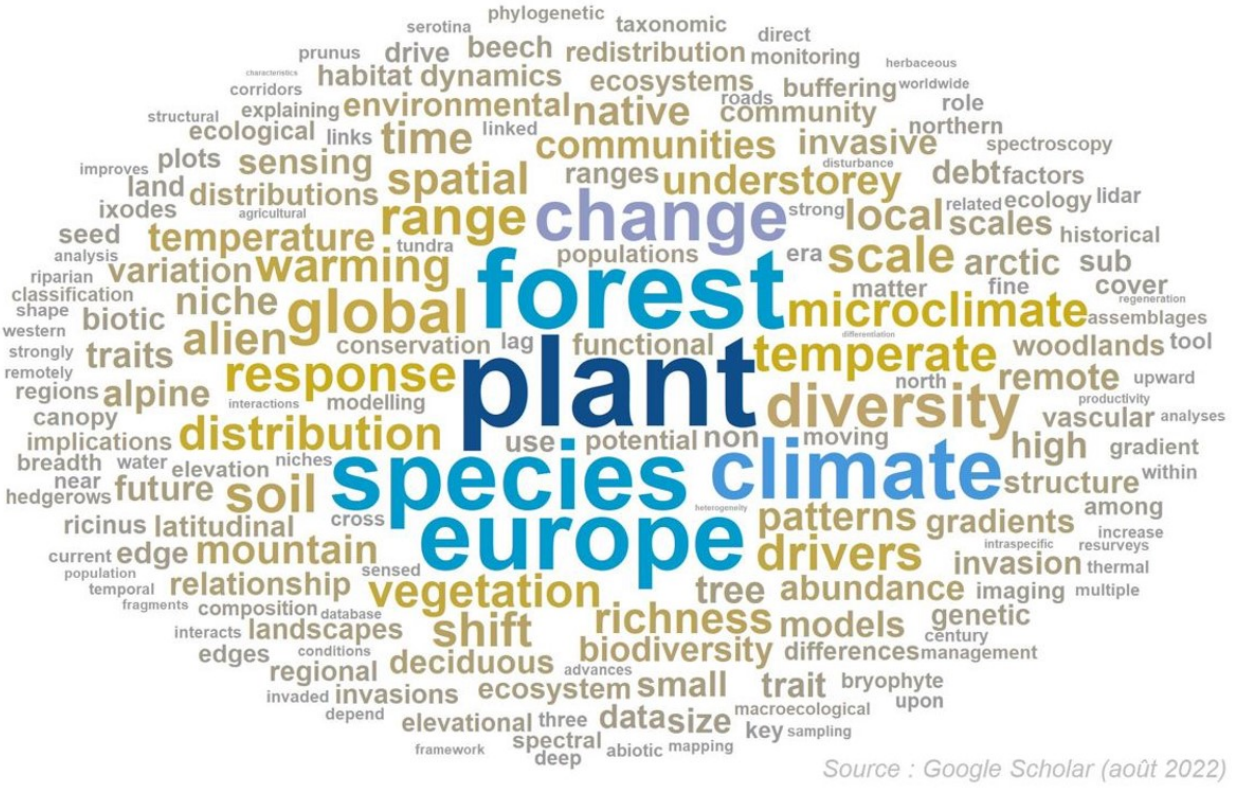

FIGURE 3 – Illustration des mots clés associés aux titres des articles scientifiques que j'ai publiés, que ce soit dans des revues à comité de lecture ou non.

Depuis 2008, j'ai été invité à présenter mes travaux de recherche, au format communication orale, dans 21 congrès, conférences ou événements scientifiques d'envergure nationale (10) ou internationale (11). Depuis 2010, j'ai également participé, sur invitation, à un total de 21 séminaires dans 18 universités différentes, incluant 7 webinaires depuis la pandémie liée à la COVID19. Voir la liste complète des communications sur invitation en annexe 2.

Ci-après, je liste les douze publications postérieures à ma thèse que je juge les plus représentatives de la diversité de mes travaux de recherche (liste compléte en annexe 1) et de mes encadrements ou co-encadrements d'étudiants ou d'étudiantes en thèse ou en post-doctorat :

P180 – **Gril E.**[6], [+7 co-auteurs], **Decocq G.**, Marrec R., **Lenoir J.**, (2023). *Slope & equilibrium: A parsimonious and flexible approach to model microclimate.* ***Methods in Ecology and Evolution***, 14, 885-897

P160 – **Lenoir J.**, **Gril E.**[7], [+15 co-auteurs], **Decocq G.** (2022). *Unveil the unseen: Using LiDAR to capture time-lag dynamics in the herbaceous layer of European temperate forests.* ***Journal of Ecology***, 110, 282-300

P157 – **Poli P.**[8], **Guiller A.**, **Lenoir J.** (2022). *Coupling fossil records and traditional metrics to test how genetic information improves species distribution models of the European beech Fagus sylvatica.* ***European Journal of Forest Research***, 141, 253–265

P137 – **Richard B.**[9], [+31 co-auteurs], **Lenoir J.** (2021). *The climatic debt is growing in the understorey of temperate forests: Stand characteristics matter.* ***Global Ecology and Biogeography***, 30, 1474-1487

P107 – **Lenoir J.**, Bertrand R.[10], [+4 co-auteurs], Grenouillet G. (2020). *Species better track climate warming in the oceans than on land.* ***Nature Ecology and Evolution***, 4, 1044-1059

P103 – Zellweger F., De Frenne P., **Lenoir J.**, [+30 co-auteurs], Coomes D. (2020). *Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming.* ***Science***, 368, 772-775

P95 – **Almoussawi A.**[11], **Lenoir J.**, [+7 co-auteurs], **Decocq G.** (2020). *Forest fragmentation shapes the alpha–gamma relationship in plant diversity.* ***Journal of Vegetation Science***, 31, 63-74

P85 – De Frenne P., [+7 co-auteurs], **Lenoir J.** (2019). *Global buffering of temperatures under forest canopies.* ***Nature Ecology and Evolution***, 3, 744-749

P45 – **Lenoir J.**, **Hattab T.**[12], Pierre G. (2017). *Climatic microrefugia under anthropogenic climate change: implications for species redistribution.* ***Ecography***, 40, 253-266 Article récompensé en 2015 par *The Ecography Award for Excellence in Ecology and Evolution*

P22 – **Lenoir J.**, Svenning J.C. (2015). *Climate-related range shifts – towards a comprehensive research framework.* ***Ecography***, 38, 15-28 Recommandé par *Faculty Opinions*

P30 – **Wasof S.**[13], **Lenoir J.**, [+45 co-auteurs], **Decocq G.** (2015). *Disjunct populations of European vascular plant species keep the same climatic niches.* ***Global Ecology and Biogeography***, 24, 1401-1412

P8 – Bertrand R., **Lenoir J.**, [+5 co-auteurs], Gégout J.C. (2011). *Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests.* ***Nature***, 479, 517-520

6. Thèse en codirection avec Prof. Guillaume Decocq dans le cadre du projet IMPRINT.
7. Thèse en codirection avec Prof. Guillaume Decocq dans le cadre du projet IMPRINT.
8. Thèse en codirection avec Prof. Annie Guiller.
9. Post-doctorant encadré dans le cadre du projet RENECOFOR.
10. Contribution égale avec le premier auteur.
11. Thèse en codirection avec Prof. Guillaume Decocq.
12. Post-doctorant encadré dans le cadre du projet DIARS et contribution égale avec le premier auteur.
13. Thèse en codirection avec Prof. Guillaume Decocq.

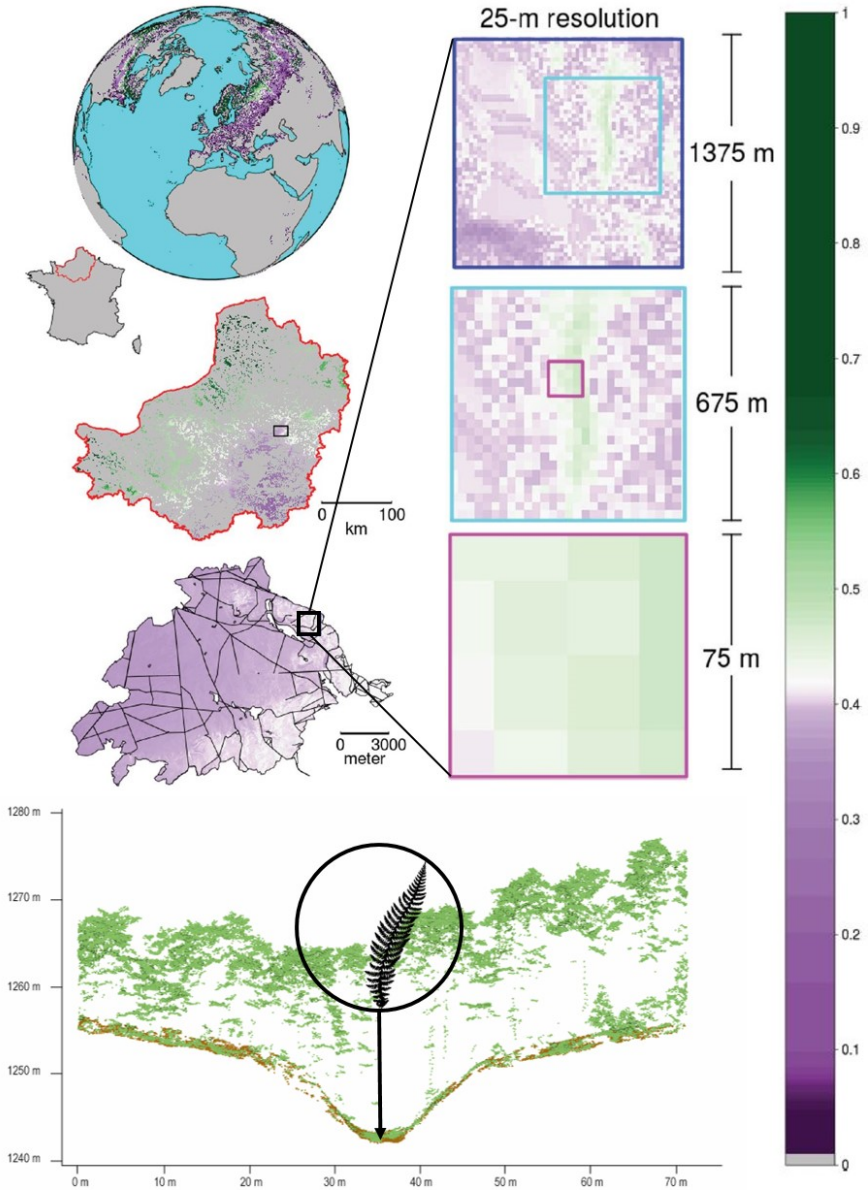

FIGURE 4 – Fil rouge du présent document : regards croisés et changement d'échelle entre macroclimat et microclimat. Figure modifiée de Lenoir et al. (2017) dans *Ecography*.

"It is the systems so formed which, from the point of view of the ecologist, are the basic units of nature on the face of the earth. Our natural human prejudices force us to consider the organisms (in the sense of the biologist) as the most important parts of these systems, but certainly the inorganic factors are also part — there could be no systems without them, and there is constant interchange of the most various kinds within each system, not only between the organisms but between the organic and the inorganic. These ecosystems, as we may call them, are of the most various kinds and sizes. They form one category of the multitudinous physical systems of the universe, which range from the universe as a whole down to the atom." — (Arthur George Tansley, 1935, The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms, Ecology)

2 Biodiversité en Environnement Changeant

La biodiversité, qu'est-ce que c'est ? La biodiversité est un bien commun difficile à mesurer, allant de la diversité des gènes qui différencient les individus d'une même espèce à la diversité des écosystèmes qui différencient les paysages d'une même région en passant par la diversité des formes (diversité structurelle), des âges (chronodiversité), des fonctions (diversité fonctionnelle) et des interactions biotiques (diversité des réseaux trophiques) entre individus et espèces au sein d'une même communauté. La biodiversité est omniprésente dans nos vies, elle nous alimente au quotidien (fruits, légumes, graines, champignons, œufs, viandes, poissons), elle nous abrite des aléas climatiques (ossature et charpente en bois de nos maison), elle nous soigne (plantes médicinales et venins) et elle est même une source d'inspiration dans les domaines de l'innovation technologique comme le biomimétisme. Même le charbon et le pétrole, que nous brûlons pour nous chauffer ou nous déplacer plus vite, sont en partie issus de la biodiversité. Si l'origine biologique des charbons n'a jamais été contestée, de par les restes de plantes fossiles qu'ils contiennent, les origines du pétrole ont longtemps fait l'objet de débats. Cependant, il est aujourd'hui admis que l'une des conditions de formation du pétrole est l'accumulation de matière organique, provenant principalement de la décomposition d'organismes planctoniques, dans des bassins sédimentaires. Bref, mon propos introductif consiste simplement à rappeler ici à quel point la biodiversité est à la base du fonctionnement et du fondement de nos sociétés, même si elle est aussi et parfois source de maladies (pathogènes et vecteurs de pathogènes) ou de danger immédiat (prédation et empoisonnement) pour l'Homme. Pour faire court, la biodiversité constitue le socle économique de nos activités. Pourtant, ce n'est qu'en 1992, lors du sommet de la Terre de Rio de Janeiro, que la Convention sur la diversité biologique (CDB) est signée et reconnaît pour la première fois l'importance de la biodiversité pour l'ensemble de l'humanité.

Que ce soit en terme de variation génétique exprimée au sein d'une population d'individus, de nombre d'espèces présentes dans un milieu donné, de complexité des formes ou des interactions biotiques observées au sein des communautés d'êtres vivants ou encore de quantité de fonctions assurées au sein des écosystèmes, la biodiversité et sa répartition géographique sur le globe n'ont eu de cesse de changer et d'évoluer depuis l'apparition de la vie sur Terre et avant l'intervention de la main de l'Homme. Ainsi, chacun des cinq épisodes d'extinction massive survenu entre l'Ordovicien et le Paléogène, suite à des changements environnementaux majeurs comme les grandes glaciations, ont été de formidables moteurs des changements de la biodiversité (Raup et Sepkoski 1982). Par exemple, une étude récente de Carvalho et al. (2021) a démontrée que la naissance des forêts néotropicales modernes telles que nous les connaissons aujourd'hui, c'est à dire dominées par les angiospermes ou plantes à fleurs, coïncide avec l'impact de l'astéroïde de dix kilomètres de diamètre qui s'est écrasé il y a 66 millions d'années à Chicxulub Puerto dans la péninsule du Yucatán au Mexique. En analysant les restes fossiles de plus de 6000 feuilles et 50000 grains de pollen de Colombie, datant d'il y a 72 à 58 millions d'années, Carvalho et al. (2021) ont montré qu'avant l'impact de l'astéroïde, l'environnement où évoluaient les dinosaures était rempli d'une diversité de groupes végétaux variés (ptéridophytes, gymnospermes et angiospermes) tandis qu'après l'impact, les restes fossiles indiquent une prédominance des angiospermes sur les autres groupes, représentant jusqu'à 85-90 % de la diversité végétale en Colombie

(Figure 5). D'autres travaux ont également montré que l'extinction de nombreuses espèces de gymnospermes qui dominaient la flore terrestre à la fin du Jurassique, il y a 145 millions d'années, était surtout liée à une exclusion par compétition suite à l'essor progressif des angiospermes plus qu'à l'effet du refroidissement du climat qui suivi la crise Crétacé-Paléogène, il y a 66 millions d'années (Condamine et al. 2020). Ainsi, au Crétacé supérieur, les forêts de Colombie étaient vraisemblablement parcourues par de nombreux dinosaures herbivores qui devaient maintenir un couvert beaucoup moins dense qu'aujourd'hui, laissant filtrer la lumière et permettant aux fougères arborescentes, aux conifères et autres gymnospermes à graines de l'époque de coexister avec les arbres à fleurs déjà présent à cette période. La chute de l'astéroïde à proximité des forêts colombiennes d'autrefois a fait table rase de cette biodiversité du Crétacé supérieur en éliminant les grands herbivores de l'époque qui devaient raffoler des arbustes et arbres à fleurs. Après l'impact de l'astéroïde et la disparition des dinosaures, et parmi eux des grands herbivores, c'est une nouvelle forêt tropicale qui a émergée, dominée par les plantes à fleurs à croissance rapide et étagée en de multiples strates, rendant la canopée difficile d'accès pour de nombreuses espèces de conifères qui peuplaient autrefois les lieux.

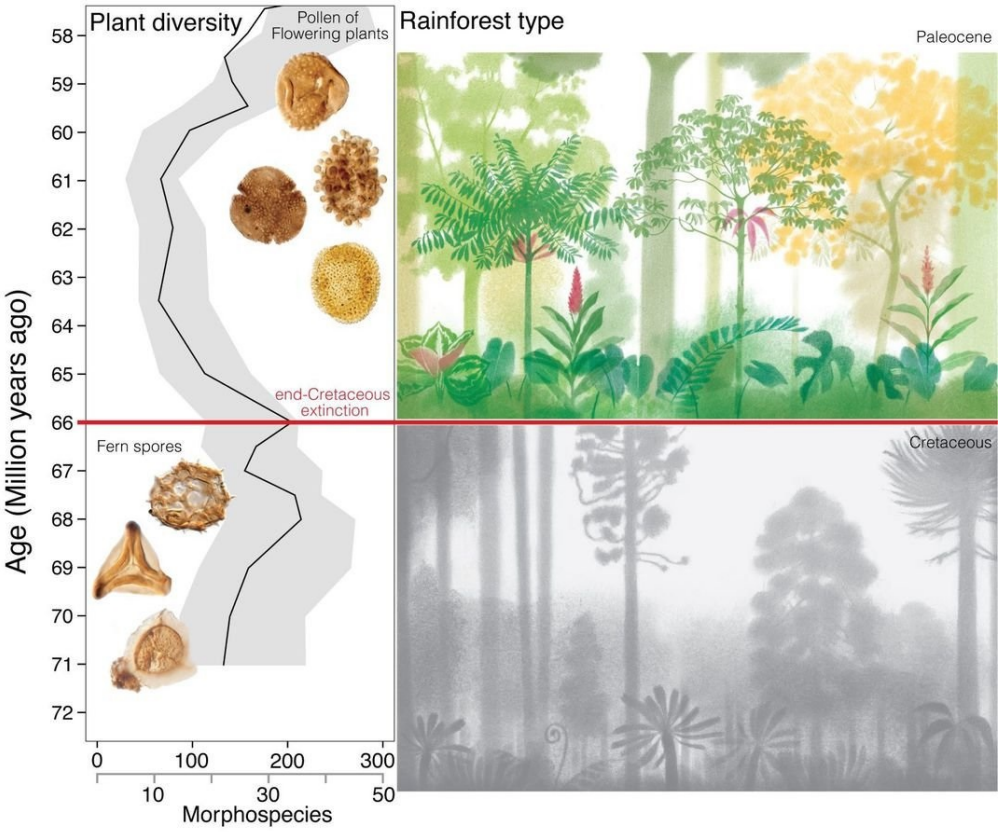

FIGURE 5 – Reconstitution, à partir de restes fossiles (feuilles et pollens), de la composition des forêts tropicales d'Amérique du Sud avant et après la chute de l'astéroïde et la disparition des dinosaures. Dominance des ptéridophytes (fougères) et des gymnospermes (conifères) au Crétacé et émergence des angiospermes (plantes à fleurs) au Paléogène. Figure modifiée de Carvalho et al. (2021) dans la revue *Science*.

En plus de ces modifications biotiques et abiotiques liées à des perturbations majeures survenues avant même la présence de l'Homme sur Terre, s'ajoutent les changements provoqués par les activités humaines. Ainsi, la biodiversité n'est pas seulement soumise à la grande loterie de la sélection naturelle mais elle est aussi soumise à la sélection orientée par la main de l'Homme. Par exemple, l'Homme a grandement participé à façonner la biodiversité d'aujourd'hui en pratiquant la sélection animale dès le paléolithique, avec la domestication du loup qui aboutira à la diversité des races de chiens que nous connaissons aujourd'hui (Skoglund et al. 2015 ; Bergström et al. 2022). Il en est de même avec la sélection végétale et la domestication des plantes pour l'agriculture, pratiquées dès le néolithique (Purugganan et Fuller 2009). En analysant plus d'un millier de profils stratigraphiques contenant des pollens fossiles, datant de plus de 18 mille ans pour les plus anciens, Mottl et al. (2021) ont montré que l'ampleur des changements qui affectent la composition des communautés végétales depuis que les communautés humaines maîtrisent l'agriculture est du même ordre de grandeur que celui observé suite aux variations climatiques postglaciaires mais que ce changement s'est opéré bien plus rapidement encore. Par conséquent, la biodiversité à toujours évolué en environnement changeant. Néanmoins, c'est la rapidité des bouleversements aujourd'hui imposés par l'Homme qui change la donne et marque l'originalité de ce qui est aujourd'hui plus communément appelé la sixième vague d'extinction massive (Barnosky et al. 2011).

Au-delà de la rapidité des changements imposés par l'Homme dans le contexte actuel de mondialisation qui est le nôtre, c'est aussi et surtout la multiplicité des sources de changement qui caractérise l'Anthropocène (Waters et al. 2016). L'impact des activités humaines sur la biodiversité est d'abord direct, comme c'est le cas avec (i) l'exploitation des ressources vivantes aquatiques et terrestres via la production halieutique et agricole, (ii) la destruction et la fragmentation des habitats naturels liés à l'artificialisation des terres et du littoral et enfin (iii) le déplacement volontaire ou involontaire d'espèces exotiques via le transport international de marchandises par voie maritime, terrestre ou aérienne. A cette multiplicité des facteurs directs s'ajoute une multiplicité de facteurs indirectement liés aux activités humaines, comme (iv) le dérèglement climatique global (IPCC 2021) et (v) la pollution de l'air, des eaux, des sols et du sous-sol qui a atteint aujourd'hui les milieux les plus reculés de notre planète (Peng et al. 2018 ; Napper et al. 2020). Toutes ces pressions d'origine anthropique sont aujourd'hui reconnues comme les cinq principales causes qui menacent d'extinction de nombreuses espèces animales et végétales. Ainsi, la plateforme Intergouvernementale scientifique et politique sur la biodiversité et les services écosystémiques (IPBES), organisme relevant de l'Organisation des nations unies (ONU) et équivalent du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC ou IPCC en anglais) pour les questions de biodiversité, a listé ces cinq causes d'extinction de la biodiversité contemporaine par ordre décroissant d'importance (IPBES 2019) : (1) les changements d'usage des terres et de la mer, (2) l'exploitation directe de certains organismes, (3) le changement climatique, (4) la pollution et (5) les espèces exotiques envahissantes. Comprendre comment la biodiversité répond en environnement changeant, dont la particularité est à la fois sa rapidité et sa multiplicité, est primordial pour pérenniser le bon fonctionnement de nos sociétés. Ci-dessous, j'ai décidé de développer plus en détail qu'une seule des cinq causes majeures d'extinction de la biodiversité sur laquelle j'ai principalement travaillé et qui constitue le fil directeur de ce document ainsi que la charnière entre mes travaux passés et mes recherches futures : le changement climatique.

Le Groupe 1 (WG1) du GIEC (IPCC), qui étudie les éléments scientifiques liés aux changements ou dérèglements du climat global, a publié son sixième et dernier Rapport d'évaluation (AR6) le 9 août 2021 (IPCC 2021). Sur la période 2011-2020, la température globale de surface était en moyenne de +1,09°C [+0,95°C à +1,2°C] plus chaude que celle de la période de référence 1850-1900, avec un réchauffement moyen de +1,59°C [+1,34°C à +1,83°C] sur les continents et de +0,88°C [+0,68°C à +1,01°C] au-dessus des océans. Comme déjà évoqué plus haut, ce qui caractérise le réchauffement global actuel par rapport aux réchauffements passés, ce n'est pas tant son amplitude qui est équivalente à celle observée lors du dernier épisode interglaciaire de l'Holocène, il y a 6500 ans, mais sa vitesse et son accélération au cours des dernières décennies (Figure 6, graphique de gauche). Cette forme caractéristique en "crosse de hockey" de la courbe des anomalies à long terme de températures n'est pas nouvelle et avait déjà été publiée dès la fin des années 1990 (Mann, Bradley, et Hughes 1999). Néanmoins, la mise à jour régulière de cette courbe en "crosse de hockey" montre à quel point l'accélération est importante au cours des deux derniers millénaires avec une augmentation notable des anomalies de températures positives de +0,19°C [+0,16°C à +0,22°C] entre la période 2003-2012 et la période 2011-2020.

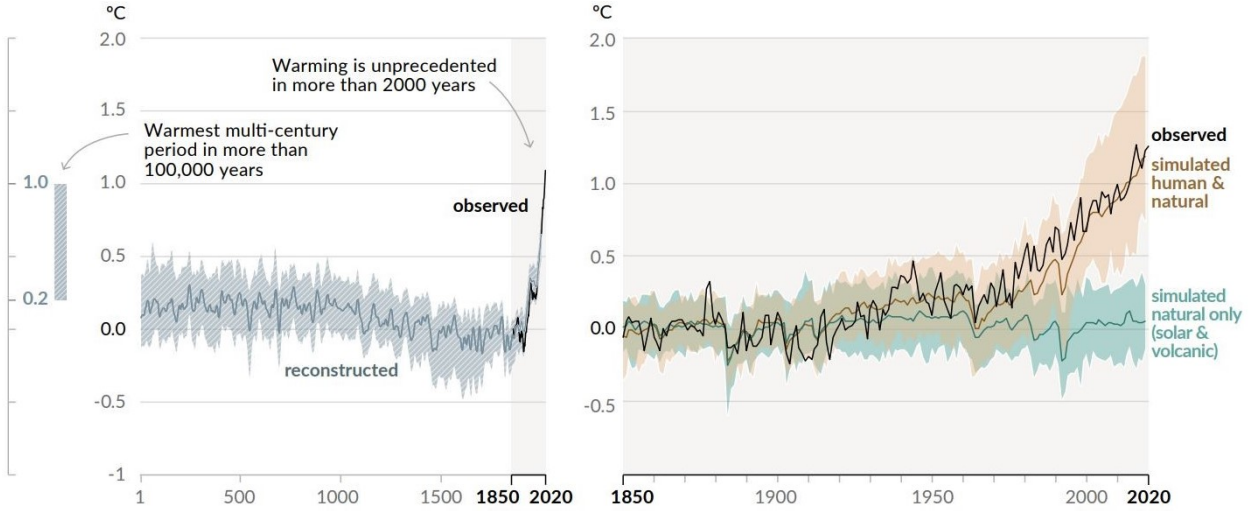

FIGURE 6 – Anomalies de température (moyenne décennale) globale de surface par rapport à la moyenne de la période de référence 1850-1900. Le graphique de gauche présente les anomalies observées, entre 1850 et 2020, sur lesquelles sont superposées les anomalies reconstruites, à partir d'archives paléoclimatiques, sur les deux millénaires qui précèdent l'an 2000. Le graphique de droite présente les anomalies de température (moyenne annuelle) globale de surface observées (courbe en noire) et simulées selon deux scénarios, avec (courbe brune) et sans (courbe verte) les facteurs de forçages d'origine anthropique, et ce sur la même période (1850-2020) pour comparaison. L'intervalle de variation autour des tendances moyennes reconstruites ou simulées par les modèles est indiqué de la même couleur que la courbe associée. Figure extraite du dernier rapport du GIEC (AR6, groupe 1, résumé à l'intention des décideurs) du 9 août 2021.

Sur une période encore plus longue, les reconstructions de températures à partir d'archives paléoclimatiques remontant jusqu'au Paléocène (période la plus ancienne du Paléogène), il y a 65 millions d'années, permettent une mise en perspective relative aux fluctuations passées des projections futures du réchauffement global et d'identifier les potentiels analogues climatiques du passé. Les travaux de Burke et al. (2018) illustrent très bien cette mise en perspective du réchauffement climatique futur, suivant plusieurs scénarios, sur le très long terme (Figure 7). Pour le scénario le plus pessimiste (courbe rouge) de non atténuation des émissions de Gaz à effet de serre (GES), on peut constater qu'à l'horizon 2200, en l'espace de deux siècles, on s'attend à des anomalies de température globale de surface, par rapport à la période de référence 1961-1990, comprises entre +5°C et +10°C. C'est à peu près l'équivalent de la tendance générale de refroidissement observée sur plus de 50 millions d'années : depuis le pic d'anomalies positives de l'Éocène. A cette période, environ 10 millions d'années après la fin du Crétacé, la Terre était inondée de dioxyde de carbone (CO_2) et le monde a connu un réchauffement de +5°C qui s'est donc étalé sur 10 millions d'années, un événement appelé Maximum thermique du Paléocène-Éocène (PETM). C'est là une preuve flagrante du caractère sans précédent de la vitesse à laquelle s'opère le réchauffement climatique actuel.

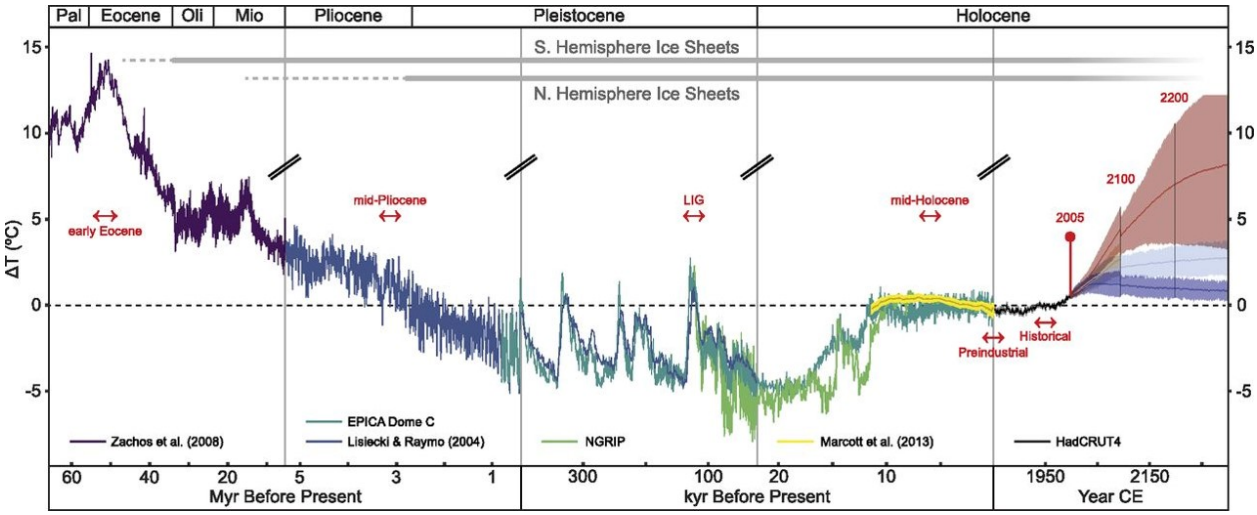

FIGURE 7 – Reconstruction des anomalies de température depuis le Paléocène, il y a 65 millions d'années, et projections futures, jusqu'en 2300, selon plusieurs scénario d'émissions de Gaz à effet de serre (GES). Les anomalies sont calculées par rapport à la température moyenne globale sur la période de référence 1961-1990. Attention aux changements d'échelles temporelles, quatre au total (cf. barres verticales entrecoupées d'un double trait), le long de l'axe des abscisses. Figure extraite de Burke et al. (2018) dans les *Proceedings of the National Academy of Sciences* (PNAS).

Si comme dans les précédents rapports, l'influence des activités humaines sur ce réchauffement global est la principale cause mise en avant, c'est la première fois que les experts du GIEC concluent et écrivent noir sur blanc dans leur rapport que les changements climatiques actuels sont "sans équivoque" le fait des activités humaines. Plus concrètement, la partie du réchauffement global directement imputable aux activités humaines est estimée à +1,07°C [+0,8°C à +1,3°C], soit la quasi intégralité du réchauffement observé (Figure 6, graphique de

droite). Ce sixième rapport est aussi le plus alarmant de tous car selon les conclusions de plus de 230 scientifiques, l'objectif de l'accord de Paris de maintenir la surface de la Terre à +1,5°C de réchauffement maximum d'ici la fin du siècle est hors de portée sans réaction rapide des décideurs. A noter toutefois que le présent rapport du GIEC conclue que l'inertie du système climatique est moindre que celle constatée dans le précédent Rapport d'évaluation (AR5) publié en 2013. C'est une lueur d'espoir car les actions d'atténuation entreprises aujourd'hui pourraient être déjà visible d'ici les 50 prochaines années. Ainsi, une vraie politique active en faveur du climat avec une réduction drastique des émissions de GES que sont le CO_2, le méthane (CH_4) et le protoxyde d'azote (N_2O), permettrait d'infléchir la courbe à l'horizon 2050 (Figure 7, courbe bleue).

Enfin, le sixième rapport du GIEC met également en avant la forte augmentation dans la fréquence des événements météorologiques et climatiques extrêmes, globalement plus fréquents et plus intenses depuis 1950. C'est le cas des vagues de chaleurs extrêmes dont la fréquence a doublé en milieu marin depuis les années 1980. Une vague de chaleur qui se produisait une fois tous les 10 ans entre 1859 et 1900, soit il y a plus d'un siècle, est déjà 2,8 fois plus fréquente aujourd'hui après un réchauffement global d'environ +1°C. Suivant un scénario futur de réchauffement global de +2°C, une vague de chaleur sera 5,6 fois plus fréquente et jusqu'à 9,4 fois plus fréquente selon un scénario à +4°C, soit une vague de chaleur presque tous les ans. En somme, d'ici 2100 et suivant les scénarios les plus pessimistes du GIEC, les vagues de chaleur considérées comme **exceptionnelles** au siècle dernier seront récurrentes et même considérées comme **normales**.

Les conséquences de ces changements ou dérèglements climatiques à l'échelle globale sont d'ores et déjà perceptibles sur la biodiversité et le seront plus encore à l'avenir. Une majeure partie de mes travaux de recherche a justement porté sur la mise en évidence des conséquences du réchauffement global sur la biodiversité, que ce soit en terme de changements dans la distribution des espèces (P1 ; P4 ; P6 ; P22 ; P34 ; P38 ; P47 ; P61 ; P66 ; P107 ; P116 ; P138 ; P148 ; P151), de différences entre populations, parfois spatialement disjointes, de la même espèce (P2 ; P17 ; P30 ; P150) ou de modifications dans la richesse et la composition en espèce des communautés (P5 ; P8 ; P65 ; P103 ; P114 ; P115 ; P137).

Je consacre d'ailleurs toute une partie de ce mémoire, dans le **chapitre 1**, à présenter mes résultats les plus marquants sur la grande redistribution du vivant en contexte de réchauffement global du climat (P22 ; P47 ; P107 ; P148). Ces quatre dernières publications sont toutes postérieures à la publication de ma thèse mais elles s'inscrivent dans la continuité directe de mes travaux de thèse (P1 ; P2 ; P4 ; P6). Je considère ces travaux non seulement comme les plus représentatifs de mes activités de recherche tout au long de ma carrière mais aussi comme les plus significatifs vis-à-vis de ma contribution à la connaissance collective en matière d'impacts des changements globaux sur la biodiversité.

Ensuite, dans le **chapitre 2**, je continue à développer mes travaux sur l'impact du réchauffement climatique sur le vivant mais cette fois-ci sous l'angle de l'analyse des changements dans la composition des communautés et plus particulièrement du processus de thermophilisation des communautés (P8 ; P39 ; P103 ; P114 ; P115 ; P137). C'est sous cet angle que je me suis plus particulièrement intéressé aux dynamiques de retard de réponse du vivant vis-à-vis du forçage climatique d'origine anthropique.

Enfin, dans le **chapitre 3**, je termine sur l'importance des processus microclimatiques à l'échelle de l'habitat des espèces pour comprendre une partie des retards de réponse du vivant vis-à-vis du réchauffement global (P45 ; P59 ; P80 ; P85 ; P87 ; P103 ; P134 ; P143 ; P151 ; P158). Ce dernier chapitre constitue une partie charnière de mon dossier de HDR car il fait la jonction entre les deux chapitres précédents et la partie qui suit sur mes **prospectives** de recherche.

"Core samplings were made throughout the bled. Charts were developed on the long drifts of weather that are called climate. He found that in the wide belt contained by the 70-degree lines, north and south, temperatures for thousands of years hadn't gone outside the 254-332 degrees (absolute) range, and that this belt had long growing seasons where temperatures ranged from 284 to 302 degrees absolute: the bonanza range for terraform life... once they solved the water problem." — (Frank Herbert, 1965, Dune, Appendix I: The Ecology of Dune)

3 Chap. I : Redistribution des Espèces

Recul des glaciers en montagne (Figure 8), fonte de la calotte glaciaire au Groenland (cf. étendue de glace continentale), retrait de la banquise en Arctique (cf. étendue marine couverte par une couche de glace) et hausse du niveau des mers et des océans sont les manifestations les plus visibles et évidentes du réchauffement climatique global. Entre 2011 et 2020, la couverture moyenne annuelle de la banquise en Arctique a atteint son niveau le plus bas jamais enregistré depuis 1850 et l'étendue spatiale couverte par la banquise Arctique à la fin de l'été n'a jamais été aussi réduite d'après les informations disponibles sur le dernier millénaire (IPCC 2021). La vitesse de fonte des calottes glaciaires dans le monde (cf. Groenland et Antarctique) a été multipliée par quatre entre la période 1992-1999 et la période 2010-2019 (IPCC 2021). Ces conséquences les plus visibles du réchauffement global impactent principalement les hautes latitudes et altitudes relativement peu occupées par l'Homme ainsi que les zones côtières et archipels des pays en développement.

Figure 8 – Illustration de la fonte significative des glaciers avec le cas du glacier d'Argentière en France entre 1890, à gauche, et 2015, à droite. Photographies issues du Centre de recherches sur les écosystèmes d'altitudes (CREA) Mont-Blanc et des Amis du vieux Chamonix.

D'autres conséquences visuellement moins spectaculaires ont pourtant le pouvoir de modifier durablement le quotidien des habitants de tous les pays, même ceux dont l'indice de développement humain est le plus élevé. C'est le cas notamment de la redistribution de la biodiversité vers les pôles en latitude et vers les sommets des montagnes en altitude. La Figure 8 en est une belle illustration avec un front de recolonisation de la limite altitudinale supérieure des arbres vers les hautes altitudes, là où était autrefois situé le glacier. Ce recul de la cryosphère et cette redistribution de la biosphère sont des phénomènes qui ont lieu partout

sur la planète. C'est la manifestation tangible du déplacement invisible des **isothermes**, ces fameuses courbes souvent représentées sur les cartes météorologiques (Figure 9), qui se déplacent vers les pôles et les sommets des montagnes, telles des ondes qui se propagent, sous l'impulsion du réchauffement global.

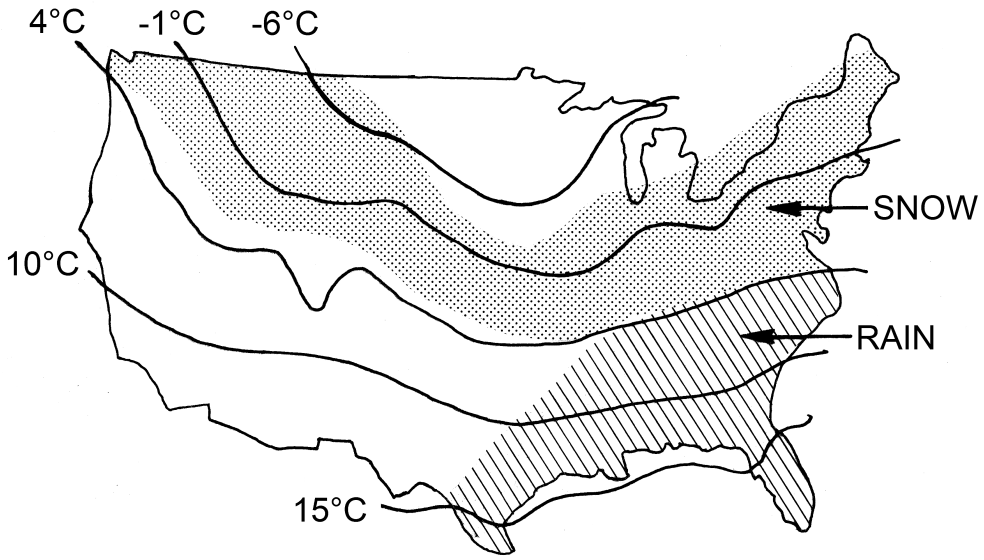

FIGURE 9 – Exemple de schéma représentant la distribution de plusieurs isothermes sur le continent américain dont la limite pluie/neige. Croquis mis en ligne par Pearson Scott Foresman and Company.

Dans les sous-chapitres qui suivent, je reviens sur l'origine même du concept d'isotherme avant d'illustrer le processus de redistribution du vivant à partir de données anciennes parmi les plus symboliques de l'histoire de l'écologie. Sur la base de cet exemple, je présente les résultats d'une première synthèse bibliographique plutôt qualitative qui a servit de socle à la réalisation d'une synthèse plus quantitative sur les principaux déterminants de la grande redistribution du vivant en contexte de réchauffement global.

3.1 Marcher dans les Pas d'Humboldt

Le concept d'**isotherme**, du grec ancien "ísos", qui signifie "égal", et "-thérmē" qui signifie "chaleur", a été introduit pour la première fois par le père de la climatologie et de la biogéographie moderne : l'illustre naturaliste, explorateur et géographe allemand Alexander von Humboldt (1769-1859). C'est en 1817, à Paris, qu'Alexander von Humboldt dessina le premier croquis illustrant ce concept. Il le décrivit, tout simplement, en dessinant des lignes qui connectent tout les points de l'espace recevant une égale quantité de chaleur. Même si cela nous paraît évident aujourd'hui, c'est à Alexander von Humboldt que l'on doit l'intuition selon laquelle la distribution des températures sur la planète est intimement liée à la répartition géographique des êtres vivants. La meilleure illustration de ce phénomène n'est autre que l'étagement des différentes ceintures de végétation en altitude, magnifiquement décrite dans le fameux *Tableau Physique* des Andes et pays voisins (Figures 10 et 11).

FIGURE 10 – Extrait du *Tableau Physique* publié par Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland en 1807, dans *Géographie Des Plantes Équinoxiales*. A gauche, une vue d'ensemble sur le volcan. A droite, un élargissement de la zone en haut à droite du volcan. Le texte surligné en vert indique la *Région des Graminées (le Pajonal)*. Figure extraite de Moret et al. (2019) dans les *Proceedings of the National Academy of Sciences* (PNAS).

Le *Tableau Physique*, publié en 1807 par Alexander von Humboldt et son ami le botaniste français Aimé Bonpland dans *Géographie des Plantes Équinoxiales*, est une œuvre monumentale qui a influencé à jamais les disciplines scientifiques de la biogéographie, l'écologie et la macroécologie. C'est le fruit de cinq années d'observations dans le cadre d'une expédition scientifique hors norme entamée en 1799. Ce périple qui débuta au Venezuela, sur les rives du fleuve Orénoque, va mener Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland aux confins des Andes, sur les flancs de l'Antisana et du Chimborazo, volcans situés en Équateur. Le sommet du Chimborazo, qui culmine à 6310 m d'altitude, est le plus haut sommet du monde situé en zone équatoriale et le point le plus éloigné du centre de la Terre : 6384687 m contre 6382467 m pour le sommet de l'Everest. C'est d'ailleurs au pied du Chimborazo, accompagnés de guides indigènes, que sont représentés Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland sur la fameuse toile du peintre Friedrich Georg Weitsch, image souvent utilisée pour illustrer cette expédition. Néanmoins, une étude récente de Moret et al. (2019), rassemblant une équipe

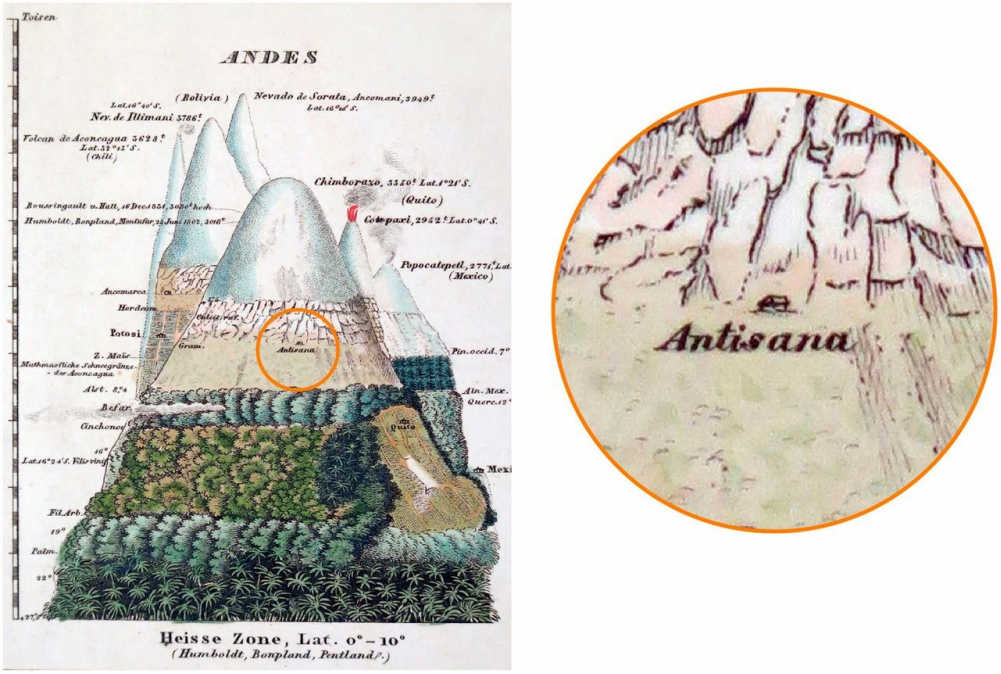

FIGURE 11 – Étagement de la végétation le long du gradient altitudinal du volcan Antisana situé en Équateur. Dessin publié en 1845 dans l'atlas thématique d'Heinrich Karl Wilhelm Berghaus. Figure extraite de Moret et al. (2019) dans les *Proceedings of the National Academy of Sciences* (PNAS).

pluridisciplinaire d'historiens, botanistes et écologues, a montré que le *Tableau Physique* contenait des erreurs qu'Alexander von Humboldt lui même s'est efforcé de rectifier plus tard dans des publications moins connues. L'étude de Moret et al. (2019) conclue notamment que le Chimborazo, qui est souvent cité lorsque le *Tableau Physique* est évoqué, n'était pas celui sur lequel Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland avaient fait leurs observations à haute altitude. C'est sur un autre volcan moins connu, l'Antisana (Figures 11 et 12), que les deux savants avaient constitué la majeure partie de leur herbier andin, faisant d'Antisana le véritable modèle de la *science humboldtienne*.

C'est sur la base de ce travail méticuleux de fouille dans les archives historiques et de reconstitution détaillée de l'expédition originelle de 1799-1804 que l'équipe de Moret et al. (2019) a monté sa propre expédition pour marcher dans les pas de leurs illustres prédécesseurs (Figure 12) et observer les changements dans l'étagement de la végétation en altitude. A l'époque, Alexander von Humboldt et son compagnon botaniste Aimé Bonpland ne donnaient pour chaque plante récoltée lors de cette expédition qu'une seule mesure, celle du lieu de découverte du spécimen observé pour la première fois, à sa marge la plus basse donc. Malgré les difficultés de la comparaison et en recoupant diverse informations, Moret et al. (2019) montrent que plusieurs espèces ont aujourd'hui une limite altitudinale inférieure plus haute qu'il y a deux siècles, c'est le cas de *Werneria graminifolia*, *Nototriche phyllanthos* et *Arenaria dicranoides*. A noter également qu'une espèce au moins, *Senecio nivalis*, a vu sa limite supérieure s'élever de plus de deux cents mètres. D'après Moret et al. (2019), Aimé

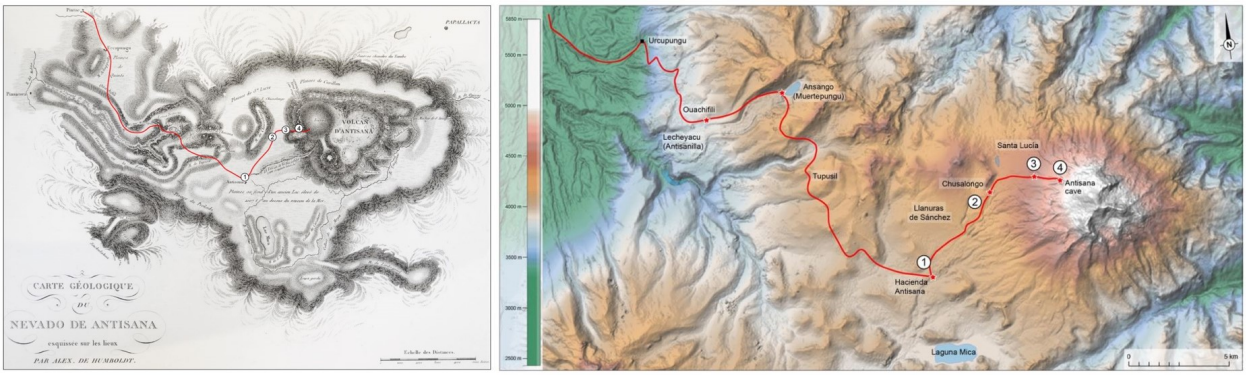

FIGURE 12 – Reconstitution historique de la route empruntée par Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland lors de leur expédition sur les flancs du volcan Antisana, situé en Équateur. A gauche, la carte géologique telle que publiée par Alexander von Humboldt (1814-1834) dans *Atlas Géographique et Physique des Régions Équinoxiales du Nouveau Continent*. A droite, la carte topographique telle que reproduite par Moret et al. (2019). Figures extraites de Moret et al. (2019) dans les *Proceedings of the National Academy of Sciences* (PNAS).

Bonpland avait, à l'époque, collecté un spécimen de l'espèce à exactement 4860 m d'altitude et avait noté dans son journal "*c'est l'espèce que nous avons trouvé à la plus haute altitude et au dessus de la limite d'apparition des neiges éternelles*". Cette espèce a été retrouvée en 2017 à 5100 m d'altitude sur les flancs de l'Antisana par l'équipe de Moret et al. (2019), soit une expansion estimée à +216-266 m en 215 ans. L'attribution de cette expansion au seul effet du réchauffement climatique global que nous vivons actuellement est certes très risqué car de nombreux changements se sont opérés en deux siècles. Néanmoins, l'influence du réchauffement climatique sur la migration des isothermes en altitude ne peut être exclue car elle concorde avec l'expansion altitudinale de ces espèces emblématiques du páramo. C'est d'ailleurs l'une des hypothèses majeures qui a été discutée et hautement débattue dans une série de commentaires (Feeley et Rehm 2015 ; Sklenář 2016 ; Moret et al. 2019) publiés dans la revue *Proceedings of the National Academy of Sciences* (PNAS) suite à la publication des travaux de Morueta-Holme et al. (2015).

L'étude publiée par Morueta-Holme et al. (2015), antérieure aux travaux de Moret et al. (2019), montre que la remontée de la limite altitudinale supérieure de 51 espèces végétales du páramo, +675 m en 210 ans, est bien supérieure à celle attendue sous le seul effet du réchauffement climatique contemporain. Néanmoins, cette remontée spectaculaire a été calculée sur la base d'une expédition réalisée en 2012 le long du gradient altitudinal du volcan Chimborazo (Figure 13) et en comparant les limites altitudinales des espèces observées en 2012 directement avec celles publiées dans le fameux *Tableau Physique* d'Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland qui décrit la distribution des espèces végétales non pas le long des flancs du volcan Chimborazo mais le long de ceux du volcan Antisana. C'est ce détail, nécessitant une connaissance très aiguisée de l'ensemble des travaux publiés par Alexander von Humboldt, qui a permis à l'équipe de Moret et al. (2019) de revoir à la baisse la vitesse moyenne de migration altitudinale des plantes du páramo telle que publiée dans Morueta-Holme et al. (2015). Ce problème d'interprétation et d'utilisation des archives

anciennes publiées deux siècles plus tôt par Alexander von Humboldt avait déjà été soulevé par Sklenář (2016) qui a émis de sérieux doutes sur les résultats publiés par Morueta-Holme et al. (2015). Ces échanges fascinants entre biogéographes, botanistes, écologues et historiens nous montrent à quel point le travail d'interprétation des archives les plus anciennes est capital. L'œuvre d'Alexander von Humboldt n'est donc pas un chapitre fermé de l'histoire des sciences : on peut encore, deux siècles après, puiser dans ses observations et ses données de terrain pour faire progresser les connaissances. Cependant, plus les données de référence sont anciennes et plus grande est l'incertitude autour de l'interprétation de ces données et donc plus difficile sera la tâche de comparaison avec des données acquises plus récemment selon un protocole parfois très différent du protocole initial (Sklenář 2016 ; Moret et al. 2019). Enfin et surtout, plus longue est la période qui sépare les observations anciennes des observations contemporaines, plus il est difficile d'attribuer les changements observés à une cause en particulier. Ainsi, les changements de distribution observés sur une période de plus de deux siècles impliquent non seulement le contexte actuel de réchauffement global des températures mais également deux siècles d'histoire d'utilisation des terres dans la région des Andes initialement cartographiée par Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland. Au cours des deux derniers siècles, l'augmentation des activités humaines en-deçà de la limite altitudinale qui sépare les forêts de la zone du páramo a entraîné une régression de la limite altitudinale supérieure des forêts afin d'augmenter les surfaces cultivables, ce qui peut aussi expliquer certaines expansions observées à la limite altitudinale inférieure chez certaines espèces végétales du páramo (Figure 13) (Morueta-Holme et al. 2015 ; Feeley et Rehm 2015).

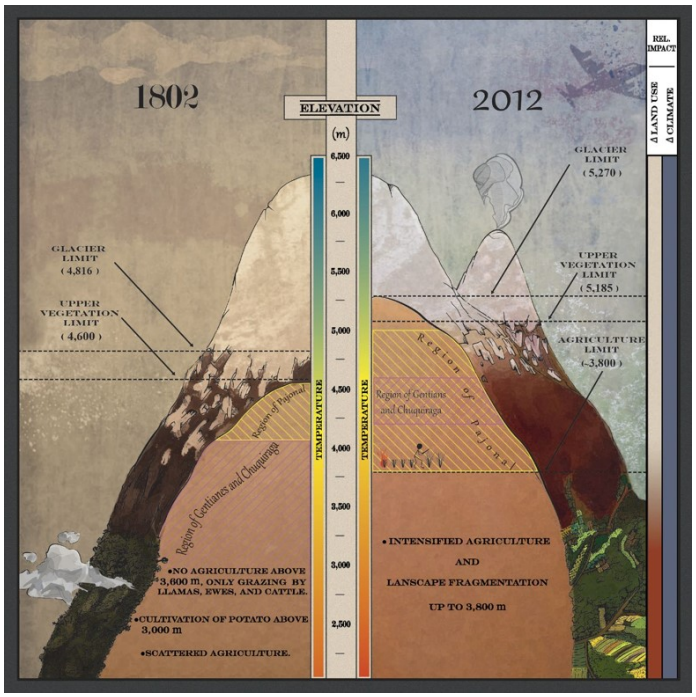

FIGURE 13 – Recul des glaces et remontée altitudinale des étages de végétations le long du gradient altitudinal du volcan Chimborazo entre 1802 et 2012. Figure extraite de Morueta-Holme et al. (2015) dans les *Proceedings of the National Academy of Sciences* (PNAS).

Si j'insiste beaucoup ici sur cette parenthèse en référence aux travaux d'Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland, c'est parce qu'ils ont largement inspiré mes travaux passés et qu'ils inspirent toujours et inspireront encore mes travaux de recherche actuels et futurs. Pour la petite anecdote, si j'ai orienté mes travaux de thèse sur la redistribution altitudinale des espèces végétales forestières françaises en contexte de réchauffement global des températures (P1), c'est suite à une intervention de Franck Courchamp, organisée en 2005 par l'école doctorale Agriculture, alimentation, biologie, environnement et santé (ABIES), sur l'histoire de l'écologie, dans laquelle il évoquait les travaux d'Alexander von Humboldt, pionnier de l'écologie moderne. Cela aura été une véritable révélation pour moi et ce déclic alimente encore aujourd'hui mes activités de recherche, comme cette synthèse quantitative que j'ai publié en premier auteur en 2020 sur la course effrénée du vivant à la traîne derrière la migration des isothermes (P107). Cette fascination pour les travaux d'Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland m'a accompagné tout au long de ma carrière de jeune chercheur, avant que je n'obtienne un poste en France. Au point que lorsque je n'étais encore qu'un jeune et naïf post-doctorant à l'Université d'Aarhus au Danemark, mon encadrant, Jens-Christian Svenning, m'avait alors posé la question suivante plus ou moins dans ces termes : "*si tu avais un budget illimité pour tes recherches, quel serait ton projet le plus fou ?*". Je n'oublierai jamais cet instant à jamais gravé dans ma mémoire et je me revois lui répondre, plus ou mois dans ces termes : "*je retournerais sur les pas d'Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland pour évaluer les changements de distribution des espèces végétales du páramo*". J'étais loin de me douter que ma suggestion serait prise au sérieux et qu'elle aboutirait aux fascinants travaux que j'ai cités plus haut. Aujourd'hui, je prends cela avec beaucoup de recul et de philosophie mais j'avoue avoir été surpris au départ et surtout déçu de ne pas avoir été invité à participer à ce qui devait être une formidable aventure scientifique et humaine. Ce que j'ai retenu de cette histoire, c'est que mon intuition initiale était la bonne et qu'il faut suivre ses rêves jusqu'au bout, même les plus fous. J'ai donc suivi avec d'autant plus d'intérêt tous les travaux issus de ces chercheuses et chercheurs qui sont revenus sur les pas d'Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland pour évaluer les changements dans la distribution altitudinale des espèces végétales du páramo et je suis fier, quelque part, d'avoir contribué à initier ces travaux fascinants car au final, je n'aurais peut-être jamais réalisé ce rêve, même si j'en avais eu les moyens. Maintenant vous savez tout sur le pourquoi de cette longue parenthèse que je dédie aux scientifiques qui ont marchés dans les pas d'Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland et qui illustre parfaitement le propos des recherches qui m'animent encore aujourd'hui.

3.2 Vers une Synthèse Qualitative

Les travaux de recherche sur le thème de la redistribution des espèces en contexte de réchauffement global des températures se sont multipliés au cours des deux dernières décennies (Thomas et Lennon 1999 ; Parmesan et al. 1999 ; Parmesan et Yohe 2003 ; Perry et al. 2005 ; Wilson et al. 2005 ; Lima et al. 2007 ; Dulvy et al. 2008 ; Moritz et al. 2008 ; Bergamini, Ungricht, et Hofmann 2009 ; I.-C. Chen, Hill, Shiu, et al. 2011 ; I.-C. Chen, Hill, Ohlemüller, et al. 2011 ; Poloczanska et al. 2013). La majorité de ces études ont montré que les espèces tendent à migrer vers les pôles (Thomas et Lennon 1999 ; Parmesan et al. 1999 ; Perry et al. 2005 ; Lima et al. 2007), vers les sommets des montagnes en milieu terrestre (Wilson et al. 2005 ; Moritz et al. 2008 ; Bergamini, Ungricht, et Hofmann 2009 ; I.-C. Chen, Hill, Shiu, et al. 2011) ou bien vers les profondeurs en milieu marin (Dulvy et al. 2008). Tout naturellement, de nombreuses méta-analyses moissonnant cette production foisonnante de résultats ont suivi (Parmesan et Yohe 2003 ; I.-C. Chen, Hill, Ohlemüller, et al. 2011 ; Poloczanska et al. 2013). Sans grandes surprises, ces méta-analyses confirment toutes les tendances générales observées dans la majorité des études originelles, à savoir une redistribution des espèces préférentiellement orientée vers les pôles en latitude et les sommets des montagnes en altitude. Cependant, l'intégralité de ces méta-analyses qui se qualifient de globales, sans vraiment l'être (Feeley, Stroud, et Perez 2017), projettent une image très simplifiée, incomplète et parfois même biaisée ou érronée de la réalité. C'est la raison pour laquelle, en 2015, j'ai co-publié avec Jens-Christian Svenning une synthèse que je considère plus qualitative et plus représentative de la réalité que le tableau général dressé par les méta-analyses qui existaient jusqu'alors sur la redistribution des espèces en contexte de réchauffement global des températures (P22). L'objectif de cette synthèse était de dresser un bilan le plus complet possible tout en pointant les lacunes, et donc les perspectives en matière de pistes de recherche futures, pour améliorer notre compréhension de la redistribution du vivant en contexte climatique changeant.

Ce travail de synthèse, qui servira plus tard de base solide à mes travaux les plus récents sur cette thématique (P107), a été initié en 2010, au cours de mon post-doctorat au Danemark et sous la direction de Jens-Christian Svenning. Pour la petite histoire, cette synthèse est en fait le résultat de deux invitations successives bien spécifiques, chacune coordonnée par Robert Colwell. La première commande consistait à écrire un chapitre dans la seconde édition de l'ouvrage *Encyclopedia of Biodiversity*, destiné à un public universitaire. Robert Colwell était à cette époque l'un des neuf éditeurs associés avec Simon Levin, éditeur en chef de l'ouvrage. C'est avec joie, bien entendu, que j'ai accepté cette première invitation. L'objectif de cette première commande était plus modeste que la seconde et consistait à expliquer de manière simple et ludique les processus d'extinction locale et de colonisation sous-jacents aux changements d'aires de répartitions des espèces en contexte de changements climatiques (Figure 14). C'était aussi l'occasion pour moi de dresser un premier bilan des connaissances sur le sujet et de me rendre compte du message parfois simplificateur des méta-analyses publiées sur le sujet. Si j'avais au départ limité mes recherches aux écosystèmes terrestres que je connais mieux, j'ai rapidement étendue mes lectures aux écosystèmes marins sur les conseils avisés de Jens-Christian Svenning, que je remercie au passage pour m'avoir poussé dans cette direction. Ce chapitre d'ouvrage, publié en 2013 (A2), ne constitue donc pas une synthèse exhaustive de la littérature scientifique sur le sujet mais plutôt une introduction

destinée aux étudiants qui veulent s'initier à la thématique de recherche sur la redistribution du vivant en contexte de réchauffement global des températures.

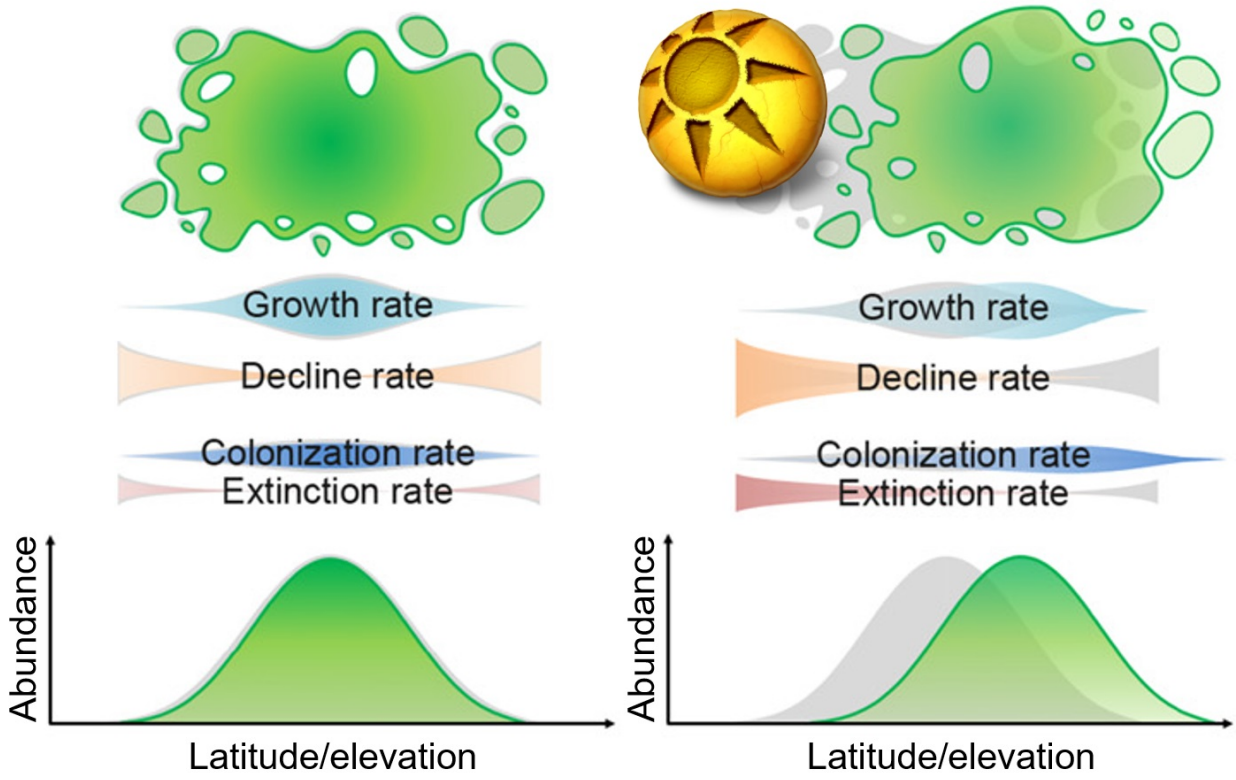

FIGURE 14 – Illustration des processus de dynamique des populations sous-jacents aux changements d'aires de répartitions des espèces en contexte de changements climatiques. Figure modifiée de Lenoir et al. (2013) parue dans la seconde édition de l'ouvrage *Encyclopedia of Biodiversity*.

C'est suite à cette première commande fructueuse que Robert Colwell m'a demandé si je voulais bien approfondir le sujet pour la revue *Ecography* pour laquelle il prospectait, à l'époque, de potentiels articles de synthèse dans le but de la promouvoir. Cette fois-ci, l'objectif était clairement de dresser un bilan bibliographique le plus exhaustif possible sur les publications scientifiques rapportant un quelconque changement d'aire de répartition des espèces animales et végétales dans le contexte actuel de réchauffement global des températures. Mes lectures régulières de cette littérature scientifique riche et fascinante m'ont d'ailleurs permis de m'évader à maintes reprises pendant les premières années qui ont suivies mon recrutement en tant que Maître de conférences des universités (MCU) à l'Université de Picardie Jules Verne (UPJV), années principalement dédiées à la préparation de mes supports d'enseignement en biostatistiques. Après plusieurs années de collecte d'informations sur la redistribution des végétaux et animaux au sein des écosystèmes terrestres, aquatiques et marins, nous avons été en mesure d'identifier les principales avancées scientifiques mais aussi les lacunes géographiques, taxonomiques et méthodologiques en matière de connaissances sur la redistribution du vivant en réponse aux dérèglements du climat. Le premier biais, d'ordre

géographique, touche de nombreux champs disciplinaires de la recherche avec des publications surtout issues des pays anglophones de l'hémisphère nord (Europe et Amérique du Nord) et un manque d'information sur les changements qui s'opèrent en zone tropicale, dans les points chauds de biodiversité de notre planète, que ce soit pour les écosystèmes terrestres ou marins. Ce biais géographique en particulier, qui fait qu'aucune méta-analyse n'est vraiment globale sur le sujet, fera d'ailleurs l'objet d'un court article, publié deux ans plus tard, par une équipe de recherche totalement indépendante (Feeley, Stroud, et Perez 2017). C'est un point important que je me suis efforcé de souligner dans bon nombre de mes travaux les plus récents car beaucoup d'études scientifiques s'appuient sur, et citent massivement, les méta-analyses pour justifier le caractère global dans la direction préférentielle des déplacements observées : vers les sommets et vers les pôles.

Le second biais, d'ordre taxonomique, reflète une vision sociétale totalement biaisée de la biodiversité avec une recherche principalement focalisée sur les espèces les plus charismatiques et emblématiques de notre planète (Troudet et al. 2017). Ainsi, la plupart des études sur les végétaux ont documenté des changements d'aires de répartition pour le groupe des plantes à fleurs tandis que les études portant sur les animaux ont principalement documenté des déplacements observés chez les oiseaux. Même les recherches sur les déplacements observés chez les insectes sont largement biaisées avec des résultats principalement publiés pour le groupe des papillons. Notre synthèse montre également qu'il existe très peu de connaissances des impacts des dérèglements du climat sur la distribution des micro-organismes.

Le troisième et dernier biais que nous avons mis en évidence dans cette synthèse est d'ordre méthodologique. Il concerne la publication de résultats qui se concentrent surtout et presque exclusivement sur des mesures de changements des aires de répartition des espèces réalisées le long d'une seule dimension de l'espace géographique, principalement en latitude ou en altitude, avec trop peu de travaux ayant une approche multidimensionnelle de la redistribution des espèces (Comte et Grenouillet 2013 ; Groom 2013 ; Pinsky et al. 2013 ; Engelhard, Righton, et Pinnegar 2014). VanDerWal et al. (2013) ont d'ailleurs montré que de vouloir simplifier de manière unidimensionnelle uniquement, en altitude ou en latitude, et unidirectionnelle uniquement, vers les sommets ou les pôles, la redistribution du vivant en réponse à l'augmentation des températures, cela avait pour conséquence de conduire à une sous-estimation de l'empreinte réelle du changement climatique sur la redistribution des espèces. Notre synthèse a également révélé l'utilisation, dans la littérature scientifique, d'une multitude de méthodes différentes pour mettre en évidence et estimer l'intensité ou la vitesse de la redistribution des espèces au cours du temps. Cette multiplicité des approches n'est pas sans affecter la qualité des résultats publiés par les méta-analyses, qui pour la plupart ne tiennent pas compte de ces biais méthodologiques pour corriger les tendances estimées (Brown et al. 2016).

Sur la base de ces constats, nous avons donc proposé une feuille de route pour guider les recherches futures et améliorer nôtre socle de connaissances sur la redistribution du vivant en contexte environmental changeant. Dans ce cadre, nous avons également dressé un catalogue des principaux scénarios de déplacements observés dans la littérature scientifique (Figure 15). Au total, six scénarios de déplacement ont été identifiés et organisés le long de deux axes préférentiels qui peuvent se définir de par les caractéristiques intrinsèques à chaque espèce, comme la capacité d'une espèce à se mouvoir ou à disperser la génération suivante dans l'espace

géographique (cf. axe des abscisses dans la Figure 15) et la capacité d'une espèce à persister localement au sein de microrefuges ou bien à s'adapter aux nouvelles conditions (cf. axe des ordonnées dans la Figure 15). Une espèce dans l'incapacité de déplacer physiquement sa distribution et dans l'incapacité de persister localement sera donc vouée à l'extinction (cf. coin inférieur gauche du graphique de la Figure 15 définit par un fort risque d'extinction représenté sur fond rouge).

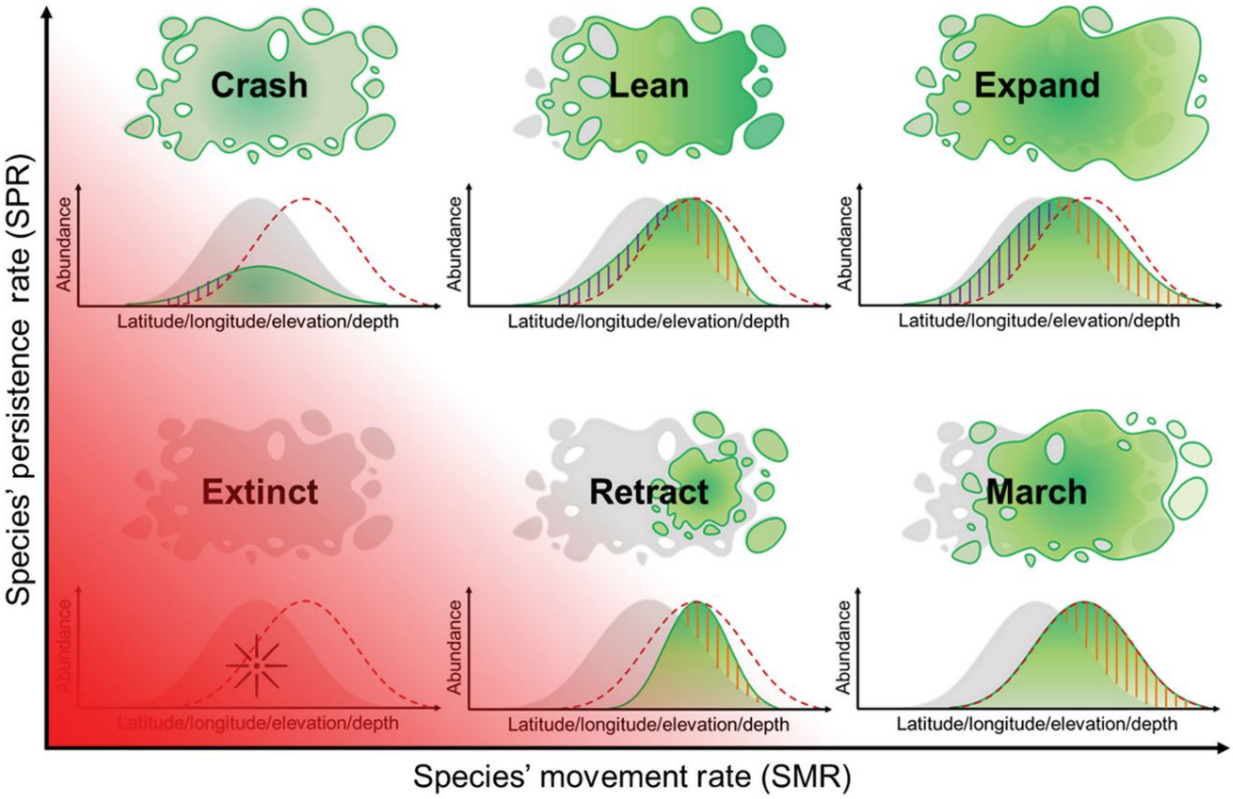

FIGURE 15 – Diagramme conceptuel représentant six scénarios de déplacement de l'aire de répartition d'une espèce en contexte de réchauffement global des températures. La distribution de l'espèce, en probabilité de présence ou en abondance, est schématisée par une fonction gaussienne le long d'un gradient de l'espace géographique comme la latitude, la longitude, l'altitude en montagne ou bien la profondeur bathymétrique en mer et dans les océans. Les courbes de Gauss en grisé et en vert représentent, respectivement, la distribution avant et après réchauffement. La courbe de Gauss en pointillés rouges représente le scénario extrême de réponse synchrone selon lequel une espèce suit parfaitement le déplacement des isothermes. Les zones hachurées en violet et en orange représentent, respectivement, les processus liés à la persistance locale et au déplacement de la distribution. Figure extraite de Lenoir et al. (2015) dans la revue *Ecography*.

Le parcours de publication de cette synthèse, même si à l'origine issue d'une commande bien spécifique de l'un des éditeurs de la revue *Ecography*, fût pour le moins difficile et semé d'embûches. Je profite ici de ce bilan rétrospectif sur mes travaux de recherche d'après thèse, dans la cadre de mon HDR, pour vous en exposer quelques lignes. Entre le moment de

l'invitation reçue de la part de Robert Colwell et le moment où j'ai soumis une première version de cette synthèse exhaustive à la revue *Ecography*, il s'était passé plusieurs années. Il s'était en fait écoulé suffisamment de temps pour que l'éditeur en charge de la gestion de mon manuscrit ne soit plus Robert Colwell mais une personne qui a tenue à rester anonyme. Aujourd'hui encore, je ne comprends toujours pas pourquoi et comment un éditeur ou une éditrice peut se cacher derrière l'anonymat, mais passons ce détail. Toujours est-il qu'après un premier retour des reviewers, nécessitant certes un peu de travail mais rien d'insurmontable, l'éditeur (ou l'éditrice) anonyme a décidé de rejeter notre manuscrit jugé comme peu novateur ! Je me souviens encore de ma déception en lisant la lettre de décision de la revue sachant qu'à la base c'est sur commande de la revue que nous avions écrit cette synthèse. Bref, tout cela pour vous dire que j'étais dévasté et surtout écœuré de recevoir une telle décision aussi tranchée après toutes ces années de travail sans même avoir eût une chance de répondre aux commentaires des reviewers, tout cela parce qu'un éditeur ou une éditrice anonyme trouvait nos travaux peu novateurs. J'ai donc aussitôt recontacté Robert Colwell pour lui expliquer la situation et savoir s'il avait été informé de la soumission de notre manuscrit à la revue, étant donné que c'est lui qui nous avait invité à écrire cette synthèse pour la revue. Sans surprise, Robert Colwell n'avait pas du tout été informé de la soumission de notre manuscrit. Suite à cela, Robert Colwell a repris la gestion de notre manuscrit qui est reparti dans le circuit d'évaluation pour être finalement accepté après des corrections mineures. Je profite d'ailleurs de ces lignes pour remercier à nouveau Robert Colwell de son intervention et de son soutien car sans lui, ce travail de synthèse n'aurait peut-être pas vu la lumière du jour. J'ai par la suite écrit un court article dédié à cette histoire, article publié en 2018 sur le site *Authorea*. J'ajouterai que le plus cocasse dans cette histoire est que cet article de synthèse, soit disant peu novateur, fait partie de mes travaux les plus cités à ce jour, qu'il a été recommandé dans *Faculty Opinions* et qu'il a fait l'objet d'une très large couverture médiatique pour un article publié dans une revue d'écologie (cf. *altmetric*). La morale de cette petite histoire, c'est qu'il faut persévérer et que même un éditeur ou une éditrice peut se tromper dans son évaluation.

3.3 De la Détéction à l'Attribution

Si la redistribution massive des espèces dans le contexte actuel des changements globaux est un fait aujourd'hui bien avéré (cf. étape de détection), l'étape suivante d'attribution des facteurs responsables de cette redistribution est un chantier à peine entamé. Même si la plupart des méta-analyses qui se veulent "globale" sur le sujet (Parmesan et Yohe 2003 ; I.-C. Chen, Hill, Ohlemüller, et al. 2011 ; Poloczanska et al. 2013) ont suggéré que le réchauffement global des températures était la principale cause de la migration vers les pôles des espèces terrestres et marines ou de la migration vers les sommets des espèces animales et végétales de montagne, cela reste une supposition fragile basée sur de simples corrélations univariées sans prise en compte des potentiels effets confondants. Par exemple, I.-C. Chen, Hill, Ohlemüller, et al. (2011) ont bel et bien montré une corrélation positive entre la vitesse à laquelle les déplacements d'espèces s'opèrent et la vitesse à laquelle les isothermes migrent le long des gradients d'altitude et de latitude. Néanmoins, il s'avère qu'aucune de ces méta-analyses sur la vitesse de migration du vivant n'a réellement évalué la part relative de la variance expliquée par la vitesse de migration des isothermes vis-à-vis d'autres facteurs confondants, comme la fragmentation des habitats naturels liée aux activités humaines. De plus, aucune de ces méta-analyses ne se base sur les données brutes de redistribution, espèce par espèce, mais plutôt sur des statistiques agrégées (moyennes ou médianes) à une résolution taxonomique très grossière, le plus souvent proche de la classe : amphibiens, insectes, mammifères, mollusques, oiseaux, plantes et poissons. Ces vitesses moyennes ou médianes qui sont extraites ou calculées par classe taxonomique, par catégorie de position dans la distribution (cf. aux marges chaudes et froides ou au barycentre de la distribution) et par étude (cf. référence bibliographique ou source de la donnée extraite), cachent en réalité une variabilité énorme de la donnée initiale à l'échelle de l'espèce. Cette variabilité n'est d'ailleurs parfois même pas prise en compte dans certaines méta-analyses sur la redistribution du vivant, ce qui interpelle sur le terme de "méta-analyse" qui semble parfois utilisé de manière abusive dans les revues de hauts rangs. En effet, la méta-analyse, au sens strict du terme, suppose une prise en compte rigoureuse de cette variabilité qui se cache derrière des valeurs moyennes ou médianes parfois très simplificatrices d'une réalité beaucoup plus complexe.

C'est pour palier à ces deux points que nous nous sommes réunis, dès 2014-2015, avec plusieurs collègues issus de l'Université Toulouse III (Gaël Grenouillet, Jérôme Murienne, Lise Comte, Luana Bourgeaud et Romain Bertrand) et de l'Ifremer (Tarek Hattab [14]), réunissant ainsi un panel d'experts et d'expertes en écologie animale et végétale pour les écosystèmes marins, terrestres et aquatiques. Tout a commencé par de simples échanges de courriers électroniques avec Lise Comte, qui bouclait sa thèse sur la redistribution des poissons d'eau douce en France (Comte et al. 2013 ; Comte et Grenouillet 2013, 2015), thèse encadrée par Gaël Grenouillet. Ces échanges ce sont rapidement concrétisés par une visite au laboratoire *Évolution et diversité biologique* (EDB) de l'Université Toulouse III. De cette visite est né l'embryon d'un projet de compilation des données de redistribution des espèces, telles que publiées dans la littérature scientifique. C'est d'ailleurs au cours de cette visite que nous avons dessiné les grands contours (cf. les variables de base à extraire) de ce qui sera plus tard une

14. A cette époque, j'encadrais le post-doctorat de Tarek Hattab, qui avait fait sa thèse sur les impacts des changements globaux sur les assemblages de poissons dans le golfe de Gabès (Tunisie).

base de données. En utilisant comme point de départ les références bibliographiques listées dans la synthèse que j'ai présentée dans la partie précédente (P22) et en poursuivant nos recherches bibliographiques sur la base des mêmes mots clés, nous nous sommes répartis les études en fonction de nos expertises respectives. Pour chaque étude, notre unité d'observation et notre donnée la plus élémentaire à extraire était la valeur de déplacement d'un organisme, estimée en mètre ou kilomètre le long d'un gradient spatial (cf. altitude, profondeur, latitude ou longitude), en un point donné de la distribution (cf. marge froide, marge chaude ou barycentre), et ce à la résolution taxonomique la plus fine possible, c'est-à-dire telle que publiée dans les études originelles (cf. au niveau espèce le plus souvent). Nous avons également extrait de chaque étude d'autres informations d'ordre méthodologique, comme la période et la zone géographique couverte par l'étude ou bien le type de données brutes (cf. cartes, atlas, occurrences, abondances, etc.) utilisées par les auteurs de l'étude pour calculer les changements de distribution. Ces informations contextuelles nous ont permis de décrire au mieux les métadonnées de chaque étude et donc les conditions dans lesquelles ces déplacements ont été estimés, ceci afin de tenir compte des différences méthodologiques entre études. Toutes ces informations ont été vérifiées et compilées dans une base de données géoréférencées : **BioShifts**. Une étape importante et chronophage de la constitution de cette géodatabase a été de digitaliser, minutieusement, les contours des polygones recouvrant chaque aire d'étude couverte par chaque étude (Figure 16). C'est grâce à ces polygones géoréférencés que nous avons été en mesure de récupérer, par la suite, d'autres informations spatialisées à l'échelle de chaque étude, comme l'évolution des conditions climatiques pendant la période couverte par chacune des études.

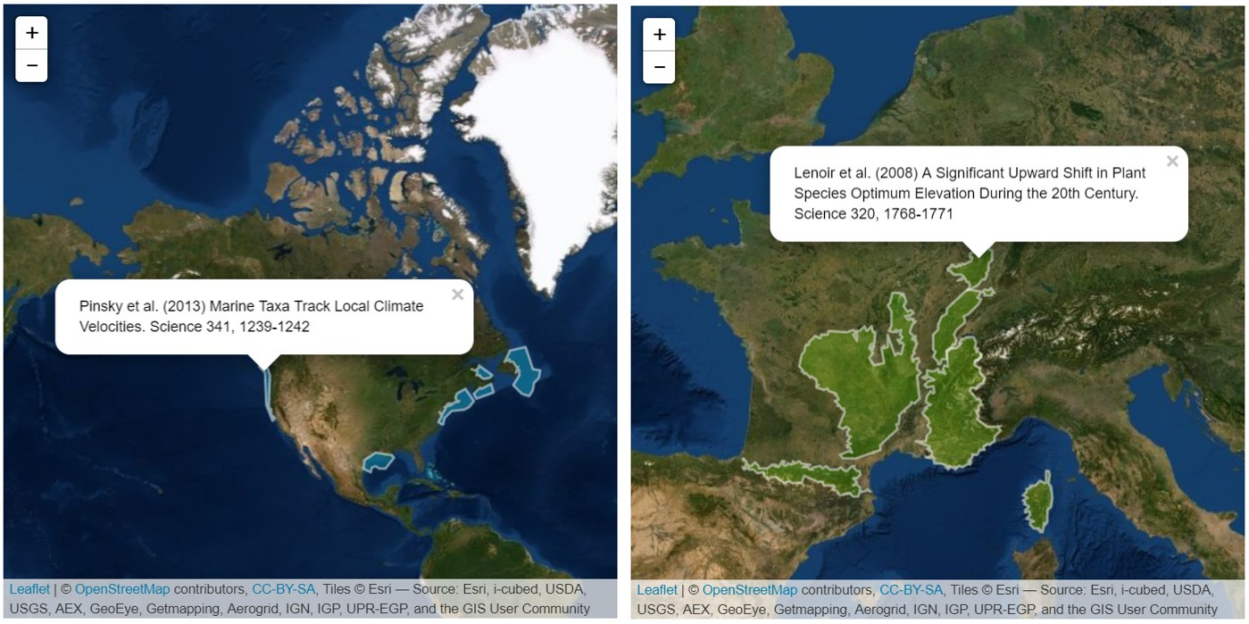

FIGURE 16 – Exemple de deux études, une en milieu terrestre à droite et une autre en milieu marin à gauche, pour lesquelles nous avons digitalisé les contours des polygones recouvrant l'ensemble des aires géographiques couvertes par chaque étude.

3.3.1 Mise en Évidence des Biais Géographiques

Pour illustrer les biais géographiques de la base de données, nous avons utilisé l'approche de visualisation par cartogramme (Gastner et Newman 2004) qui consiste à déformer les cartes en fonction de l'effort d'échantillonnage par unité géographique de base (cf. un polygone pour un format shapefile ou une cellule carrée ou rectangulaire pour un format raster). Ainsi, les unités géographiques contenant une plus forte densité d'information ou un effort d'échantillonnage plus élevé apparaissent comme surgonflées sur la carte. La Figure 17 donne un exemple de cette déformation spatiale sur la répartition géographique des données de déplacements de la distribution des espèces le long du gradient altitudinal en montagne, et ce en proportion relative parmi quatre catégories : les *ectothermes* (cf. animaux ne produisant pas leur propre chaleur corporelle, comme les amphibiens et les insectes), les *endothermes* (cf. animaux produisant leur propre chaleur corporelle, comme les mammifères et les oiseaux), les *cryptogames* (cf. végétaux pluricellulaires ne formant pas de graines, comme les mousses et les fougères) et les *phanérogames* (cf. végétaux pluricellulaires formant des graines comme les conifères et les plantes à fleurs).

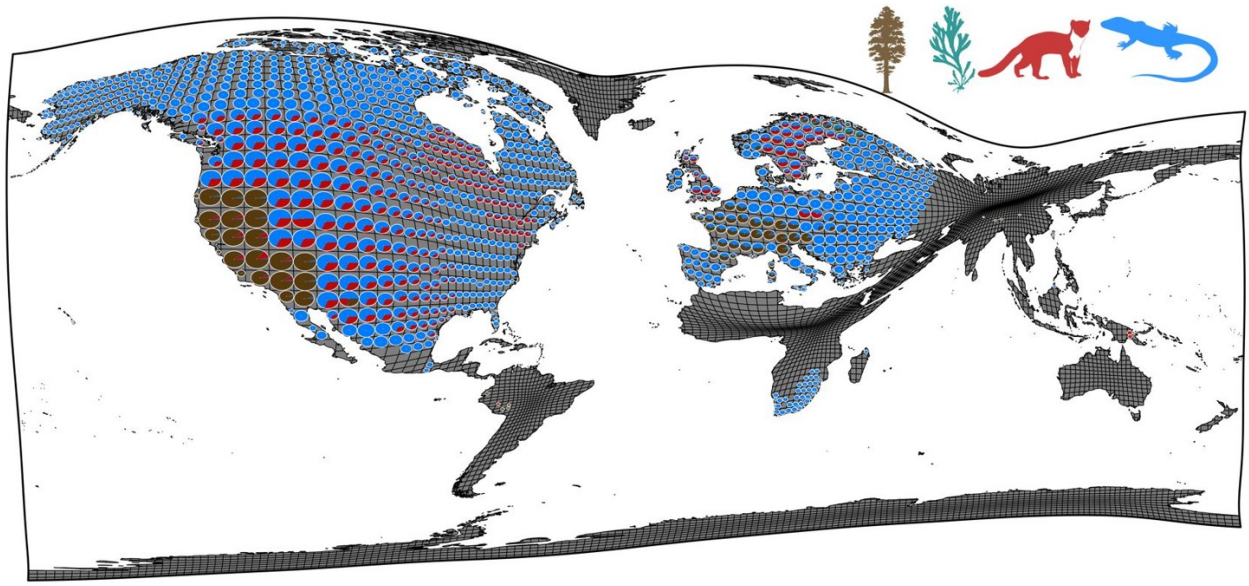

FIGURE 17 – Cartogramme des données de déplacements de la distribution des espèces le long du gradient altitudinal en montagne. Chaque cellule unitaire du cartogramme, dont la résolution spatiale est de 2° × 2°, donne la proportion relative de données, en nombre d'observations de déplacements, pour les ectothermes (en bleu), les endothermes (en rouge), les cryptogames (en vert) et les phanérogames (en marron). Figure réalisée par Tarek Hattab et extraite de Lenoir et al. (2020) dans la revue *Nature Ecology and Evolution*.

Cette carte montre bien le biais de sur-représentativité de l'Amérique du Nord et de l'Europe. Le peu d'observations disponibles dans l'hémisphère Sud provient principalement d'Afrique du Sud. Ce sont exactement les mêmes biais géographiques qui sont visibles sur les cartogrammes présentant les données disponibles pour les déplacements de la distribution des espèces le long du gradient latitudinal sur terre et dans les océans (Figure 18).

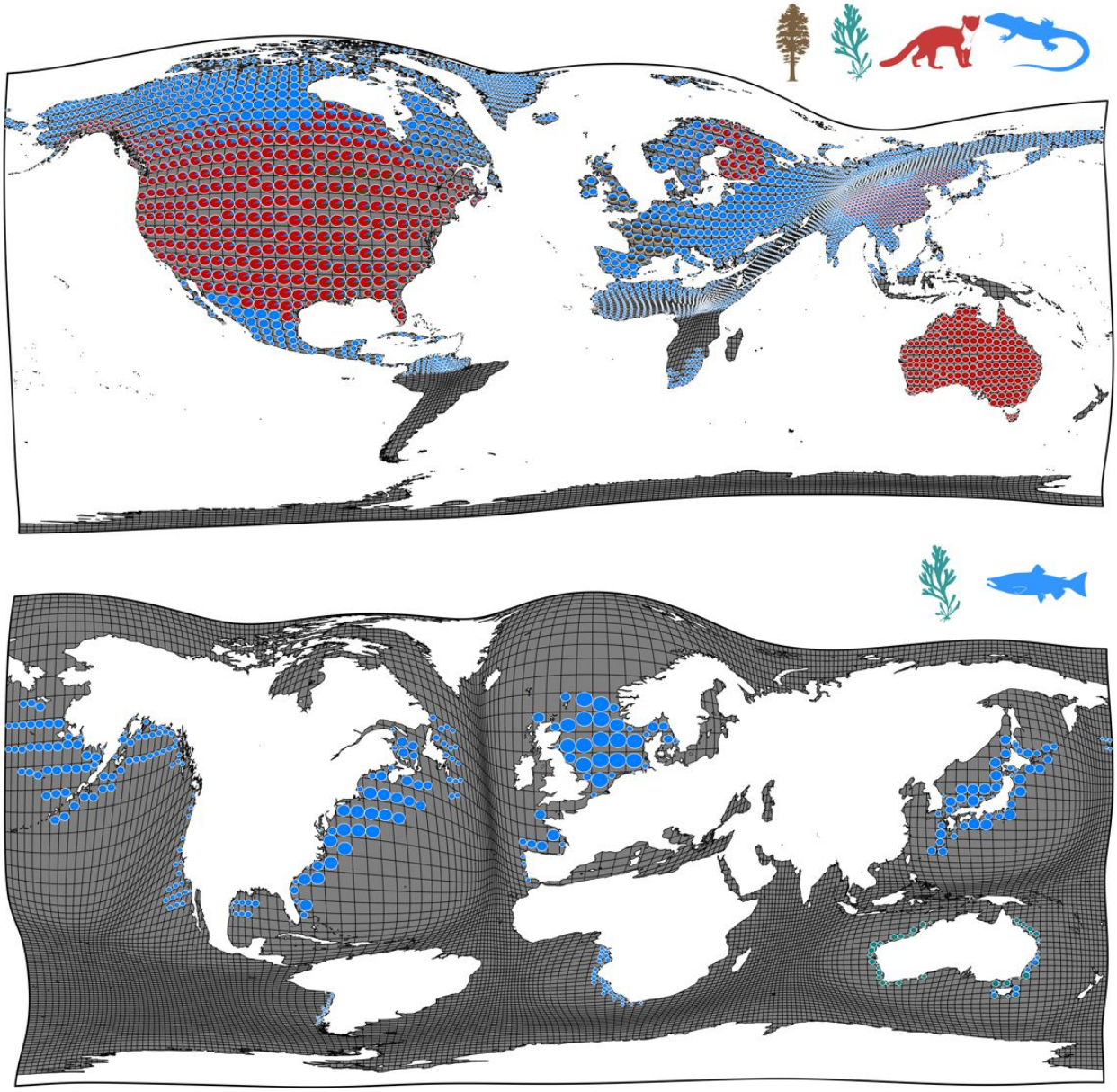

FIGURE 18 – Cartogramme des données de déplacements de la distribution des espèces le long du gradient latitudinal sur terre (en haut) et dans les océans (en bas). Chaque cellule unitaire du cartogramme, dont la résolution spatiale est de 2° × 2°, donne la proportion relative de données, en nombre d'observations de déplacements, pour les ectothermes (en bleu), les endothermes (en rouge), les cryptogames (en vert) et les phanérogames (en marron). A noter qu'en milieu marin, seules les ectothermes et les cryptogames sont représentés, faute de données disponibles pour les autres groupes. Figure réalisée par Tarek Hattab et extraite de Lenoir et al. (2020) dans la revue *Nature Ecology and Evolution*.

Pour l'hémisphère Sud, les données de déplacements en latitude de la distribution des espèces proviennent principalement de l'Australie et des abords des côtes australiennes, inclus l'état de Tasmanie, en plus de l'Afrique du Sud. Pour ce qui est des déplacements en milieu marin plus spécifiquement, on peut voir à quel point la Mer du Nord en Europe, les côtes de l'Océan Atlantique, surtout en Amérique du Nord, et les côtes japonaises sont des régions sur-représentées dans la littérature scientifique. Ces biais géographiques sautent aux yeux dans ce type de représentation en cartogramme et nous rappellent aussi le passé colonial des pays du "Vieux Monde". Ce signal fort de l'histoire coloniale dans l'effort de publication actuel sur les changements d'aires de répartition des espèces en réponse au réchauffement global des températures est d'ailleurs tout aussi clair et visible dans d'autres domaines d'études sur la biodiversité, comme la paléontologie (Raja et al. 2022). Cette étude de Raja et al. (2022) montre comment l'héritage du colonialisme ainsi que les facteurs socioéconomiques comme la richesse, le niveau d'éducation et la stabilité politique d'un pays ont impacté la distribution globale des données de biodiversité fossiles au cours des trente dernières années. L'autre facteur en cause pour expliquer ce biais géographique dans la distribution des connaissances sur la biodiversité est d'ordre linguistique avec une suprématie de la langue anglaise qui évoque à nouveau le passé colonial de l'Europe. Aucun résultat scientifique aujourd'hui ne peut être véritablement entendu ou visible à l'échelon international s'il n'est pas exprimé ou publié en anglais. C'est finalement l'empreinte de ce biais linguistique que l'on voit se dessiner en filigrane sur les cartogrammes des Figures 17 et 18. Notre base de donnée est donc elle aussi victime de cette recherche monolingue dont on sait aujourd'hui qu'elle peut limiter l'accès à certaines connaissances publiées dans d'autres langues, même si l'idée de départ était justement de faire sauter la barrière de la langue (Amano, González-Varo, et Sutherland 2016 ; Nuñez et Amano 2021).

J'espère vous avoir convaincus de l'utilité de cette représentation en cartogramme, même si les déformations engendrées peuvent rendre la lecture des cartes parfois difficile, au point d'en faire des "cryptogrammes", pour reprendre le terme utilisé par l'un des reviewers qui a évalué nos travaux avant publication. En effet, si on n'a pas en tête les proportions originelles ou réelles des éléments de la carte, il peut être difficile d'en faire une interprétation. Toutefois, aucune représentation cartographique globale de notre planète ne respecte vraiment les formes, les surfaces et les distances réelles en tout point du globe. Chaque projection cartographique est une déformation de la réalité, sauf au point central de la projection. En partant de ce principe de base de la cartographie, pourquoi n'utiliserions-nous pas la déformation géographique à bon escient pour véhiculer une information utile et non centrée sur le nombril de l'Europe ? La projection Mercator, qui est certainement la plus utilisée sur la plupart des planisphères qui sont placardés sur les murs de pratiquement toutes les classes d'écoles du monde entier, propose une vision très erronnée des proportions aux pôles en donnant une impression de gigantisme des pays du nord et de l'Antarctique, qui est d'ailleurs souvent coupé pour renforcer le focus sur les pays du nord de l'hémisphère Nord.

3.3.2 Mise en Évidence des Biais Taxonomiques

On peut également ventiler l'ensemble des données stockées dans la première version de la base **BioShifts.v1** sur l'arbre de la vie et ainsi montrer les biais taxonomiques (Figure 19). A noter qu'une seconde version de la base est en cours de construction pour palier, en partie, aux biais évoqués ici. L'ensemble des 30534 observations de déplacements enregistrées dans **BioShifts.v1** regroupe un total de 12415 espèces réparties dans 56 classes taxonomiques, vingt phyla et quatre règnes du vivant (Bacteria, Chloroplastida, Eukaryota, Fungi). Les trois phyla les plus représentés sont, par ordre d'importance : les Magnoliophyta (5901 espèces), les Arthropoda (3157 espèces) et les Chordata (2160 espèces). Les cinq classes taxonomiques les plus étudiées dans la littérature sont, par ordre d'importance : les Magnioliopsida (cf. plantes à fleurs Dicotylédones), les Insecta (cf. insectes), les Aves (cf. oiseaux), les Liliopsida (cf. plantes à fleurs Monocotylédones) et les Actinopterygii (cf. poissons). On notera le peu de données pour les champignons (cf. Fungi) et bactéries (cf. Bacteria).

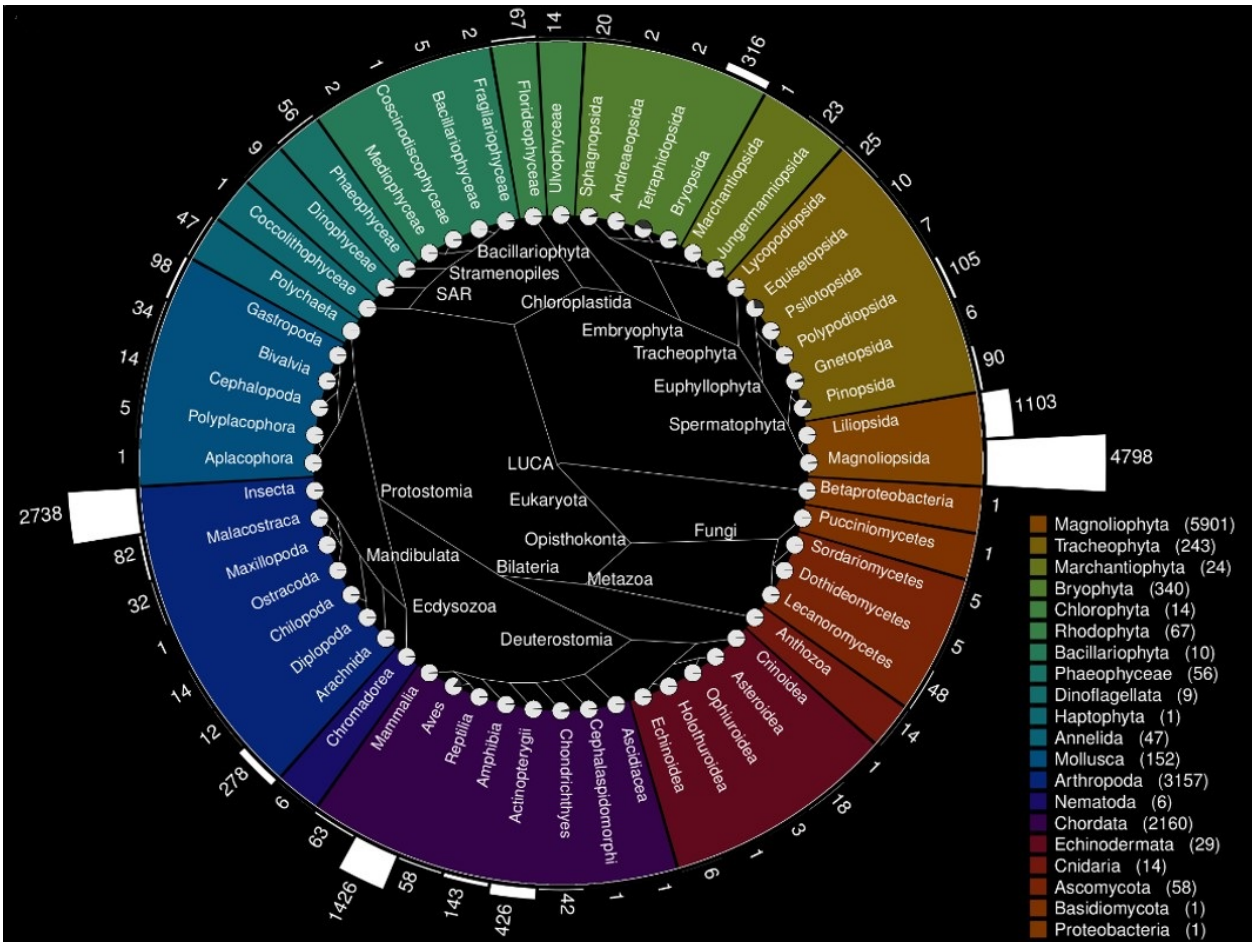

FIGURE 19 – Ventilation du nombre d'espèces par phylum (cf. code couleur à droite) et par classe taxonomique (cf. terminaison des branches de l'arbre phylogénique) pour lesquelles des données de déplacements de la distribution existent. Figure réalisée par Tarek Hattab et extraite de Lenoir et al. (2020) dans la revue *Nature Ecology and Evolution*.

On retrouve donc bien là le biais taxonomique que j'ai déjà évoqué, sans l'illustrer clairement, dans la première synthèse qualitative que j'ai réalisé, sachant que de nombreuses classes taxonomiques appartenant aux règnes des champignons et des bactéries, qui prisent collectivement représentent une biomasse significative du vivant, sont absentes de notre base de données. D'autre part, il faut relativiser ces données vis-à-vis du nombre total d'espèces connues et décrites : 2094892 d'après la base **Catalogue of Life**, soit 0,6% de représenté dans la base **BioShifts.v1**. La Figure 19 permet d'ailleurs de visualiser cette information pour chaque classe taxonomique séparément à l'aide d'un diagramme circulaire qui montre la part très minime (en noire) disponible dans **BioShifts.v1** par rapport à la part majoritaire (en blanc) qui est décrite dans **Catalogue of Life**. Pour la classe taxonomique des oiseaux (cf. Aves), par exemple, on peut constater qu'une large proportion, environ un huitième, de la biodiversité connue est déjà renseignée dans la base **BioShifts.v1**. C'est le cas également des Equisetopsida, une classe taxonomique qui regroupe les prêles, pour laquelle les dix espèces renseignées dans la base représente déjà un quart de la biodiversité connue pour cette classe taxonomique. Ceci fait que les données de déplacements d'aire de répartition observés pour ces classes taxonomiques en particulier sont certainement plus représentatives d'une certaine réalité que pour les autres classes taxonomiques qui sont sous-échantillonnées, comme les Insecta et ceci malgré la quantité importante d'observations disponibles pour cette classe taxonomique en particulier.

A noter que ces biais taxonomiques se retrouvent également au sein même de certaines classes taxonomiques, comme c'est le cas avec les papillons de jours qui sont surreprésentés dans les données de déplacements d'aire de répartition disponibles pour la classe Insecta. Bref, non seulement notre vision de la biodiversité est biaisée géographiquement mais elle l'est aussi sur le plan taxonomique, reflétant la non-objectivité de la société humaine avec une nette préférence sociétale pour les espèces les plus charismatiques et les plus emblématiques de notre planète (Troudet et al. 2017) : les plantes à fleurs, les oiseaux, les poissons, les mammifères et les papillons chez les insectes.

3.3.3 Prise en Compte des Variations Méthodologiques

Avant de pouvoir faire le lien entre la vitesse de migration des espèces et d'éventuels facteurs explicatifs extrinsèques, comme l'exposition au réchauffement global des températures (cf. la vitesse de migration des isothermes) ou l'exposition plus directe aux activités humaines (cf. la fragmentation et la dégradation des habitats naturels), mais aussi intrinsèques, liés à la biologie des espèces, il nous a fallu tenir compte de la variabilité liée aux effets méthodologiques associés à chaque étude. Pour cela, nous avons d'abord calculé une vitesse, en kilomètre par an le long du gradient de latitude et en mètre par an le long du gradient d'altitude, en divisant la valeur brute de déplacement de l'espèce par la période couverte par chaque étude. Nous avons restreint nos analyses aux déplacements en altitude et en latitude pour lesquels nous avions suffisamment d'observations. En affichant les données brutes de la vitesse de migration des espèces le long d'un gradient géographique comme l'altitude en fonction de la vitesse de migration des isothermes le long de ce même gradient au sein de la même zone géographique et au cours de la même période que dans l'étude originelle, on ne peut que constater l'étendue de la variabilité des données brutes à l'échelle de l'espèce, chose qu'aucune méta-analyse n'avait illustrée auparavant (Figure 20).

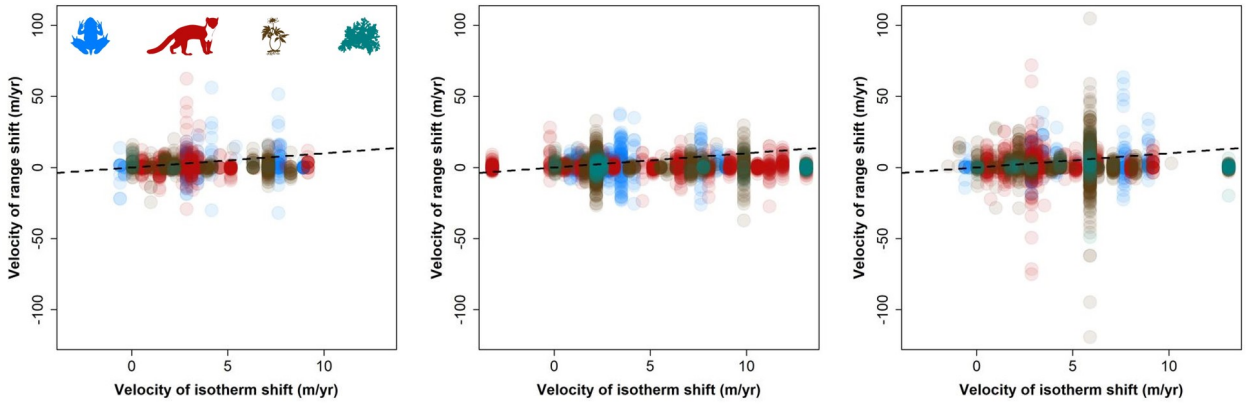

FIGURE 20 – Lien entre vitesse de déplacement de l'aire de répartition des espèces et vitesse de migration des isothermes le long du gradient altitudinal : à la marge chaude (cf. à basse altitude) à gauche, au cœur de la distribution (cf. barycentre altitudinal) au centre et à la marge froide (cf. à haute altitude) à droite. Seules les données de déplacement de la distribution altitudinale issues d'études portant sur l'hémisphère Nord sont affichées ici. Un point représente une espèce : en bleu pour les ectothermes, en rouge pour les endothermes, en vert pour les cryptogames et en marron pour les phanérogames. Figure modifiée de Lenoir et al. (2020) dans la revue *Nature Ecology and Evolution*.

Pour mesurer l'importance des effets méthodologiques propres à chaque étude, nous avons construit une première série de modèles reliant la vitesse des déplacements par espèce (cf. variable réponse ou à expliquer) à une série de variables explicatives à l'échelle de l'étude comme : le nombre total d'espèces étudiées, la durée de la période couverte entre les premières et dernières observations, l'année de référence des premières observations historiques, la fréquence des observations temporelles, la surface géographique couverte, le type des données de distribution, la précision géographique des données de distribution, la

méthode de traitement des données brutes et enfin la significativité des déplacements. Du fait d'un fort déséquilibre dans le plan d'échantillonnage des données à l'échelle globale, nous avons construit des modèles séparément pour les déplacements en altitude et en latitude, séparément pour les milieux marin et terrestre, séparément pour les hémisphères Nord et Sud et séparément pour les positions aux marges et au cœur de la distribution. Par exemple, pour les changements au cœur de la distribution, cela correspond à six modèles calibrés séparément pour les vitesses de migrations : en altitude dans l'hémisphère Nord, en altitude dans l'hémisphère Sud, en latitude pour les milieux marins dans l'hémisphère Nord, en latitude pour les milieux terrestres dans l'hémisphère Nord, en latitude pour les milieux marins dans l'hémisphère Sud et en latitude pour les milieux terrestres dans l'hémisphère Sud. Pour chacun de ces six modèles, la variable explicative principale était la classe taxonomique d'appartenance de l'espèce, ceci afin d'estimer une vitesse moyenne de migration pour chaque classe qui soit comparable aux méta-analyses précédentes dont la résolution taxonomique la plus fine est souvent proche de la classe taxonomique. Sur le même schéma, nous avons généré six modèles différents pour les changements aux marges de la distribution en ajoutant l'effet d'interaction entre la classe taxonomique et la position dans la marge (chaude *vs.* froide), afin de tester si la vitesse de migration moyenne par classe taxonomique était plus importante à la marge froide de colonisation (cf. installations de nouvelles populations) qu'à la marge chaude d'extinction locale (cf. populations devenues inadaptées).

Pour chacun de ces douze modèles, nous avons utilisé une approche de type modèle mixte avec comme variables aléatoires, l'ensemble des variables méthodologiques listées plus haut ainsi que l'identifiant de l'étude et le genre ou la famille de l'espèce. En incluant les variables méthodologiques dans la partie aléatoire plutôt que dans la composante des effets fixes – que sont ici la classe taxonomique en interaction ou non avec la position à la marge – de nos modèles mixtes, nous étions en mesure d'estimer une vitesse de migration moyenne par classe taxonomique – et par position suivant la marge considérée (chaude *vs.* froide) – qui soit représentative de l'ensemble des différentes approches méthodologiques utilisées dans la littérature scientifique plutôt que d'estimer une vitesse de migration moyenne pour une approche méthodologique en particulier, chose qui nous intéressait peu ici. D'autre part, l'échantillon des études que nous avons balayées dans la littérature scientifique n'est pas forcément représentatif de l'éventail du possible en matière d'approches méthodologiques qui existent pour évaluer la vitesse de migration des espèces. C'est une réflexion importante à avoir lorsqu'on choisi de mettre ou non une variable en effet aléatoire dans un modèle mixte : est-ce que l'ensemble des modalités de ma variable qualitative (cf. de type *factor*) est représentative de l'univers des possibles ? Si ce n'est pas le cas, alors il est préférable de mettre cette variable dans la partie aléatoire du modèle mixte. A noter que toute variable, même quantitative au départ, est automatiquement transformée en variable qualitative une fois intégrée dans la partie aléatoire d'un modèle mixte, avec autant de modalités différentes qu'il existe de valeurs pour cette variable. Il est donc extrêmement important de bien réfléchir à deux fois avant d'utiliser une variable dans la partie aléatoire d'un modèle mixte. L'ajout de l'identifiant de l'étude dans la partie aléatoire de nos modèles mixtes a permis de capturer d'autres effets méthodologiques que nous n'aurions pas été en mesure de capturer à l'aide de notre panel de variables descriptives. Enfin, l'intégration de la variable genre/famille de l'espèce dans la partie aléatoire permet de tenir compte d'un éventuel signal

d'autocorrélation phylogénétique positive : deux espèces sœur d'un même genre ou d'une même famille, et donc proche phylogénétiquement, ont plus de chances de présenter des déplacements similaires (cf. phénomène de pseudoréplication et donc de non-indépendance dans les données d'observations de la variable réponse). La Figure 21 montre à quel point les attributs méthodologiques de chaque étude contribuent à expliquer la variance dans les données de vitesse de migration des espèces : jusqu'à 82% de l'information totale dans le cas des vitesses de migration du barycentre de la distribution en latitude pour les milieux terrestres de l'hémisphère Nord.

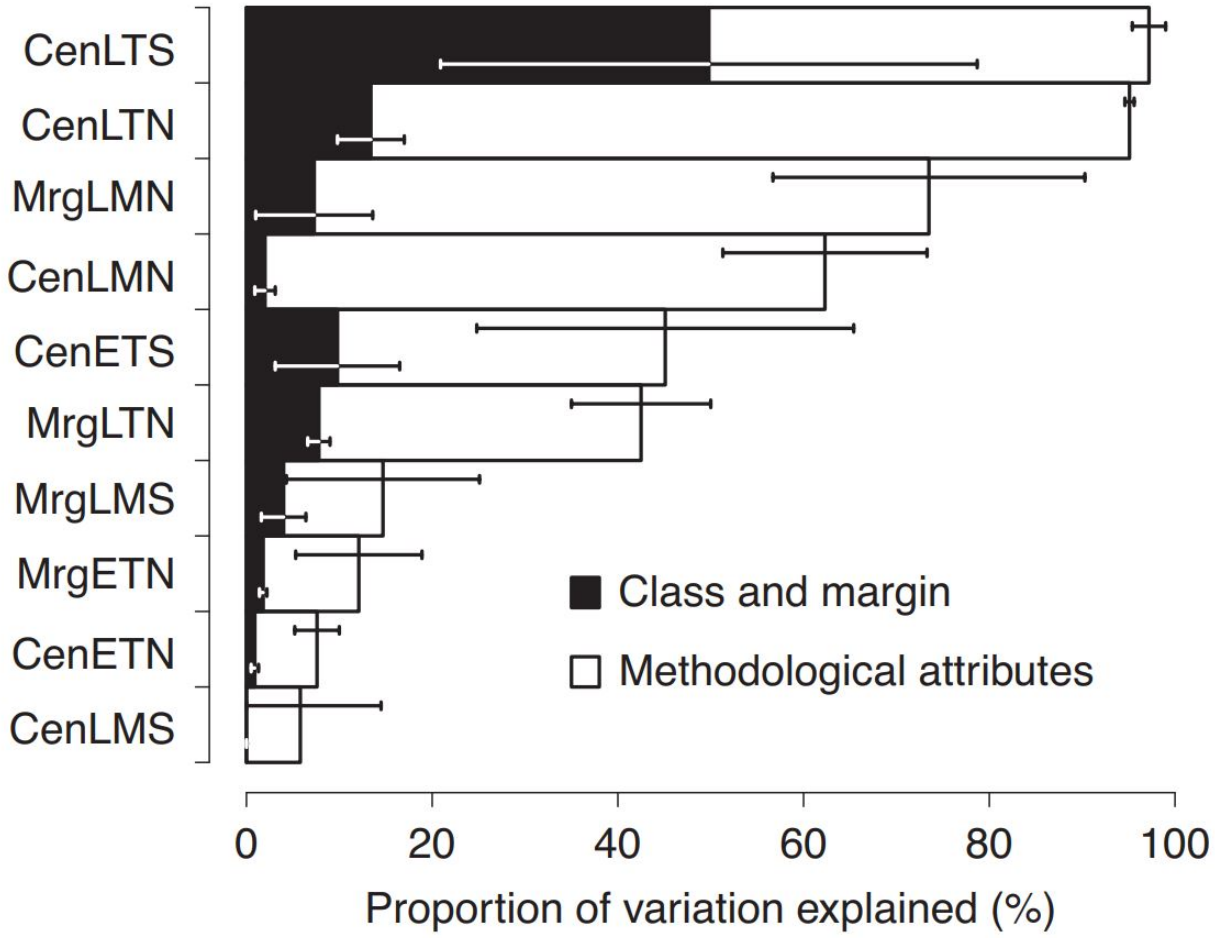

FIGURE 21 – Importance des effets méthodologiques (en blanc) pour expliquer la variance dans les données de vitesse de migration des espèces. Résultats issus de modèles mixtes calibrés séparément pour les différentes combinaisons de vitesse de migration : au centre (Cen) et aux marges (Mrg) de la distribution, en latitude (L) et en altitude (E), en écosystème marin (M) et terrestre (T) et dans les hémisphères Nord (N) et Sud (S). Figure réalisée par Romain Bertrand et extraite de Lenoir et al. (2020) dans la revue *Nature Ecology and Evolution*.

Ces biais méthodologiques sont donc colossaux dans certains cas. Pourtant, aucune méta-analyse n'a publié de vitesse de migration qui soit corrigée de cet effet ! C'est exactement ce

que nous avons tenté de faire ici avec cette première série de modèles mixtes qui intègrent les attributs méthodologiques des études sources. En utilisant les résultats de nos modèles mixtes, nous avons donc calculé la vitesse moyenne de migration, ainsi que l'intervalle de confiance ou de crédibilité autour de celle-ci, pour chaque classe taxonomique, mais corrigée des attributs méthodologiques de chaque étude (Figure 22). Ainsi, nos estimations sont censées être plus représentatives de la réalité et surtout comparables entre elles, ce qui est important si on veut ensuite attribuer à ces vitesses de migrations de potentiels facteurs explicatifs.

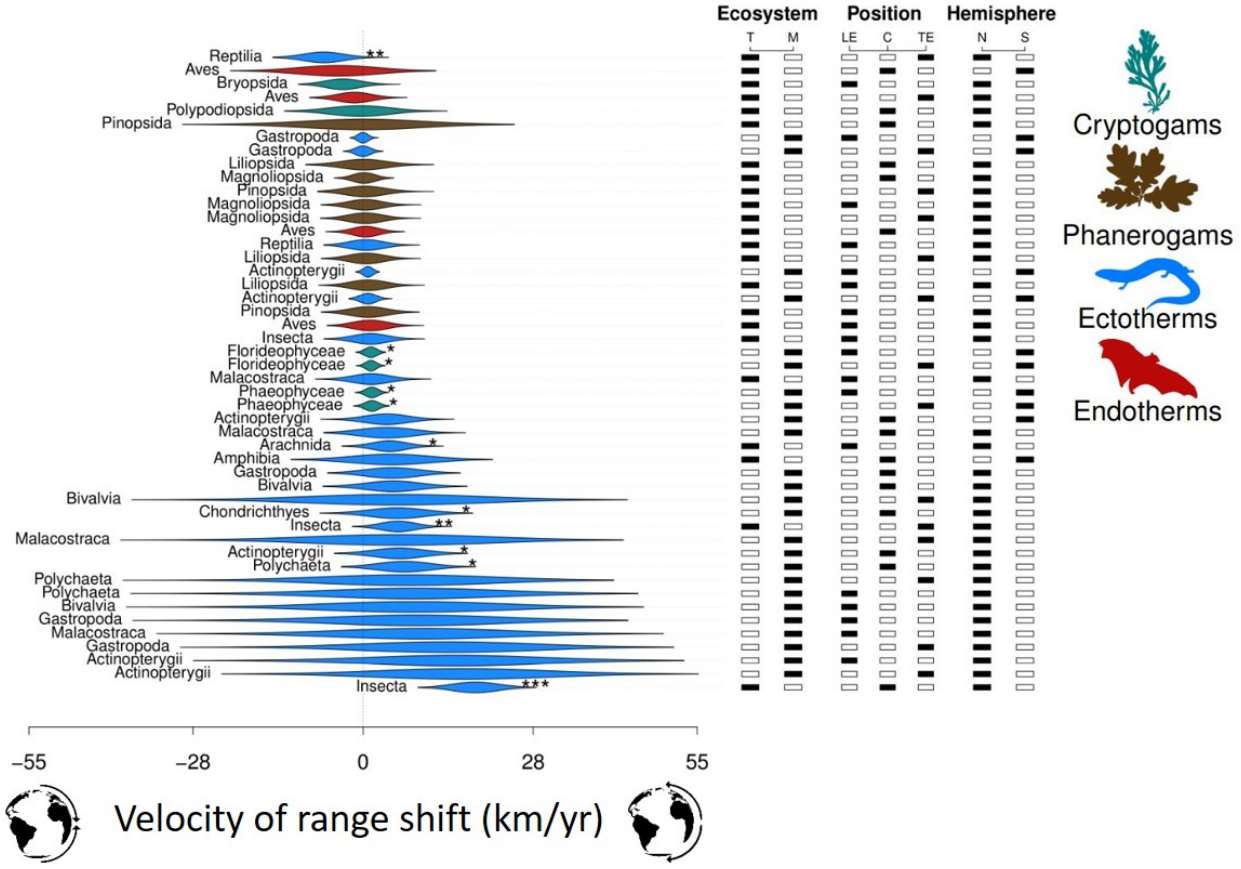

FIGURE 22 – Vitesse moyenne de migration en latitude, en kilomètre par an, par classe taxonomique après correction des attributs méthodologiques de chaque étude. Les vitesses positives indiquent une migration vers les pôles. La gamme en violon représente l'intervalle de confiance ou de crédibilité autour de la valeur moyenne. La significativité du signal par rapport à une vitesse nulle est indiquée par les astérisques. A noter que chaque classe taxonomique peut être représentée plusieurs fois suivant l'écosystème étudié (T : terrestre, M : marin), la position considérée dans la distribution (LE : marge froide, C : centre, TE : marge chaude) et l'hémisphère (N : Nord, S : Sud). Figure réalisée par Tarek Hattab et extraite de Lenoir et al. (2020) dans la revue *Nature Ecology and Evolution*.

Entre l'étape de détection et l'étape d'attribution nous sommes donc passés par une étape intermédiaire mais nécessaire de correction des vitesses de migrations estimées par classe taxonomique, ce qu'aucune méta-analyse n'avait fait avant nous. Ainsi, nous disposons de paramètres corrigés (moyenne et variabilité autour de celle-ci) pour la vitesse de migration de

chaque classe taxonomique (Figure 22), tout attribut méthodologique lié à l'étude originelle étant égal par ailleurs, ce qui rend leur valeurs comparables entre elles. Après cette étape de correction, on peut raisonnablement conclure que ce sont principalement les organismes marins qui devancent les organismes terrestres dans la course au réchauffement (Figure 22). La vitesse moyenne de migration en latitude pour les organismes marins est de +5,92 km/an vers les pôles, ce qui est sensiblement moins rapide que celle publiée en 2013, +7,20 km/an, par une méta-analyse exclusivement centrée sur les milieux marins (Poloczanska et al. 2013). Néanmoins, c'est six fois plus rapide que la vitesse que nous avons estimée pour les organismes terrestres qui n'ont migré, en moyenne, que de +1,11 km/an vers les pôles. Cette vitesse moyenne en milieu terrestre, après correction des différences méthodologiques entre études, n'est d'ailleurs pas significative. Cette non significativité des déplacements latitudinaux pour les organismes terrestres est un élément clé car il conteste les précédentes méta-analyses qui concluent sur une migration vers les pôles aussi en milieu terrestre (Parmesan et Yohe 2003 ; I.-C. Chen, Hill, Ohlemüller, et al. 2011). A noter toutefois que c'est la classe taxonomique des insectes (cf. Insecta), en milieu terrestre, qui fait la course en tête avec une vitesse moyenne de migration très significative qui atteint +18,54 km/an vers le pôle Nord au centre de la distribution (Figure 22). D'ailleurs, cette classe taxonomique est aussi représentée sur la Figure 22 pour ses déplacements à la marge chaude (cf. populations les plus proches de l'équateur) et à la marge froide (cf. populations les plus proches du pôle) de la distribution latitudinale. On constate notamment que la vitesse moyenne de migration à la marge chaude est significative et de l'ordre de +5,77 km/an vers les pôles tandis qu'à la marge froide, la tendance n'est pas significative et donc proche d'une vitesse de migration moyenne nulle. Par conséquent, chez les insectes en milieu terrestre, le bilan général est une réduction de la gamme de distribution latitudinale par contraction à la marge chaude sous l'effet d'un processus d'extinction locale des populations situées les plus proches de l'équateur.

Pour ce qui est de la vitesse moyenne de migration en altitude chez les organismes terrestres, celle-ci atteint +1,78 m/an vers les sommets des montagnes, ce qui est sensiblement plus rapide que celle publiée en 2011, +1,22 m/an (I.-C. Chen, Hill, Ohlemüller, et al. 2011). La vitesse moyenne de migration altitudinale la plus rapide que nous avons estimée, +12,39 m/an, concerne la marge chaude, à basse altitude, de la classe taxonomique des amphibiens (cf. Amphibia) de l'hémisphère Sud (Figure 23). A noter que pour les amphibiens de l'hémisphère Sud, les vitesses moyennes de migration à la marge froide et au centre de la distribution altitudinale sont également parmi les plus élevées, mais le signal n'est pas significatif due à une variabilité trop importante dans les données par espèce. En général, on constate que ce sont les ectothermes (en bleu sur la Figure 23) qui migrent le plus rapidement en altitude. Parmi eux, la classe taxonomique des insectes (cf. Insecta) de l'hémisphère Nord présente un signal net et significatif de migration vers les sommets aux trois positions de la distribution altitudinale : à la marge chaude de régression (+3,43 m/an), au centre (1,57 m/an) et à la marge froide d'expansion (+4,06 m/an). Chez les plantes à fleurs Dicotylédones (cf. Magnoliopsida), on note également un signal assez net et significatif de migration vers les sommets aux marges froides (+2,94 m/an) et chaudes (+4,48 m/an) de la distribution altitudinale dans l'hémisphère Sud ainsi qu'au centre de la distribution altitudinale dans l'hémisphère Nord (+0,87 m/an). Chez les plantes à fleurs Monocotylédones (cf. Liliopsida), seule la vitesse moyenne de migration au centre de la distribution dans l'hémisphère Nord est

significative (+0,99 m/an). A noter que chez les plantes à fleurs en général (cf. Angiospermes), ce qui exclue les Gymnospermes ou plantes à graines portées par un cône, les changements d'aire de répartition ne sont significatifs que pour la distribution altitudinale car aucun signal n'est décelable pour la distribution latitudinale (en marron sur la Figure 22). Chez les endothermes, ce sont les mammifères (cf. Mammalia) qui migrent le plus vite vers les sommets par contraction de la marge chaude ou marge altitudinale inférieure (+2,56 m/an). A noter également que chez les mammifères et les oiseaux (cf. Aves), les changements d'aire de répartition ne sont significatifs que pour la distribution altitudinale car aucun signal n'est décelable pour la distribution latitudinale (en rouge sur la Figure 22). En moyenne, pour l'ensemble des classes taxonomiques considérées, les vitesses moyennes de migration en altitude sont équivalentes à la marge chaude (+2,34 m/an) et à la marge froide (+2,15 m/an), ce qui suggère un changement de distribution altitudinale de type "marche au pas" ou *March* dans le coin inférieur droit du graphique de la Figure 15. C'est d'ailleurs la conclusion de deux méta-analyses indépendantes qui se sont intéressées à la symétrie des déplacements de la distribution altitudinale de plusieurs groupes taxonomiques en réponse aux réchauffement global des températures (Freeman et al. 2018 ; Rumpf et al. 2019).

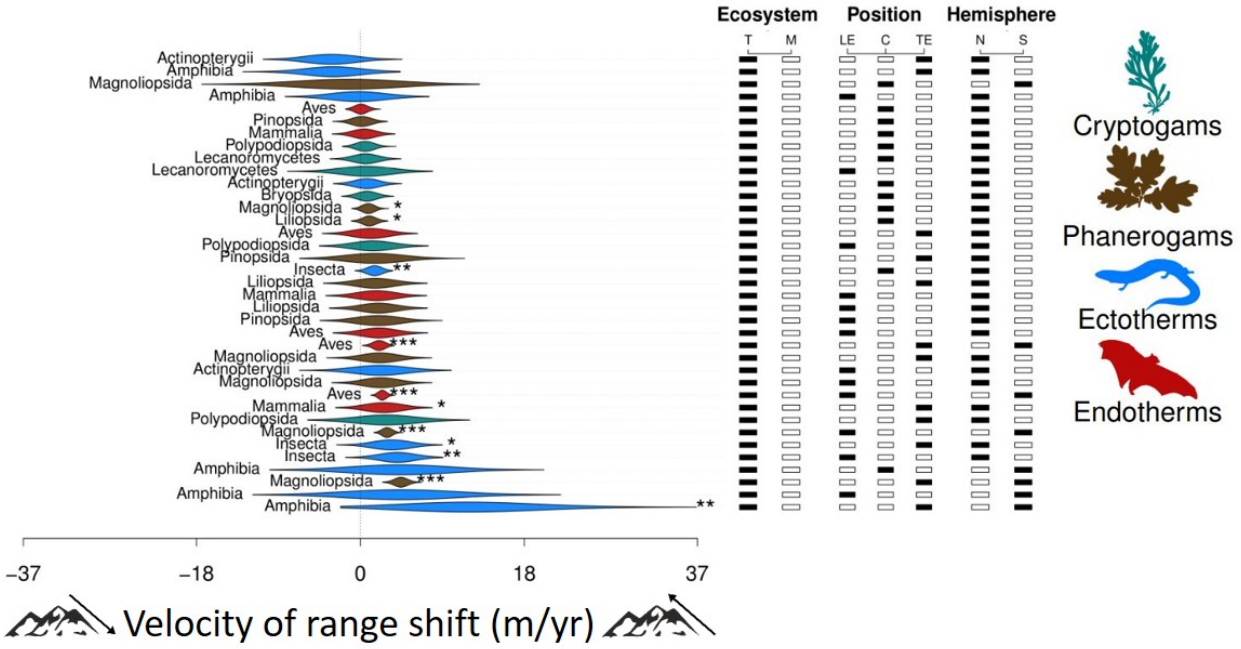

FIGURE 23 – Vitesse moyenne de migration en altitude, en mètre par an, par classe taxonomique après correction des attributs méthodologiques de chaque étude. Les vitesses positives indiquent une migration vers les sommets des montagnes. La gamme en violon représente l'intervalle de confiance ou de crédibilité autour de la valeur moyenne. La significativité du signal par rapport à une vitesse nulle est indiquée par les astérisques. A noter que chaque classe taxonomique peut être représentée plusieurs fois suivant la position considérée dans la distribution (LE : marge froide, C : centre, TE : marge chaude) et l'hémisphère (N : Nord, S : Sud). Figure réalisée par Tarek Hattab et extraite de Lenoir et al. (2020) dans la revue *Nature Ecology and Evolution*.

3.3.4 Les Principaux Déterminants de la Grande Redistribution du Vivant

Maintenant que nous avons quantifié l'importance relative des attributs méthodologiques de chaque étude source dans l'estimation des vitesses moyennes de migration par classe taxonomique, dans un but de comparaison avec les méta-analyses précédentes, et que nous avons démontré à quel point ces effets méthodologiques peuvent altérer les conclusions des précédentes méta-analyses, il devient évident que l'étape suivante d'attribution doit intégrer la part expliquée par ces effets méthodologiques. C'est dans cet esprit que nous avons construit une seconde série de modèles mixtes contenant non seulement des variables candidates explicatives de la vitesse de migration des espèces (cf. attribution), en effet fixe, mais aussi des covariables décrivant les conditions méthodologiques des études sources (cf. correction), dans la partie aléatoire. Comme pour la première série de modèles mixtes et contrairement aux méta-analyses précédentes (Parmesan et Yohe 2003 ; I.-C. Chen, Hill, Ohlemüller, et al. 2011 ; Poloczanska et al. 2013), la variable réponse étudiée est la vitesse de migration à la résolution taxonomique la plus fine, c'est-à-dire au niveau de l'espèce. Par rapport à notre première série de modèles mixtes dont la seule variable explicative dans la composante des effets fixes était la classe taxonomique, en interaction ou non avec la position à la marge (chaude *vs.* froide), nous avons cette fois-ci utilisé un éventail de variables explicatives de type extrinsèques (cf. exposition aux facteurs de changements environnementaux) et intrinsèques (cf. sensibilité biologique propre à chaque espèce), que je détaille ci-dessous.

La principale variable explicative qui nous intéressait ici était l'exposition au réchauffement global des températures, en d'autres termes : la vitesse et la direction de migration des isothermes au cours de la période et au sein de la zone géographique couverte par l'étude source. Pour cela, nous avons utilisé le concept de vélocité climatique introduit par Loarie et al. (2009) pour les écosystèmes terrestres (Figure 24) et repris ensuite par Burrows et al. (2011) pour les écosystèmes marins. La vélocité climatique, telle que décrite initialement par Loarie et al. (2009), correspond à la vitesse et la direction (dans le plan de l'horizontal) de déplacement qu'un point (une espèce dans notre cas) doit suivre dans l'espace géographique pour rester dans un espace climatique (p.ex. thermique ou pluviométrique) relativement similaire. Cette vélocité est souvent appliquée à la température et se calcule comme le ratio de la vitesse d'évolution de la température (en °C/an) sur le gradient thermique horizontal maximal (en °C/km) pour obtenir le déplacement horizontal attendu (en km/an), afin de rester sur la même isotherme (Figure 24). Concrètement, cela permet d'estimer la distance à parcourir pour qu'une espèce conserve des conditions de températures stables dans le temps. Ainsi, d'après ce concept, plus une zone géographique donnée se réchauffe rapidement, plus la vélocité climatique y est élevée. De même, à niveau équivalent de réchauffement au cours du temps, p.ex. augmentation d'un pallier d'isotherme de +1°C, la vélocité climatique est bien plus rapide en plaine qu'en montagne car la distance à parcourir pour passer d'une isotherme à la suivante est bien plus grande en plaine (Figure 24). La vélocité climatique intègre donc, en une seule métrique, les dimensions spatiales et temporelles liées aux changements des températures. L'hypothèse sous-jacente à cette variable explicative étant que plus l'exposition au réchauffement est élevée à un endroit, sous entendu plus la vitesse de migration des isothermes vers les pôles et les sommets est rapide, et plus rapide sera la vitesse de migration des espèces.

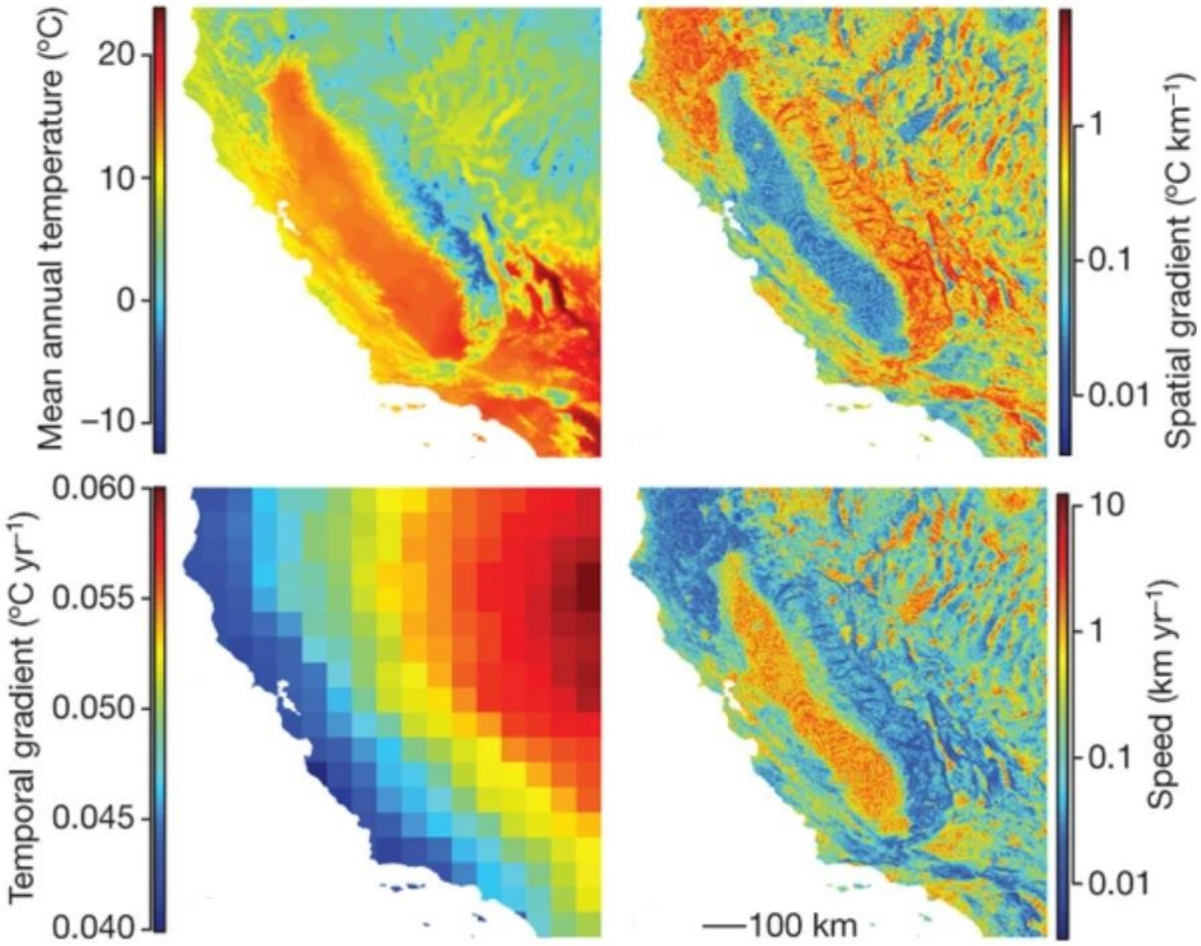

FIGURE 24 – Le concept de vélocité climatique illustré pour la Californie (États-Unis). En haut à gauche, températures moyennes annuelles sur la période 1950-2000 à une résolution spatiale de 800 m. En haut à droite, gradient spatial de température, en degré Celsius par kilomètre, obtenu par différence de températures observées dans un voisinage d'un kilomètre autour d'une unité spatiale de 800 m de côté. En bas à gauche, gradient temporel d'augmentation des températures moyennes annuelles, en degré Celsius par année, pour la période future 2000-2099, obtenu par différence par rapport à la période de référence 1950-2000. En bas à droite, vélocité climatique en kilomètre par an, obtenu en divisant la carte du gradient spatial (numérateur) par celle du gradient temporel (dénominateur). La résolution spatiale de la carte du gradient temporel est plus grossière, environ 50 km de côté, que celle du gradient spatial car les projections futures estimées à cette époque n'existaient pas à une résolution spatiale plus fine. Figure extraite de Loarie et al. (2009) dans la revue *Nature*.

Pour tenir compte du fait qu'un même niveau de réchauffement des températures n'a peut-être pas le même effet en conditions initiales déjà chaudes par rapport à des conditions initiales plus froides, nous avons aussi testé l'influence des conditions de températures moyennes au cours de la période de référence qui précède la période couverte par l'étude source. Par exemple, les travaux de Deutsch et al. (2008) et Tewksbury, Huey, et Deutsch (2008) ont montré que l'exposition au réchauffement des températures sous les tropiques, bien que relativement plus faible qu'à plus hautes latitudes, a des conséquences plus délétères sur les insectes tropicaux qui sont positionnés relativement plus proche de la température maximale critique et donc plus sensibles à une augmentation de température. Par conséquent, notre hypothèse était que les organismes situés initialement en contexte climatique plus chaud, et donc plus proches da la température maximale critique, seraient moins tolérants à une même augmentation des températures que les organismes situés en contexte climatique plus froid.

Enfin, nous avons testé une troisième et dernière variable extrinsèque d'exposition plus directe aux facteurs d'origines anthropiques via l'utilisation d'un indice de cumul des pressions liées aux activités humaines. Plusieurs indices pour décrire les pressions humaines sur l'environnement existent et sont disponibles sous forme de cartes globales pour les écosystèmes marins (Halpern et al. 2008) et terrestres (Venter et al. 2016). Nous avons combiné ces différents indices en une métrique de cumul des pressions que nous avons ensuite redimensionnée entre 0 (faible pression) et 1 (forte pression). L'hypothèse sous-jacente étant que la fragmentation et la dégradation des habitats naturels par les activités humaines agissent comme des facteurs confondants sur la vitesse de migration des espèces en accélérant, par effet de destruction directe des habitats, le processus d'extinction locale des populations en marge chaude de la distribution mais aussi en freinant, par effet de barrière physique à la dispersion, le processus de colonisation des populations en marge froide de la distribution (Warren et al. 2001).

Pour les variables explicatives intrinsèques, liées à la biologie des espèces, nous avons choisi de simplifier les analyses en utilisant qu'une seule et unique variable intrinsèque plutôt qu'un ensemble de traits fonctionnels pour lesquels il est difficile de trouver des variables qui soient communes à l'ensemble des groupes taxonomiques considérés. Par exemple, les traits foliaires, chez les végétaux, sont difficilement comparables aux traits morphométriques chez les animaux. De même, pour certains groupes taxonomiques, comme les insectes ou les champignons, les bases de traits d'histoire de vie sont incomplètes voire inexistantes. D'autre part, les travaux de synthèse de Beissinger et Riddell (2021), qui s'appuient sur de nombreuses études faisant le lien entre traits fonctionnels et vitesse de migration des espèces (Angert et al. 2011 ; Estrada et al. 2016), ont conclu que les traits fonctionnels expliquent peu, voir pas du tout, la variabilité des vitesses de migration observées dans le vivant. Par conséquent, nous avons choisi de regrouper les espèces en quatre groupes biologiquement très contrastés que j'ai déjà présentés plus haut : les ectothermes, les endothermes, les cryptogames et les phanérogames. La distinction entre ectothermes et endothermes chez les animaux permet de tester l'hypothèse bien connue d'une sensibilité plus forte des ectothermes à l'exposition au réchauffement global des températures (Paaijmans et al. 2013). De même, la distinction entre cryptogames et phanérogames chez les végétaux permet de tester l'hypothèse selon laquelle la dispersion des spores, chez les cryptogames, serait moins entravée par des barrières physiques ou biologiques que la dispersion des graines, chez les phanérogames, qui implique souvent les niveaux trophiques supérieurs : myrmécochorie, épizoochorie et endozoochorie.

A partir de ce lot de quatre variables candidates pour expliquer la vitesse de migration des espèces, nous avons testé, dans la composante fixe de nos modèles mixtes, l'effet de la vitesse de migration des isothermes ainsi que toutes les interactions d'ordre deux entre cette variable extrinsèque de premier intérêt et les trois autres covariables explicatives permettant de tenir compte des potentiels effets confondants : température de référence et pressions humaines pour les deux autres variables extrinsèques et forme de vie pour l'unique variable intrinsèque. Nous avons pour cela calibré nos modèles mixtes séparément pour les vitesses de migration : latitudinales en milieu marin, latitudinales en milieu terrestre et altitudinales. Je rappelle ici que pour la partie aléatoire de ces modèles mixtes, nous avons utilisé les mêmes variables méthodologiques que pour notre première série de modèles mixtes dont les résultats ont été exposés précédemment (Figure 22 et Figure 23). Là encore, nous avons montré que la part expliquée par les attributs méthodologiques de chaque étude source contribue à la majorité de la variance totale expliquée par nos modèles mixtes et que la part expliquée par les effets fixes est inférieure à 10% dans tous les cas. En ce qui concerne le meilleur modèle que nous avons sélectionné pour expliquer les vitesses de migration en latitude des espèces marines, la part de variance totale expliquée est de 33%, dont 29% expliquée par les effets méthodologiques et seulement 4% expliquée par les effets fixes. Parmi les effets significatifs dans ce modèle, nous avons trouvé une première interaction positive entre la vitesse de migration des isothermes et la température de référence ainsi qu'une seconde interaction positive entre la vitesse de migration des isothermes et le cumul des pressions humaines (Figure 25).

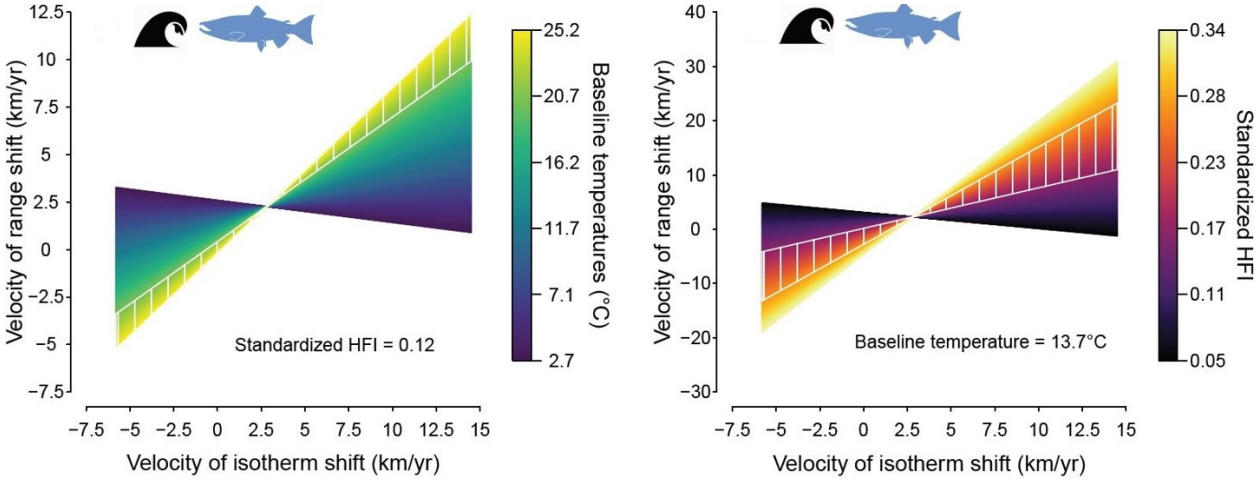

FIGURE 25 – Intensité du couplage entre vitesse de migration des espèces (axe des ordonnées, km/an) et vitesse de migration des isothermes (axe des abscisses, km/an) pour les ectothermes en milieu marin. A gauche, effet de l'interaction positive entre vitesse de migration des isothermes et température de référence à indice de pressions humaines constant, fixé à la valeur médiane : 0,12. A droite, effet de l'interaction positive entre vitesse de migration des isothermes et cumul des pressions humaines à température de référence constante, fixée à la valeur médiane : 13,7°C. Le couplage parfait, ou synchronicité des déplacements des espèces avec les déplacements des isothermes, est représenté par la zone hachurée en blanc. Figure réalisée par Romain Bertrand et extraite de Lenoir et al. (2020) dans la revue *Nature Ecology and Evolution*.

Ces interactions complexes montrent que plus la température des eaux de surface, en mer et dans les océans, est élevée à la période initiale de référence, p.ex. sous les tropiques, et plus la vitesse de migration des ectothermes marins vers les pôles est rapide. A tel point que pour des eaux comprises entre 22 et 25°C de température moyenne annuelle à la période de référence et pour un indice de cumul des pressions humaines relativement faible (0,12), notre meilleur modèle prédit que le couplage entre vitesse de migration des espèces et vitesse de migration des isothermes est quasi-parfait, suggérant une synchronicité de la réponse du vivant. Ce résultat d'une migration vers le Nord plus rapide pour les espèces marines issues des eaux les plus chaudes corrobore parfaitement les résultats antérieurs de Lima et al. (2007) qui ont montré que ce sont surtout les espèces d'algues issues des eaux les plus chaudes qui migrent vers le Nord le long des côtes portugaises tandis que les espèces d'algues issues des eaux les plus froides ne montrent pas de direction préférentielle de migration en latitude.

De même, à température de référence constante, plus les pressions humaines sur l'environnement marin sont nombreuses (cf. activités côtières, pêche industrielle au large et transport maritime) et plus rapide est la vitesse de migration des ectothermes marins (Figure 25). En conditions extrêmes de pressions humaines très élevées, au-delà d'un seuil de 0,3 pour l'indice utilisé, et pour une température moyenne annuelle de référence de 13,7°C, la vitesse de migration des espèces vers les pôles dépasse même la vitesse de migration des isothermes. Cette situation suggère un impact plus important et négatif des prélèvements de la ressource halieutique (cf. populations de poissons essentiellement) à la marge chaude d'extinction locale qu'à la marge froide de colonisation, et donc une potentielle contraction des aires de répartitions en contexte de fortes pressions humaines sur l'environnement marin.

A l'inverse, en environnement terrestre, nous avons trouvé une interaction négative (cf. antagonisme) entre la vitesse de migration des isothermes en latitude et l'intensité des pressions humaines, de telle sorte que les activités humaines comme l'urbanisation, l'agriculture, la sylviculture ou l'aquaculture freinent la vitesse de migration des espèces vers le nord lorsque la vitesse du réchauffement climatique augmente, probablement sous l'effet de la fragmentation des milieux naturels. Cet antagonisme a déjà été souligné dans la littérature scientifique (Warren et al. 2001 ; Melles et al. 2011) par l'effet opposé de ces deux forces à la marge froide de la distribution en latitude : d'un côté le réchauffement climatique favorise l'expansion des populations et de l'autre la fragmentation des habitats entrave la colonisation. C'est l'opposition de ces deux forces en milieu terrestre qui est plus ou moins responsable du découplage net entre vitesse de migration des isothermes et vitesse de migration des espèces. Au total, la part expliquée par cette interaction complexe sur la vitesse de migration en latitude des espèces terrestres est de 8%, bien moins importante que la part expliquée par l'hétérogénéité des approches méthodologiques utilisées dans les études sources, part qui atteint 39%.

Pour ce qui concerne la vitesse de migration en altitude des espèces terrestres, notre meilleur modèle n'explique que 11% de la variance totale dont seulement 2% est expliquée par les variables testées en effet fixe dans notre meilleur modèle mixte. Parmi les effets significatifs, nous avons trouvé une différence de couplage entre vitesse de migration des isothermes et vitesse de migration des espèces suivant le groupe taxonomique considéré, de sorte que ce sont les ectothermes qui présentent un couplage positif tandis que pour les autres groupes, le

couplage est moins net, voir négatif dans certaines situations. Nous avons également trouvé une interaction négative entre vitesse de migration des isothermes en altitude et température moyenne annuelle au cours de la période de référence. Pour cette interaction, il existe un seuil de vitesse de migration des isothermes, autour de 3,75 m/an, au-delà duquel c'est en contexte initial plus froid (p.ex. -8°C) que les ectothermes migrent plus rapidement vers les sommets mais moins vite que les isothermes et en-deçà duquel c'est en contexte initial plus chaud (p.ex. 24°C) que les ectothermes migrent plus rapidement vers les sommets et même plus vite que les isothermes.

La course aux isothermes est donc directement modulée par la pression anthropique exercée par les activités humaines mais aussi par les conditions climatiques historiques et antérieures au réchauffement global. Ces résultats ont eu un fort retentissement, autant à l'échelle nationale qu'internationale. L'étude a été largement relayée dans la presse francophone écrite (Le Monde, Libération, Ouest France, Sud Ouest, 20 minutes, L'Humanité Dimanche, La Tribune de Genève, Sciences et Avenir, Géo) et audiovisuelle (Radio Télévison Suisse, Radio Télévision Belge Francophone, France TV, France 3 Hauts-de-France, Météo Média Canada). Outre des interventions dans la presse écrite et audio-visuelle pour répondre aux sollicitations des journalistes, j'ai aussi activement participé à vulgariser ces résultats auprès du grand public que ce soit sous la forme de conférences suivies de débats publics ou bien via l'écriture d'articles de vulgarisation. Par exemple, je suis intervenu en juin 2022 sur invitation de la *Fondation Rovaltain* pour donner une conférence grand public, suivie d'un débat, au Cinéma Le Navire, à Valence. Je suis également intervenu à plusieurs reprises, lors de la Fête de la science en 2019, pour présenter ces travaux en milieu scolaire (cf. annexe 3). J'ai rédigé deux articles destinés au grand public, dont un article rédigé en français pour *The Conversation* et un autre article rédigé en français et traduit dans plusieurs langues (anglais, espagnol, chinois, russe et arabe) pour *Le Courrier de l'UNESCO* (voir les détails ainsi que les liens vers les articles disponibles en ligne en annexe 3).

Dans mes interventions orales et mes articles de vulgarisation sur le thème des changements d'aire de répartition des espèces, j'aborde également les conséquences de cette grande redistribution du vivant sur le fonctionnement des écosystèmes mais aussi et surtout sur le fonctionnement de nos sociétés (P47). En effet, l'Homme dépend directement de la biodiversité pour son alimentation, sa santé, son bien-être, ses activités de production, ses activités récréatives et son enrichissement culturel. Par conséquent, une redistribution globale de celle-ci aura des impacts multiples sur l'ensemble de ces aspects (P47). Par exemple, les déplacements d'aire de répartition des espèces marines impliquées dans l'activité de pêche influent directement sur l'alimentation humaine. De même, la redistribution des vecteurs d'agents pathogènes et de maladies infectieuses va directement influencer la santé humaine. Avec le réchauffement climatique, l'émergence de nouveaux vecteurs de maladies (moustiques et tiques) à des latitudes et des altitudes autrefois exemptes de ces espèces est d'ores et déjà une réalité, avec ses coûts sanitaires, sociaux et économiques qu'il faut anticiper. L'évocation de ces conséquences de la redistribution de la biodiversité sur le quotidien de nos vies suscite généralement le débat et de nombreuses questions auprès du grand public. Non seulement les espèces se redistribuent indépendamment des frontières administratives, économiques et commerciales entre pays, avec des conséquences géopolitiques directes et tangibles, mais cette grande redistribution du vivant modifie indirectement l'ampleur des changements climatiques

et leurs conséquences via des boucles de rétroactions complexes (P47). L'exemple le plus flagrant est celui d'une boucle de rétroaction positive (cf. amplification du réchauffement global) via la progression des espèces végétales ligneuses à plus hautes latitudes, au détriment des surfaces enneigées ou couvertes par la glace (Figure 26). Cette densification du couvert en espèces végétales ligneuses à hautes latitudes diminue l'albédo (cf. le pouvoir d'une surface à réfléchir les rayonnements solaires vers l'atmosphère) et augmente la transpiration et donc la concentration en vapeur d'eau dans l'atmosphère, ce qui entraîne en emballement climatique qui augmente l'intensité du réchauffement climatique à haute latitude. Pour information, j'étais co-responsable avec Ekaterina Popova, co-auteure de l'étude, de la rédaction de cette troisième partie intitulée *Climate feedbacks* dans notre revue de la littérature scientifique sur les conséquences liées à la grande redistribution de la biodiversité en réponse aux dérèglements climatiques (P47). J'ai notamment co-animé, avec Ekaterina Popova, un sous-groupe constitué d'un sous-ensemble des co-auteurs de l'étude avec qui nous avons travaillé à l'élaboration de la Figure 26. Ce travail a été initié la semaine qui a suivie la première conférence internationale *Species On The Move*, en 2016, à Hobart (Tasmanie).

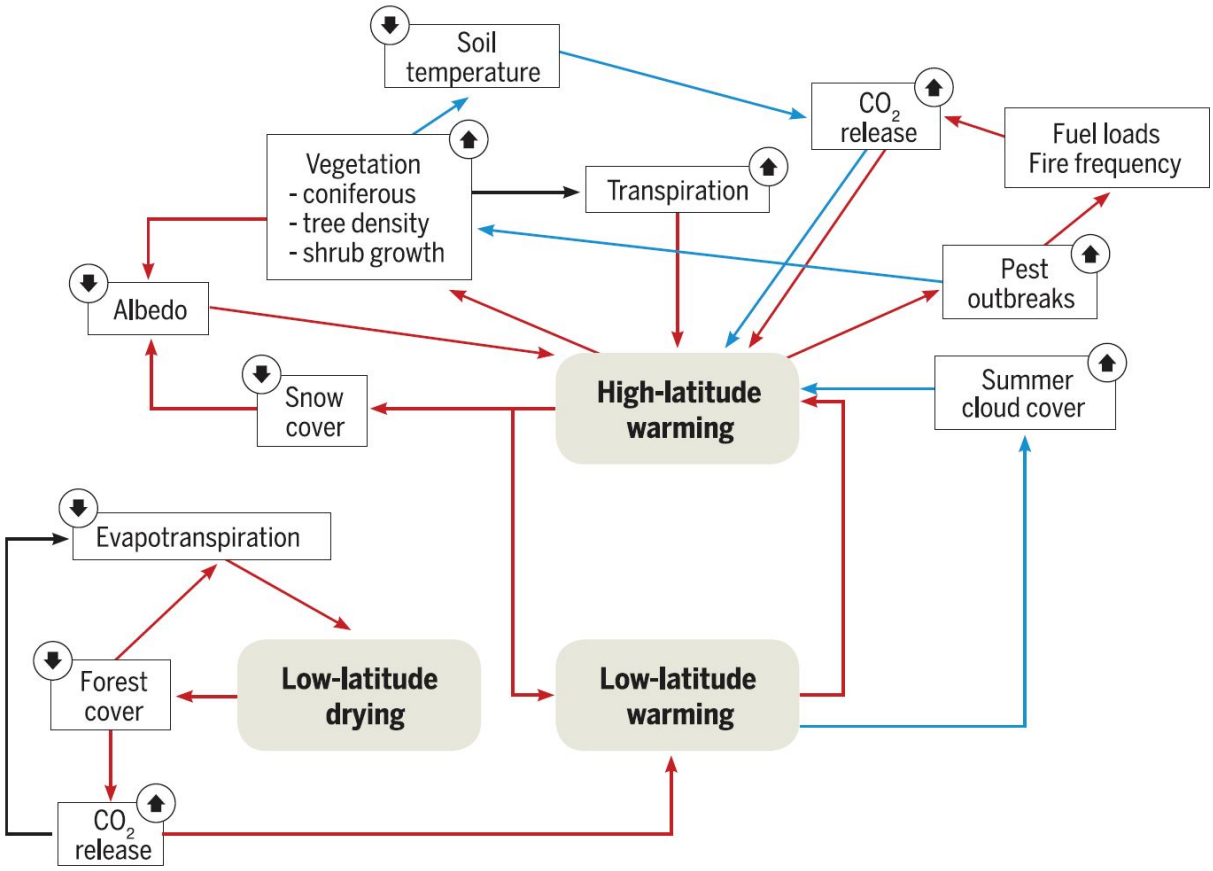

FIGURE 26 – Boucles de rétroactions agissant sur l'intensité du réchauffement climatique suite à la migration des espèces végétales ligneuses à plus hautes latitudes. Les flèches rouges et bleues indiquent des processus d'augmentation et de diminution, respectivement, de l'intensité du réchauffement climatique. Figure extraite de Pecl et al. (2017) dans la revue *Science*.

Enfin, pour clore ce chapitre sur la grande redistribution du vivant en réponse au réchauffement global, je pense pouvoir dire que mes travaux de recherche sur cette thématique semblent aujourd'hui bien reconnus. Cela a même fini par être payant car nous avons récemment décroché un financement de la *Fondation pour la recherche sur la biodiversité* (FRB) pour continuer à travailler et collaborer, à l'internationale cette fois, sur ce thème de recherche. Notre proposition de projet intitulée *Redistribution de la biodiversité : une approche macro- et éco-évolutive de la vulnérabilité des espèces aux changements globaux* (**BIOSHIFTS**), soumise à l'appel à projets 2020 du *Centre de synthèse et d'analyse sur la biodiversité* (CESAB), a été acceptée en juin 2021. Les co-porteurs du projet sont Lise Comte, Gaël Grenouillet et moi-même. Le groupe de travail comporte quatorze membres et les détails du projet sont disponibles sur le site de la FRB. Avec l'ensemble des membres du groupe de travail, nous nous sommes déjà réunis à Montpellier, dans les locaux du CESAB, à deux reprises depuis le début du projet : en mars 2022 et en novembre 2022. Nous travaillons actuellement sur une nouvelle version de la base de données que nous diffuserons à la fin du projet.

Si dans ce chapitre je me suis surtout intéressé à l'impact du changement climatique sur la distribution du vivant au niveau organisationnel de l'espèce, qui est l'unité taxonomique d'observation la plus fréquemment utilisée, le chapitre suivant porte sur le niveau organisationnel supérieur de la communauté ou de l'assemblage d'espèces.

"Kynes [Pardot Kynes, first planetologist of Arrakis] – direct savagely intent kynes – knew that highly organized research is guaranteed to produce nothing new. He set up small-unit experiments with regular interchange of data for a swift Tansley [probably Arthur George Tansley] effect, let each group find its own path. They must accumulate millions of tiny facts. He organized only isolated and rough run-through tests to put their difficulties into perspective." — (Frank Herbert, 1965, Dune, Appendix I: The Ecology of Dune)

4 Chap. II : Réassemblage des Communautés

Plus facilement perceptible le long des flancs des montagnes, la grande migration “en marche” vers les sommets des espèces animales (Moritz et al. 2008), végétales (P1 ; P2 ; P5 ; P6) et fongiques (Diez et al. 2020), évoquée dans le chapitre précédent (cf. chapitre 1) en réponse à l’élévation globale de la colonne de mercure, entraîne des conséquences directement visibles sur les communautés ou assemblages d’espèces. L’une de ces conséquences déjà constatée de longue date et interprétée comme l’un des premiers signaux de l’effet du réchauffement climatique est l’enrichissement en espèces qui s’accumulent en zone sommitale dans les écosystèmes montagnards (Grabherr, Gottfried, et Pauli 1994). Ce phénomène est particulièrement bien étudié pour les communautés végétales des sommets européens du fait d’une histoire de la botanique alpine et de la phytosociologie qui est suffisamment longue et bien documentée en Europe (P65) (Figure 27).

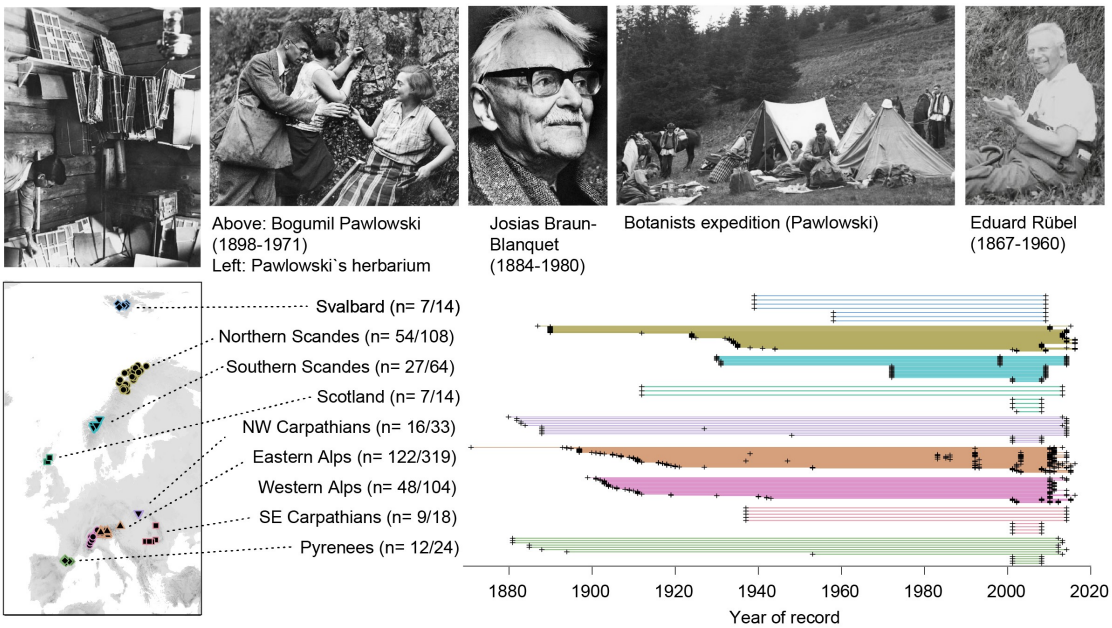

FIGURE 27 – Historique des inventaires floristiques de 302 sommets de montagne en Europe. Le graphique en bas à droite montre la frise chronologique des relevés phytosociologiques effectués sur chaque sommet. Une ligne représente un sommet et chaque croix sur cette ligne indique l’année du relevé. Les couleurs renvoient à la carte en bas à gauche qui donne la localisation géographique des massifs étudiés en Europe. Les chiffres entre parenthèse à droite du nom des massifs indiquent le nombre total de sommets visités et de relevés effectués par massif. Les photos en haut de la figure illustrent plusieurs botanistes pionniers du suivi naturaliste à long terme. Figure extraite de Steinbauer et al. (2018) dans la revue *Nature*.

En 1913, Josias Braun-Blanquet (1884-1980) (photo du centre sur la Figure 27), célèbre botaniste et phytosociologue suisse et auteur de nombreux (et précieux) inventaires floristiques, suivant la méthode dite de *relevé phytosociologique sigmatiste*, écrivait ceci :

> *"Pour [...] offrir une bonne base aux comparaisons futures, j'ai fait l'étude exhaustive de nombreux sommets. [...] Grâce aux indications complètes sur les sites visités, il ne devrait pas être difficile de vérifier a posteriori mes listes et de prouver avec une assurance suffisante l'augmentation ou la diminution des espèces à l'avenir"* — (Josias Braun-Blanquet, 1913)

D'ailleurs, Josias Braun-Blanquet observait déjà en 1957 l'augmentation du nombre d'espèces végétales sur le Piz Linard (Grisons) et évoquait un possible changement du climat pour l'expliquer, faisant déjà le parallèle avec le recul des glaciers. Ce sont ses travaux, pionniers en matière de suivi à long terme des communautés végétales (cf. phytosociologie), qui permettent aujourd'hui de réaliser une rétrospective détaillée sur les changements qui s'opèrent dans la composition des assemblages d'espèces végétales présents sur les sommets alpins. Sur la base des relevés historiques de Josias Braun-Blanquet dans les Alpes ainsi que d'autres relevés anciens réalisés par d'autres botanistes de renom (cf. photos de la Figure 27) sur d'autres sommets dans d'autres massifs en Europe, un total de 302 sommets en Europe ont été revisités à de multiples reprises, parfois jusqu'à cinq revisites, produisant des séries temporelles uniques sur l'évolution de la composition végétale des sommets européens (Figure 27). Les sommets possèdent cet avantage d'être relativement inerte à notre échelle de temps. Il est par conséquent plus aisé de relocaliser précisément, parfois plusieurs décennies plus tard et ce même à l'époque où les GPS n'existaient pas, un ancien relevé phytosociologique de sommet et de jouer ensuite au jeu des sept différences sans risque d'ajouter du bruit lié à une erreur de relocalisation (P77). C'est ce gage de qualité dans la donnée du suivi à long terme des communautés végétales de sommet de montagne qui nous a permis d'affirmer, dans une étude à laquelle j'ai participé, que le nombre d'espèces végétales ayant colonisées les sommets européens entre 2007 et 2016 est 5 fois supérieur au niveau observé entre 1957 et 1966 et que cette tendance à l'accélération suit celle du réchauffement (P65) (Figure 28). Ces résultats sont une manifestation supplémentaire de la "grande accélération", terme utilisé pour décrire la croissance parfois exponentielle des altérations de la biosphère caractérisant l'anthropocène (Steffen et al. 2015). Cet enrichissement en espèces végétales vasculaires sur la majorité des sommets en Europe est principalement lié à un processus de colonisation par des espèces issues des étages de végétation inférieurs qui sont souvent plus compétitives et généralistes que les espèces endémiques et spécialistes des sommets. C'est le cas, notamment, du pâturin des alpes (*Poa alpina*), de l'arnica des montagnes (*Arnica montana*) et du botryche lunaire (*Botrychium lunaria*, une fougère), qui ont colonisé de nombreux sommets sur la période étudiée : +78, +14 et +24, respectivement. En l'espace d'un siècle, le nombre d'espèces de fougères présentes sur les sommets en Europe a doublé, passant de 8 à 16 espèces, de 29 à 141 occurrences et de 20 à 69 sommets où au moins une espèce de fougère a été inventoriée. Dans le même temps, aucune extinction locale n'est à déplorer au sein des 302 sommets étudiés et toutes les espèces endémiques initialement observées sur les sommets, comme l'androsace ciliée (*Androsace ciliata*) qui est endémique des hauts sommets des Pyrénées, ont été retrouvées lors des revisites. Même si, pour l'instant, on observe une augmentation soutenue et accélérée du niveau de richesse des communautés végétales des sommets sans aucune perte d'espèce, on peut cependant craindre que la compétition pour l'espace entre les plantes colonisatrices, plus compétitives, et les plantes spécialistes du milieu alpin se fasse au détriment de ces dernières et entraîne, à terme, l'extinction de certaines d'entres elles.

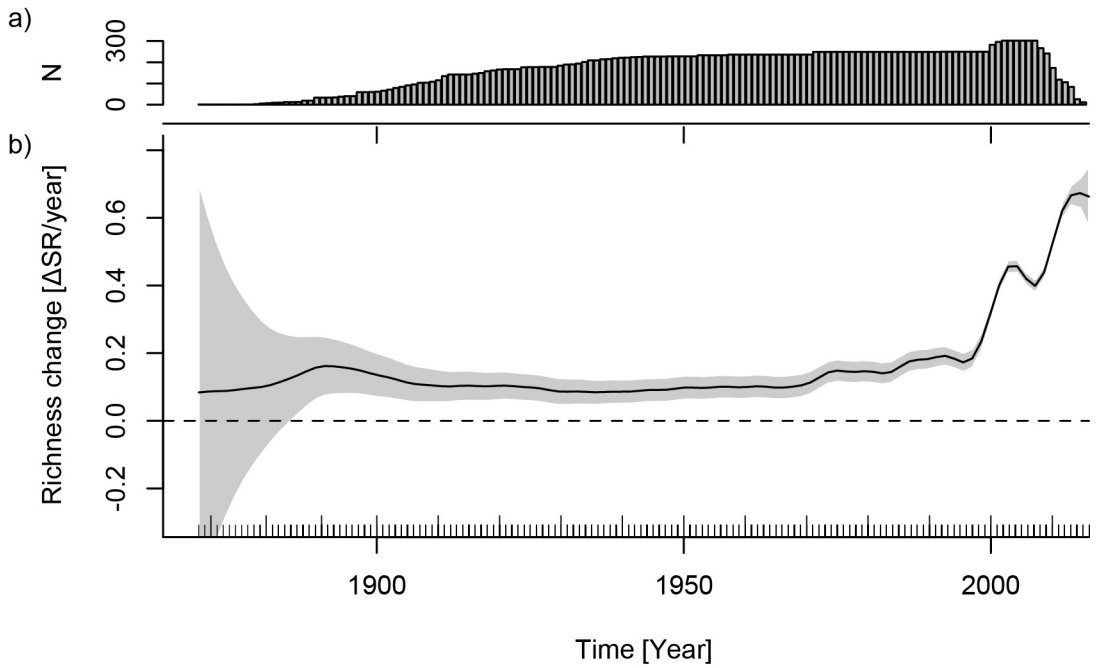

FIGURE 28 – Évolution du taux d'enrichissement en nombre d'espèces par an au sein des communautés végétales vasculaires de 302 sommets de montagne en Europe sur la période 1871-2016. Le graphique du haut indique l'évolution de l'effort d'échantillonnage sur l'ensemble des sommets étudiés. Figure extraite de Steinbauer et al. (2018) dans la revue *Nature*.

Fort de cette mine d'observations naturalistes remontant au début du 20ème siècle, voir à la fin du 19ème siècle pour les Alpes Suisses, je me suis associé à Yann Vitasse, un collègue chercheur de l'*Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage* (WSL), en Suisse, et spécialiste de l'étude des variations saisonnières dans les cycles de vie (cf. phénologie) des animaux et des végétaux, pour synthétiser nos connaissances respectives sur les impacts du réchauffement climatique dans les Alpes. Le massif des Alpes en Europe est certainement le plus scruté au monde, constituant un véritable laboratoire à ciel ouvert et une sentinelle du climat pour anticiper les effets à long terme des changements climatiques sur la biodiversité (P147). Avec son équipe, nous avons donc compilé toutes les observations scientifiques disponibles pour les Alpes non seulement en matière de changements d'aire de répartition, en lien avec mes travaux (cf. chapitre 1), mais aussi en matière de changements dans l'activité saisonnière des organismes, la spécialité de Yann Vitasse. Alors que les insectes terrestres, reptiles, oiseaux migrateurs et plantes ont fortement réagi au réchauffement climatique dans les Alpes en avançant leur activité printanière de +2 à +8 jours par décennie, en moyenne, d'autres groupes d'organismes comme les oiseaux nicheurs, les amphibiens et les insectes aquatiques ont moins, voire pas du tout décalé leur activité printanière. De la même manière, des changements significatifs de l'altitude moyenne de répartition ont été trouvés pour les insectes terrestres (+36,2 m/décennie), les végétaux ligneux de type arbres et arbustes (+32,7 m/décennie) ainsi que pour les plantes herbacées de basses altitudes (+23,1 m/décennie). A l'inverse, certains groupes comme les insectes ayant un stade larvaire en milieu aquatique (-1,0 m/décennie) ou encore les oiseaux (+11,0 m/décennie), les champignons

saproxyliques (+11,5 m/décennie), les fougères (+12,0 m/décennie) et les plantes alpines (+4,2 m/décennie) n'ont que peu migré, avec des changements dans leurs altitudes moyennes de répartition qui sont non significatifs. Une telle différence de réponse dans les changements de l'activité printanière et de la répartition altitudinale entre les différents groupes d'animaux, de végétaux et de champignons pourrait causer des désynchronisations majeures entre ces groupes, notamment sur le fonctionnement de la chaîne alimentaire, aboutissant à terme à de nouvelles cohabitations et donc de nouveaux assemblages d'espèces voir de nouveaux écosystèmes (cf. la notion de néo-écosystèmes).

Du fait de ces fortes différences observées dans les vitesses de migration entre espèces (cf. chapitre 1), ainsi que dans les changements d'activités saisonnières, la cohésion au sein des assemblages d'espèces est rompue et les interactions biotiques parfois brisées. Les communautés animales, végétales et fongiques ne migrent donc pas en bloc, telle une entité propre, mais se restructurent et se réarrangent pour créer de nouveaux assemblages et donc de nouvelles communautés à partir desquelles peuvent émerger de nouvelles interactions et de nouvelles fonctions. Ce remaniement dans la composition des communautés d'espèces en environnement changeant questionne et remet en question la notion d'organicisme de Frederic Edward Clements (1874-1945) selon laquelle les communautés d'organismes sont clairement identifiées par la même association d'espèces qui répondent plus ou moins aux mêmes besoins en termes de conditions environnementales, comme le ferait un seul organisme. A cette vision holistique qui conçoit les assemblages d'espèces comme des superorganismes ce sont opposés les opinions d'Henry Allan Gleason (1882-1975) et d'Arthur George Tansley (1871-1955) qui ont engendrées les métamorphoses successives de l'organicisme en écologie : de la communauté végétale aux écosystèmes (Bergandi 1999). En 1926, Henry Allan Gleason publie un article influent qui met l'accent sur l'individualité des espèces (Gleason 1926) et dans lequel il soutient que l'association végétale est plutôt le résultat d'une juxtaposition fortuite d'individus qui repose sur deux facteurs : l'immigration fortuite des plantes d'une part et les fluctuations de l'environnement d'autre part (Bergandi 1999). A cela, s'ajoute la vision d'Arthur George Tansley (1871-1955) qui propose une sorte de compromis en introduisant le terme de "quasi-organisme" (Tansley 1935) de la même façon que le seraient les sociétés humaines (Bergandi 1999). Dans cette vision de "quasi-organisme", Arthur George Tansley préserve le concept d'interrelation propre à la vision organiciste mais il refuse l'analogie stricte entre l'organisme et la communauté biotique (Bergandi 1999). C'est de cette controverse qu'est né le concept d'écosystème introduit en 1935 par Arthur George Tansley (Tansley 1935).

Dans les sous-chapitres qui suivent, j'évoque le processus de thermophilisation des communautés, c'est-à-dire l'enrichissement des communautés en espèces préférant les climats chauds ou l'appauvrissement en espèces préférant les climats plus doux ou froids, ainsi que le concept de dette macroclimatique qui en découle. Je présente notamment les résultats de plusieurs travaux auxquels j'ai participés sur la thermophilisation des communautés végétales forestières et je montre que cette dynamique de thermophilisation des communautés est beaucoup plus lente que la vitesse à laquelle le macroclimat se réchauffe, créant une dette dite macroclimatique. Il est important de parler de dette macroclimatique ici, plus que d'une dette climatique au sens large, car en intégrant les processus microclimatiques (cf. chapitre 3) on montre que cette dette n'existe pas nécessairement au sens microclimatique du terme.

4.1 Thermophilisation des Communautés

Le concept de thermophilisation des communautés a été introduit pour la première fois en 2012 par Gottfried et al. (2012). Dans cette étude, les auteurs montrent que les communautés végétales de 60 sommets de montagne en Europe se sont restructurées entre 2001 et 2008 avec une diminution de la fréquence des espèces les plus adaptées au froid accompagnée d'une augmentation concomitante de la fréquence des espèces les plus thermophiles. Ces résultats concernent la même zone géographique que l'étude P65 présentée plus haut en introduction de ce chapitre, bien que pour un sous-ensemble plus restreint du jeu de données. Par conséquent, ce processus de thermophilisation rapporté par Gottfried et al. (2012) est directement lié à un enrichissement des sommets des montagnes en espèces végétales vasculaires qui ont migré en provenance des étages altitudinaux inférieurs (P65), et qui sont donc plus thermophiles. Il s'agit finalement d'une mise en évidence des conséquences des changements climatiques sur la biodiversité selon deux points de vues différents à deux échelles différentes (espèce *vs.* communauté). De manière tout à fait analogue à la physique (Figure 29), on peut mettre en évidence des modifications au sein d'un système : soit en analysant le mouvement d'un élément ou d'une particule (cf. formalisme lagrangien) dans le référentiel spatial du système (cf. une espèce qui migre) soit en analysant le flux d'éléments ou de particules (cf. formalisme eulérien) qui transitent au sein même du système (cf. changements dans la composition d'une communauté). Ce changement de référentiel d'étude entre espèces et communautés accompagne mes travaux de recherche depuis le début de ma thèse de doctorat en sciences forestières (P1 ; P5). Dans ce sous-chapitre, je présente plusieurs de mes travaux postérieurs à ma thèse et qui portent sur l'analyse des changements dans la composition des communautés végétales à la lumière du filtre de la température. Mais avant cela, un petit point méthodologique s'impose.

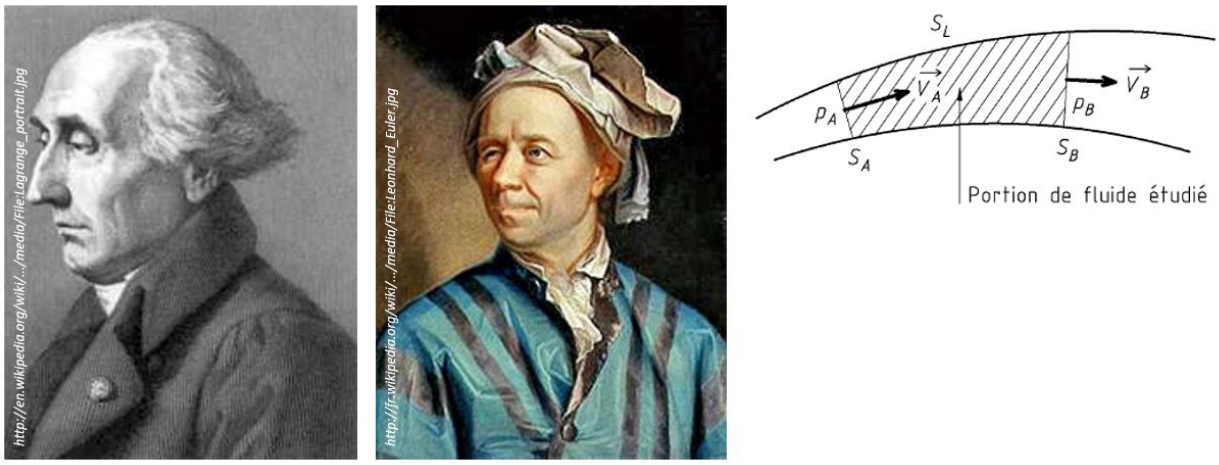

FIGURE 29 – Mise en évidence du mouvement suivant le point de vue de Joseph Louis Lagrange (1736-1813), formalisme lagrangien, ou de Leonhard Euler (1707-1783), formalisme eulérien. Soit on suit le déplacement d'une feuille dans le courant de la rivière (cf. formalisme lagrangien), soit on étudie le flux de fluide qui transite sur une portion du lit de la rivière (cf. formalisme eulérien).

4.1.1 Méthodologie Générale

Pour quantifier le processus de thermophilisation des communautés au cours du temps, il existe plusieurs méthodes qui ont été utilisées dans la littérature scientifique (Gottfried et al. 2012 ; Devictor et al. 2012 ; Cheung, Watson, et Pauly 2013 ; De Frenne et al. 2013 ; Savage et Vellend 2015 ; Gaüzère, Princé, et Devictor 2017 ; Fadrique et al. 2018 ; Becker-Scarpitta, Vissault, et Vellend 2019). La plupart de ces méthodes nécessitent une étape préalable de bioindication du paramètre de température à partir de la composition en espèce au sein d'une communauté. Pour cela, l'approche la plus directe et la plus simple est de calculer la moyenne des optimums, pour la température, de chaque espèce présente dans la communauté (Figure 30), ce qui donne un indice plus connu sous le nom de *Community Temperature Index* (CTI) (Devictor et al. 2008). Dans la littérature scientifique, on trouve d'autres terminologies pour ce type de méthode basée sur le calcul de la moyenne d'un indice de bioindication de la température par espèce. C'est le cas du *Community-inferred Temperature* (CiT) que j'ai moi-même utilisé (P14). Mais c'est le terme CTI qui est le plus utilisé par la communauté scientifique (Devictor et al. 2008, 2012 ; Savage et Vellend 2015 ; Gaüzère, Princé, et Devictor 2017 ; Becker-Scarpitta, Vissault, et Vellend 2019).

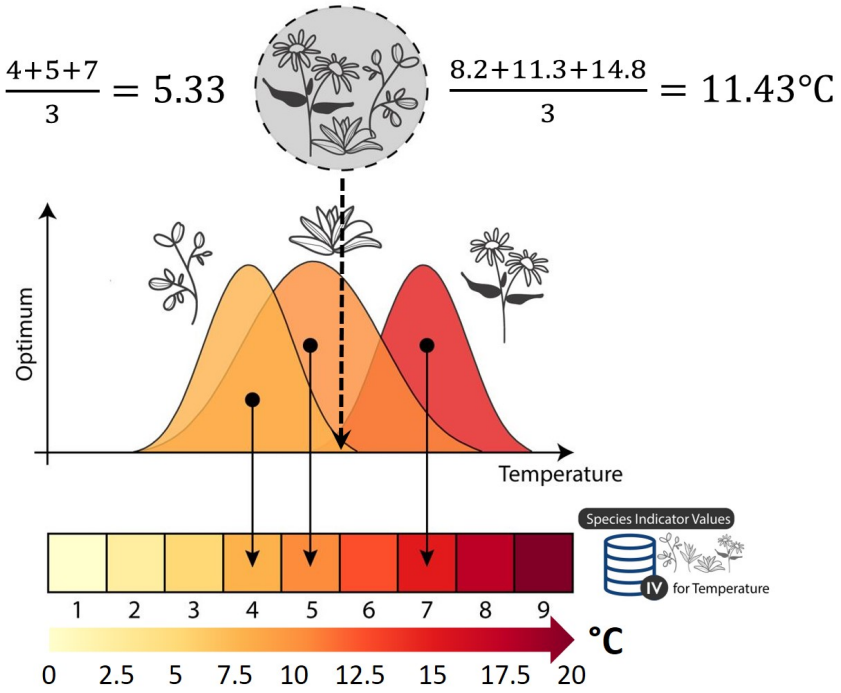

FIGURE 30 – Principe de la bioindication des températures suivant la composition en espèces vasculaires d'une communauté végétale herbacée. Trois espèces fictives sont représentées, chacune ayant une courbe de réponse différente à la température avec un optimum clairement identifié. Les trois optimums sont donnés : soit directement en degré Celsius (°C) soit de manière ordinale le long d'une échelle graduée de 1 à 9 correspondant au système de valeur indicatrice d'Ellenberg. Figure adaptée de Richard et al. (2021) et publiée dans la revue *Global Ecology and Biogeography*.

Encore faut-il, pour calculer le CTI d'une communauté, connaître l'optimum thermique de chaque espèce présente dans la communauté (Figure 30). Pour cela, de nombreux travaux utilisent l'aire de répartition globale de chaque espèce et la superpose à une carte globale des températures moyennes annuelles pour une période de référence donnée – le plus souvent une climatologie longue de 30 ans : 1951-1980 – afin d'en extraire la valeur moyenne ou médiane qui sera ensuite utilisée comme proxy de l'optimum thermique de l'espèce (Devictor et al. 2012 ; De Frenne et al. 2013). Ces cartes de température sont le plus souvent construites à partir de données mesurées par des postes météorologiques classiques, type Météo France, et interpolées à une résolution spatiale plus ou moins grossière (1 km^2 pour la résolution la plus fine), ce qui est le cas pour les cartes de température disponibles via les bases de données WorldClim (Fick et Hijmans 2017) et CHELSA (Karger et al. 2020). Il est également possible d'utiliser un système de valeurs indicatrices, généralement construit à dire d'expert, dans lequel chaque espèce possède une valeur dite indicatrice pour un paramètre donné, comme la température. Ainsi, en écologie végétale, il existe de nombreux systèmes de valeurs indicatrices à dire d'expert, comme le système de valeurs indicatrices d'Ellenberg (Ellenberg et al. 1992) qui, pour la température, ordonne chaque plante vasculaire d'Europe centrale le long d'un gradient de valeurs ordinales allant de 1, pour les espèces les plus cryophiles (cf. qui affectionnent les milieux froids), à 9, pour les espèces les plus thermophiles (cf. qui affectionnent les milieux chauds) (Figure 30).

Cependant, ces indices à dire d'expert sont le plus souvent exprimés en grandeur adimensionnelle, ce qui rend la quantification de la thermophilisation des communautés au cours du temps plus abstraite. Pour palier à cela, il est possible d'utiliser une fonction dite de transfert en recalant la valeur indicatrice moyenne à dire d'expert sur une échelle exprimée en degré Celsius (P14 ; P137). A noter toutefois que la calibration d'une telle fonction de transfert nécessite de disposer d'un jeu de données indépendant pour lequel on dispose à la fois de la composition en espèce de plusieurs communautés et aussi des conditions de températures mesurées à l'endroit où ces espèces cohabitent au sein d'une même communauté (P14). Il est également préférable que ce jeu de données de calibration couvre une gamme de conditions de températures suffisamment large et plus large que la gamme couverte par le jeu de données de prédiction sur lequel on veut appliquer cette fonction de transfert et bioindiquer les températures en degré Celsius.

A défaut de mesures directes et *in-situ* des conditions de température, il est également possible de calibrer la fonction de transfert en utilisant un autre système de valeurs indicatrices basées sur la notion d'optimum thermique qui s'exprime directement en degré Celsius. Récemment, nous avons utilisé cette dernière approche pour bioindiquer les températures au sein des communautés végétales herbacées des 102 placettes du *Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers* (RENECOFOR) qui sont monitorées depuis 1995 avec un inventaire floristique réalisé tous les cinq ans (P137). Dans cette étude, nous avons utilisé les valeurs indicatrices à dire d'expert de Philippe Julve, disponibles via la base CATMINAT, et les valeurs indicatrices de Jean-Claude Gégout qui s'expriment directement en degré Celsius et qui sont disponibles via la base EcoPlant (Gégout et al. 2005). Si la base EcoPlant à le gros avantage de générer des valeurs indicatrices directement en degré Celsius, elle dispose de beaucoup moins d'information en terme d'espèces pour lesquelles des valeurs indicatrices sont connues et disponibles. A l'inverse, la quasi totalité des espèces végétales du jeu de

données RENECOFOR, soit 858 sur 877 (contre seulement 396 sur 877 pour EcoPlant), sont renseignées dans la base CATMINAT par des valeurs indicatrices à dire d'expert : échelle ordinale de 1 à 9. Pour combiner les forces respectives de ces deux bases de valeurs indicatrices et générer des séries temporelles longues de températures bioindiquées en degré Celsius sur la période couverte par le jeu de données RENECOFOR (1995-2015), nous avons au préalable calibré une fonction de transfert entre EcoPlant et CATMINAT sur la base d'un jeu de données totalement indépendant. Au total, 45379 relevés floristiques issues de l'*Institut national de l'information géographique et forestière* (IGN) ont été utilisés pour calibrer une fonction de transfert permettant de passer du système de bioindication CATMINAT, qui est adimensionnel, au système de bioindication EcoPlant (Figure 31), exprimé en degré Celsius. A noter que dans notre cas, la relation entre les deux systèmes de bioindication n'est pas linéaire et que la fiabilité de la fonction de transfert est moins bonne aux deux extrêmes du gradient de température, d'où la nécessité de calibrer la fonction de transfert sur un gradient de température plus large que la gamme couverte par le jeu de donné sur lequel la fonction de transfert sera utilisée.

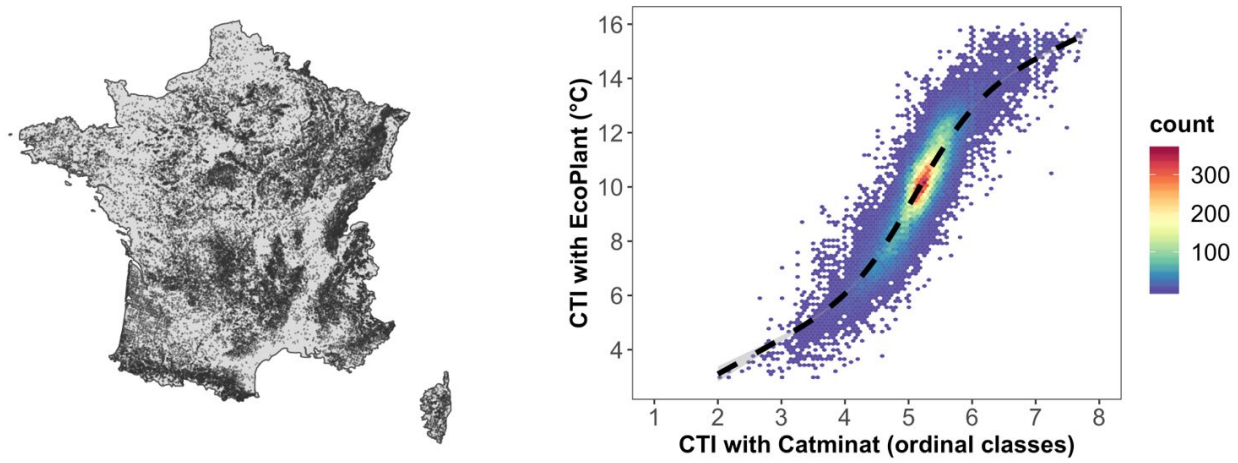

FIGURE 31 – Calibration d'une fonction de transfert entre deux systèmes de bioindication de la température. A gauche, une carte de distribution des 45379 relevés floristiques extraits de la base de l'*Institut national de l'information géographique et forestière* (IGN). A droite, la fonction de transfert obtenu à l'aide d'un modèle additif généralisé (GAM) dont le paramètre de lissage vaut six. Ce modèle explique 72,9% de la déviance totale. Le gradient de couleur à droite donne la densité de relevés floristiques par unité hexagonale d'affichage. Figure adaptée de Richard et al. (2021) et publiée dans la revue *Global Ecology and Biogeography*.

Enfin, pour terminer sur les différentes approches de bioindication de la température à partir de la composition en espèce des communautés, il est possible de calibrer une fonction de transfert sans avoir à utiliser au préalable un système de valeurs indicatrices. En effet, il est possible de s'appuyer directement sur les associations observées au sein de la matrice de données sites × espèces pour estimer la température telle que mesurée sur chaque site. Cette méthode alternative implique, en partie, la régression des moindres carrés partiel ou régression PLS, de l'anglais *Partial Least-Squares regression*. Il s'agit d'un algorithme qui s'appuie à la fois sur l'Analyse en composantes principales (ACP) et sur la régression linéaire. Le but étant

de rechercher des composantes principales, appelées variables latentes, qui soient orthogonales entre elles et qui sont ensuite utilisées dans une régression linéaire comme variables prédictives de la variable réponse : la température du site dans le cas présent. Le gros avantage de la régression PLS est qu'elle permet d'utiliser un très grand nombre de variables explicatives ou prédictives pouvant dépasser le nombre total d'observations et pouvant être très corrélées entre elles. Cette technique est devenue très populaire dans certains champs disciplinaires comme la paléolimnologie dans les années 1990, grâce aux travaux de ter Braak et Juggins (1993) qui ont combiné la régression PLS avec la méthode dite de *Weighted Averaging* (WA) qui consiste à calculer la moyenne des valeurs indicatrices par espèce (cf. plus haut) mais pondérée par l'abondance de chaque espèce dans la communauté. Cette combinaison dite WA-PLS est très utilisée en paléolimnologie pour reconstruire les conditions environnementales du passé à partir de la composition des assemblages d'espèces fossilisées dans les couches sédimentaires prélevées au fond des lacs. Malgré la popularité de la régression WA-PLS en paléolimnologie, cette méthode de bioindication n'avait été que rarement, voir pas du tout, utilisée sur des inventaires plus contemporains d'assemblages d'espèces. Pourtant la régression WA-PLS est tout autant adapté aux relevés les plus contemporains pour mettre en évidence un éventuel processus de thermophilisation des communautés en réponse au réchauffement climatique actuel. C'est exactement l'approche que nous avons utilisé pour suivre la vitesse de thermophilisation des communautés végétales forestières en France (P8). De même que précédemment, pour bien calibrer le modèle, il est nécessaire d'utiliser un jeu de données indépendant qui couvre une gamme suffisamment large de macroclimats divers et variés ainsi qu'une période sufisamment stable sur le plan de l'évolution des températures. Une question demeure toutefois quand à la capacité de cette approche de bioindication qui s'appuie sur les associations entre espèces à gérer les nouveaux assemblages d'espèces non répertoriés pendant la phase de calibration ou d'apprentissage du modèle. Comme pour toute approche de modélisation, il est important de bien connaître les limites du modèle afin de rester dans l'interpolation au sein de la gamme couverte lors de la calibration du modèle et d'éviter toute extrapolation au-delà de la gamme de calibration.

4.1.2 Thermophilisation Des Communautés Végétales des Sous-Bois

Avant même la publication des travaux de Gottfried et al. (2012) sur la thermophilisation des communautés végétales des sommets de montagne en Europe, j'ai participé à la publication d'une étude qui a analysé, pour la première fois, une série temporelle longue (1965-2008) de températures bioindiquées par les communautés végétales des sous-bois des forêts françaises (P8). Bien que nous n'avions pas utilisé, à cette époque, le terme de thermophilisation des communautés, c'est exactement le processus que nous avions étudié dans cette étude en réponse au réchauffement climatique contemporain. Notre étude, publiée à la toute fin de mon post-doctorat au Danemark, est d'ailleurs antérieure aux travaux de Devictor et al. (2012) qui ont publié de manière quasi concomitante une étude sur la thermophilisation des communautés d'oiseaux et de papillons d'Europe, avec des résultats très concordants. Contrairement à Devictor et al. (2012) qui se sont appuyés sur l'approche de bioindication par espèce pour calculer le *Community Temperature Index* (CTI) (Figure 30), nous nous sommes appuyés sur la méthode dite de *Weighted Averaging Partial Least-Squares regression* (WA-PLS) présentée dans la partie précédente.

A l'époque, nous avions calibré un modèle WA-PLS de bioindication de la température restreint à la période 1975-1985 qui est relativement plus stable sur le plan de l'évolution des températures moyennes annuelles par rapport à la période de réchauffement qui suit : de 1986 à 2008 (Figure 32). Pour cette période dite de référence, nous disposions de 2987 relevés floristiques issus de l'*Institut national de l'information géographique et forestière* (IGN), dont 1806 relevés en situation de plaine (cf. altitude inférieure à 500 m) et 1181 relevés en zone de montagne (cf. altitude comprise entre 500 et 2600 m) (Figure 33).

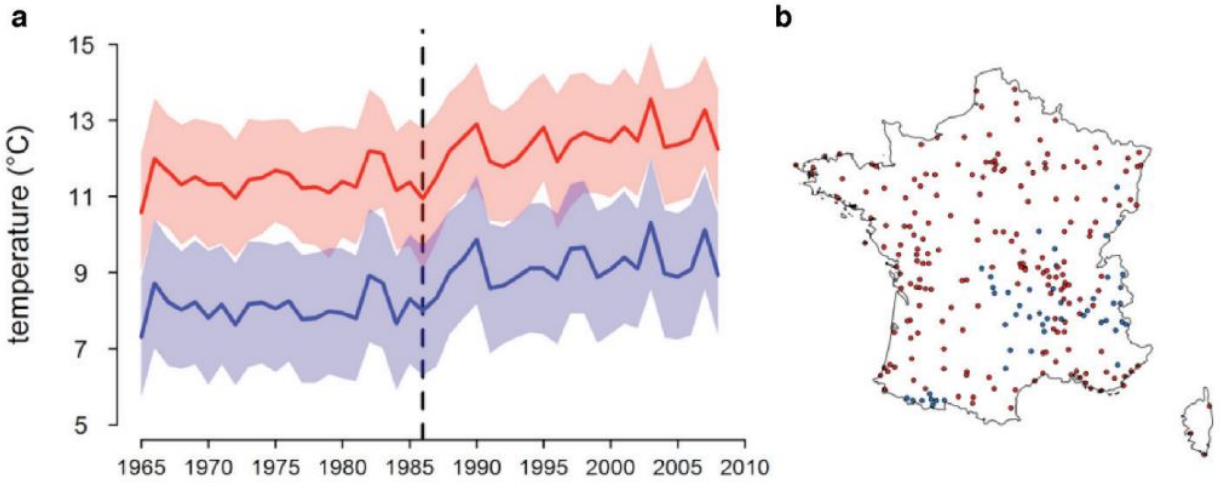

FIGURE 32 – Évolution des températures moyennes annuelles en France sur la période 1965-2008. Le panel de gauche (a) montre l'évolution des températures moyennes annuelles séparément pour les plaines, en rouge, et les montagnes, en bleu. Le panel de droite (b) illustre la distribution des 237 postes météorologiques du réseau Météo France, dont 190 postes en situation de plaine et 47 postes en zone de montagne. Figure extraite de Bertrand et al. (2011) dans la revue *Nature*.

Pour chacun des 2987 relevés floristiques utilisés pour calibrer le modèle WA-PLS, nous disposions également d'une estimation de la température moyenne annuelle pour l'année de réalisation du relevé, obtenue à l'aide d'un modèle climatique plus classique permettant d'interpoler spatialement les données météorologiques mesurées par le réseau national Météo France (Figure 32). Une fois le modèle WA-PLS de bioindication calibré et validé sur un jeu de données totalement indépendant de 5136 relevés floristiques ($R^2 = 0{,}83$), couvrant la même période 1975-1985, le modèle a été utilisé pour prédire les températures bioindiquées sur 76634 relevés floristiques couvrant la période 1965-2008, dont 42703 relevés en situation de plaine et 33931 relevés en zone de montagne (Figure 33).

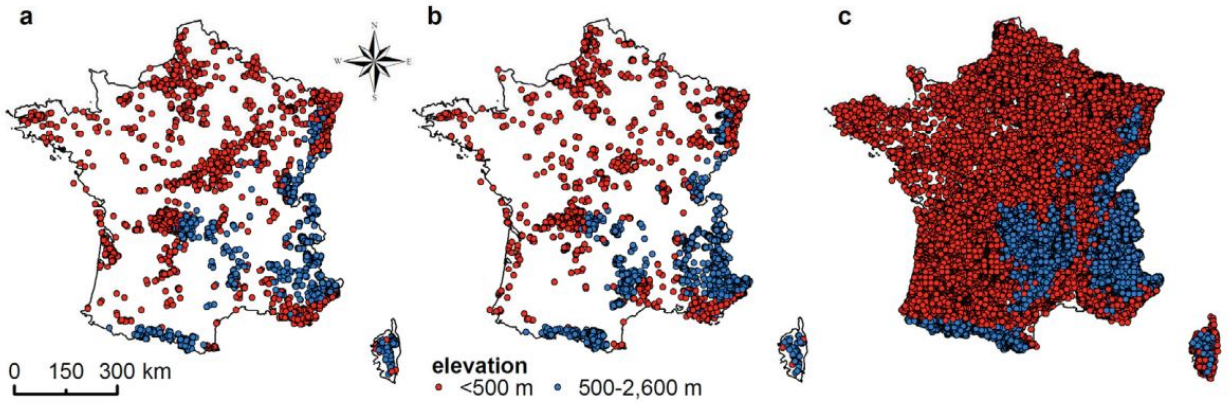

FIGURE 33 – Distribution des relevés floristiques réalisés dans les forêts françaises sur la période 1965-2008. Le panel de gauche (a) donne la distribution des 1806 relevés de plaine, en rouge, et des 1181 relevés de montagne, en bleu, utilisés pour calibrer le modèle pendant la période de référence 1975-1985. Le panel du centre (b) donne la distribution des 4828 relevés de plaine, en rouge, et des 4504 relevés de montagne, en bleue, utilisés pour la bioindication des températures sur la période 1965-1986. Le panel de droite (c) donne la distribution des 37875 relevés de plaine, en rouge, et des 29427 relevés de montagne, en bleue, utilisés pour la bioindication des températures sur la période 1987-2008. Figure extraite de Bertrand et al. (2011) dans la revue *Nature*.

Les prédictions du modèle WA-PLS sur la période antérieure à la phase de réchauffement des températures moyennes annuelles en France, entre 1965 et 1986, montrent que les températures bioindiquées par les communautés végétales des sous-bois français suivent les tendances données par les prédictions du modèle climatique qui a servi à interpoler les données issues des postes météorologiques, sans s'en écarter de manière significative (Figure 34). Cela permet de valider la qualité du modèle WA-PLS utilisé pour prédire les températures moyennes annuelles à l'aide de la composition des communautés végétales vasculaires des sous-bois. Sur la période suivante, de 1987 à 2008, les prédictions montrent que les températures bioindiquées ont augmenté significativement de +0,54°C en zone de montagne, mais ce réchauffement est significativement moins important que l'ampleur du réchauffement tel que prédit par le modèle climatique : +1,07°C. Dans les forêts de plaine, les températures bioindiquées n'ont pas augmenté de manière significative, +0,02°C, entre 1965-1986 et 1987-2008, tandis que les postes météorologiques de plaine ont enregistré une

augmentation moyenne des températures moyennes annuelles de +1,11°C. Par conséquent, un écart s'est creusé, surtout en plaine, entre les températures interpolées par le modèle climatique classique et les températures bioindiquées par la flore des sous-bois (Figure 34), suggérant une dette dite climatique et des dynamiques de retards dans la réponse des communautés végétales forestières au réchauffement global des températures. L'ampleur de cette dette climatique est 3,1 fois supérieure dans les forêts de plaine avec un retard de thermophilisation de 1,29°C en moyenne, contre seulement 0,42°C de retard de thermophilisation pour les communautés végétales des sous-bois de montagne. Dans la partie suivante, je m'attarde sur l'importance et sur les facteurs pouvant expliquer ces dynamiques de retards dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers en réponse aux changements climatiques.

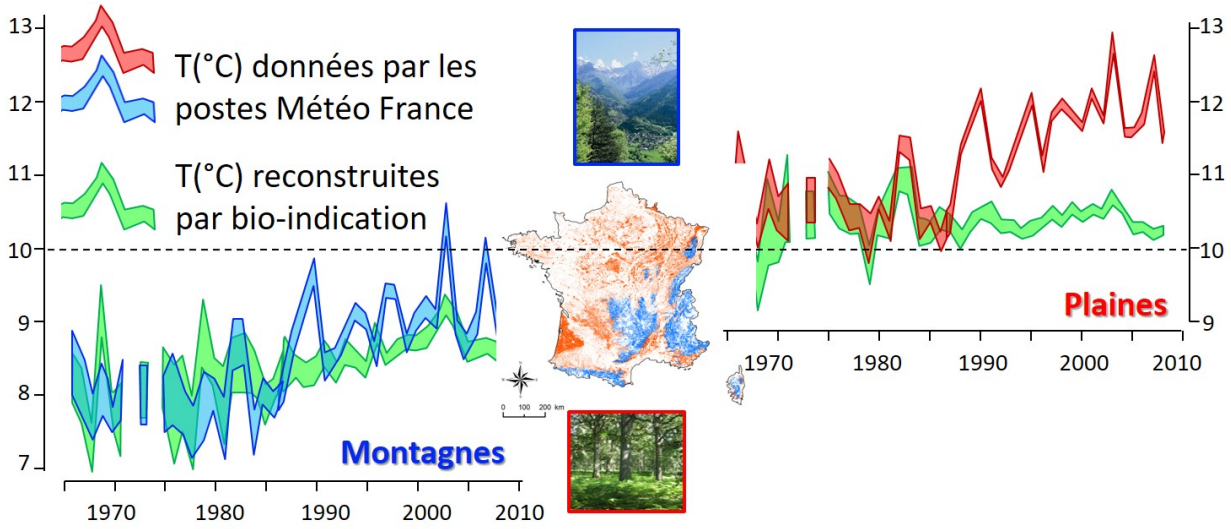

FIGURE 34 – Comparaison des tendances d'évolution des températures moyennes annuelles en France au cours de la période 1965-2008 entre températures bioindiquées par la composition des communautés végétales forestières (en vert) et températures interpolées par un modèle climatique qui s'appuie sur les données issues des postes météorologiques du réseau Météo-France (en rouge pour les zones de plaine dont l'altitude est inférieure à 500 m et en bleu pour les zones de montagne comprises entre 500 et 2600 m d'altitude). L'épaisseur des courbes correspond au résultat des 1000 tirages aléatoires réalisés sur l'ensemble des relevés floristiques disponibles au cours de la période, ceci afin d'atténuer d'éventuels biais liés à la variation interannuelle de l'effort d'échantillonnage. L'absence de prédictions pour les années 1972 et 1974 est liée à une non convergence du tirage aléatoire utilisé pour équilibrer l'effort d'échantillonnage au cours du temps. La carte de la France, au centre, donne la distribution spatiale des relevés floristiques utilisés en zones de plaine (en rouge) et de montagne (en bleu). Figure extraite de Bertrand et al. (2011) dans la revue *Nature*.

4.2 Dette Climatique et Dynamiques de Retards

Entre 1987 et 2008, le réchauffement climatique a induit une augmentation de plus de 1°C des températures moyennes annuelles en France (Figure 32). Pour survivre, certaines espèces animales et végétales ont déjà migré vers les sommets des montagnes en suivant le glissement des isothermes (P1 ; P147). Cependant, la plupart des espèces animales et végétales ont pris du retard sur la vitesse de glissement des isothermes en altitude (P147) et ce retard est encore plus flagrant en situation de plaine (P8 ; P39). L'ampleur du retard peut même s'exprimer directement en degré Celsius, sous forme d'une "dette climatique", par simple différence entre la vitesse de thermophilisation des communautés et la vitesse d'augmentation des températures telle que mesurée par les postes météorologiques ou estimée par les modèles climatiques (Figure 35). Dans ce sous-chapitre, je présente plusieurs travaux sur les facteurs potentiellement responsables de cette dette.

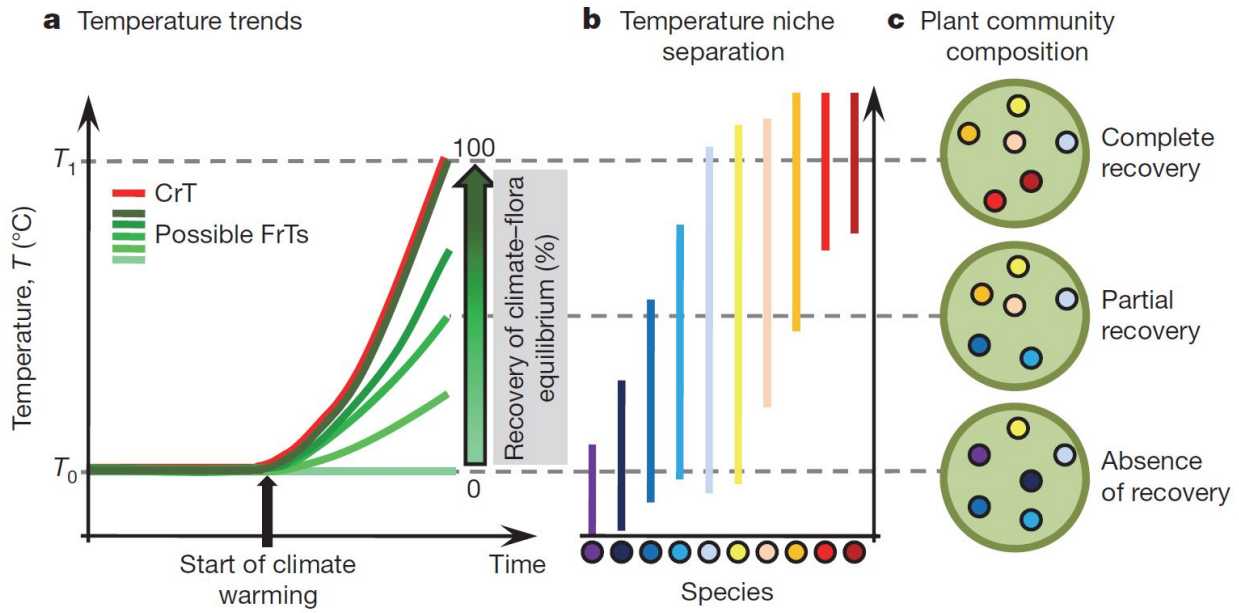

FIGURE 35 – Schématisation de la notion de dette climatique des communautés végétales des sous-bois ou déséquilibre climat-flore. Augmentation des températures au cours du temps telles que mesurées par les climatologues (en rouge) versus telles que bioindiquées par la flore des sous-bois (en dégradé de vert) (a) en fonction de la tolérance thermique des espèces (b) et de la composition en espèces des communautés végétales des sous-bois (c). Les courbes en dégradé de vert schématisent différentes dynamiques de thermophilisation des communautés végétales des sous-bois avec différents niveaux de recouvrement de la dette climatique ou différents niveaux de recouvrement du déséquilibre climat-flore. Les pastilles de couleurs schématisent différentes espèces végétales qui co-occurrent au sein d'une communauté végétale fictive (disques verts composés de différents assemblages d'espèces au cours du temps et suivant le degré de recouvrement de la dette climatique). Chaque espèce présente une tolérance thermique différente donnée par la largeur de la barre verticale de couleur identique à l'identité de l'espèce. Figure extraite de Bertrand et al. (2011) dans la revue *Nature*.

4.2.1 Les Déterminants de la Dette Climatique

Suite à la publication, en 2011, de nos travaux sur les retards de réponses des communautés végétales de sous-bois vis-à-vis des changements climatiques (P8), j'ai tenté d'explorer à maintes reprises, avec l'aide de plusieurs équipes de recherche et de collègues, différentes pistes de mécanismes potentiellement en cause (P39 ; P103 ; P137).

Tout a plus ou moins commencé avec la soumission à la revue *Nature* d'une lettre de réponse à un commentaire sur notre article de 2011 (P8). Les échanges ont été nombreux et finalement le commentaire et notre réponse n'ont pas vu le jour dans la revue *Nature* mais ils ont donné lieu à deux publications indépendantes dans deux autres revues scientifiques distinctes : les *Proceedings of the National Academy of Sciences* (PNAS) (De Frenne et al. 2013) et *Nature Communications* (P39). Un point important déjà soulevé en 2011 par Pieter De Frenne et son équipe, à la suite de la publication de nos travaux sur la dette climatique, était de dire que les processus microclimatiques en forêt pouvaient modérer les réponses des communautés végétales de sous-bois vis-à-vis des changements climatiques et donc expliquer une partie de la dette climatique que nous avions observé (De Frenne et al. 2013). L'influence des processus microclimatiques dans les dynamiques de retard de réponse du vivant en contexte de réchauffement macroclimatique fera d'ailleurs tout l'objet du chapitre 3. Mais avant cela, pour tenter d'expliquer les variations observées dans l'étendue de la dette climatique des communautés végétales des sous-bois français, nous avons testé le pouvoir explicatif de 23 processus écologiques différents, incluant certains processus microclimatiques, pouvant avoir un impact sur la dynamique de réponse des espèces végétales forestières vis-à-vis des changements climatiques. Ces différents processus impliquent à la fois des facteurs extrinsèques liés à des contraintes environnementales mais aussi des facteurs intrinsèques liés à la capacité de migration et de résistance des espèces. Pour réaliser cette analyse, nous avons commencé par spatialiser l'ampleur de la dette climatique au sein des forêts françaises (Figure 36).

Les résultats de cette analyse ont montré que le facteur le plus explicatif (27,3%) de la dette climatique observée dans les communautés végétales des sous-bois français est la température moyenne annuelle pendant la période de référence (1965-1986), de sorte que la dette climatique est amplifiée lorsque les conditions climatiques sont initialement plus chaudes. Ce phénomène est d'ailleurs bien visible sur la carte de la Figure 36 avec le cas des forêts du sud et du sud-ouest de la France. Cependant, avant d'interpréter ce phénomène comme un processus écologique qui viserait à dire que la dette climatique est plus importante en contexte climatique chaud, il est important de considérer qu'il s'agit ici d'un éventuel effet de régression vers la moyenne. En effet, lors de la calibration du modèle de bioindication des températures, les contextes climatiques situés aux extrémités froides et chaudes du gradient de température couvert par le jeu de données de calibration sont, statistiquement, moins bien représentées. Par conséquent, le modèle aura tendance à bioindiquer des températures moins extrêmes que celles réellement observées dans les conditions les plus extrêmes : le modèle tire les prédictions vers les conditions moyennes. C'est le phénomène de régression vers la moyenne. Donc, les différences entre les températures telles que mesurées par les climatologues ($T°C_{clim}$) et les températures bioindiquées par la flore ($T°C_{flo}$) auront plus de chance d'être importantes et positives pour les extrêmes chauds (cf. dette climatique positive : $T°C_{clim}$ - $T°C_{flo} > 0$) et inversement pour les extrêmes froids.

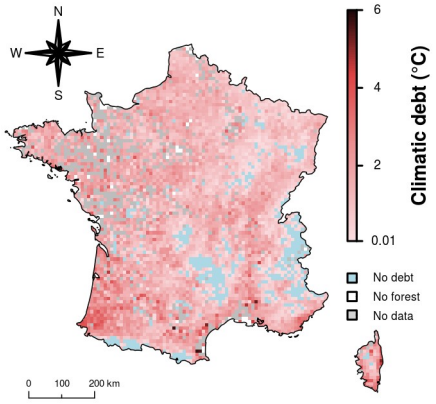

FIGURE 36 – Carte de la dette climatique de la végétation forestière française de sous-bois par unité spatiale de 10 km de résolution au cours de la période 1987-2008. Plus la couleur tend vers le rouge foncé, plus la dette climatique, exprimée en degré Celsius, est importante. Les résultats de cette carte sont basés sur le modèle de bioindication des températures de Bertrand et al. (2011) et publié dans la revue *Nature*. Figure extraite de Bertrand et al. (2016) dans la revue *Nature Communications*.

Le second facteur favorisant une augmentation de la dette climatique des communautés végétales de sous-bois est la capacité, sous-estimée jusqu'ici, des plantes à tolérer les variations du climat ; ce qui leur permet de survivre dans un lieu où les conditions climatiques ne sont plus optimales. Plus l'espèce a une tolérance climatique élevée, soit vis-à-vis du stress thermique ou hydrique, et plus elle est capable de persister localement sans avoir besoin de migrer en contexte climatique plus chaud et plus sec. C'est un résultat important de cette étude sur les déterminants de la dette climatique car jusque-là, la plupart des études avaient suggéré une migration rapide des espèces vers le nord en latitude ou vers les sommets des montagnes en altitude (Parmesan et Yohe 2003 ; I.-C. Chen, Hill, Ohlemüller, et al. 2011 ; Poloczanska et al. 2013). Avec cette étude, nous avons montré que cette vision simplifiée d'une migration rapide et unidirectionnelle n'est pas nécessairement valable pour les espèces végétales des écosystèmes forestiers. Les plantes herbacées forestières semblent persister plus qu'elles ne migrent en réponse aux changements climatiques, surtout en contexte de plaine. Ces résultats observés à l'échelle "communauté" corroborent mes travaux à l'échelle "espèce" présentés dans le chapitre 1.

Ce n'est qu'en troisième position qu'arrive l'exposition au réchauffement climatique pour expliquer l'ampleur de la dette climatique, de sorte que plus l'exposition au réchauffement est importante et plus la dette climatique à tendance à augmenter. Pour ce qui est des processus microclimatiques testés dans cette étude, ils n'ont qu'un faible pouvoir explicatif sur la dette climatique contrairement à ce qui a été montré dans les travaux de De Frenne et al. (2013). A noter toutefois que le faible pouvoir explicatif des processus microclimatiques dans cette analyse des facteurs potentiellement responsables de la dette climatique pourrait être lié à la résolution spatiale relativement grossière qui est utilisée ici (cf. Figure 36) vis-à-vis des échelles spatio-temporelles qu'impliquent les microclimats forestiers (cf. chapitre 3).

4.2.2 Les Déterminants Locaux et Proximaux

Dans une étude plus récente (P137), nous avons creusé la question des facteurs plus locaux et proximaux pouvant expliquer la dette climatique des communautés végétales de sous-bois. Nous nous sommes notamment intéressés aux conditions structurelles des peuplements forestiers qui sont sous-jacentes aux processus microclimatiques en forêt (cf. chapitre 3). Pour cela, j'ai collaboré très étroitement avec l'*Office national des forêts* (ONF) dans le cadre d'un projet entièrement financé par l'ONF et co-piloté avec Manuel Nicolas, responsable ONF du *Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers* (RENECOFOR) sur lequel nous nous sommes appuyés. Le projet a notamment financé le post-doctorat de Benoît Richard que j'ai encadré pendant 18 mois pour valoriser les données vraiment uniques issues des séries temporelles de suivie du réseau RENECOFOR.

Le réseau RENECOFOR comprend 102 placettes permanentes disposées un peu partout sur le territoire national (Figure 37). Ces placettes ont été sélectionnées pour être représentatives de la forêt de production française et sont monitorées depuis 1995. Parmi les mesures de suivi, un inventaire floristique est réalisé tous les cinq ans sur huit bandes floristiques de 50 m de long et 2 m de large, dont quatre bandes disposées à l'intérieur de l'enclos et quatre bandes disposées à l'extérieur de l'enclos (Figure 37), ceci afin de tester l'effet de l'herbivorie par les ongulés. La force de ce dispositif de suivi à long terme est que chaque bande floristique est matérialisée de manière permanente par des bornes métalliques, du type bornes géodésiques, ancrées dans le sol, ce qui permet d'être certain de la relocalisation des bandes au fil du temps. Parmi les 102 placettes du réseau, nous avons restreint nos analyses sur 44 placettes pour lesquelles toutes les séries temporelles de suivie de la composition des bandes floristiques étaient complètes. Certaines bandes floristiques sont même suivies annuellement pour huit des 44 placettes retenues (Figure 37), permettant d'affiner le suivi des tendances temporelles.

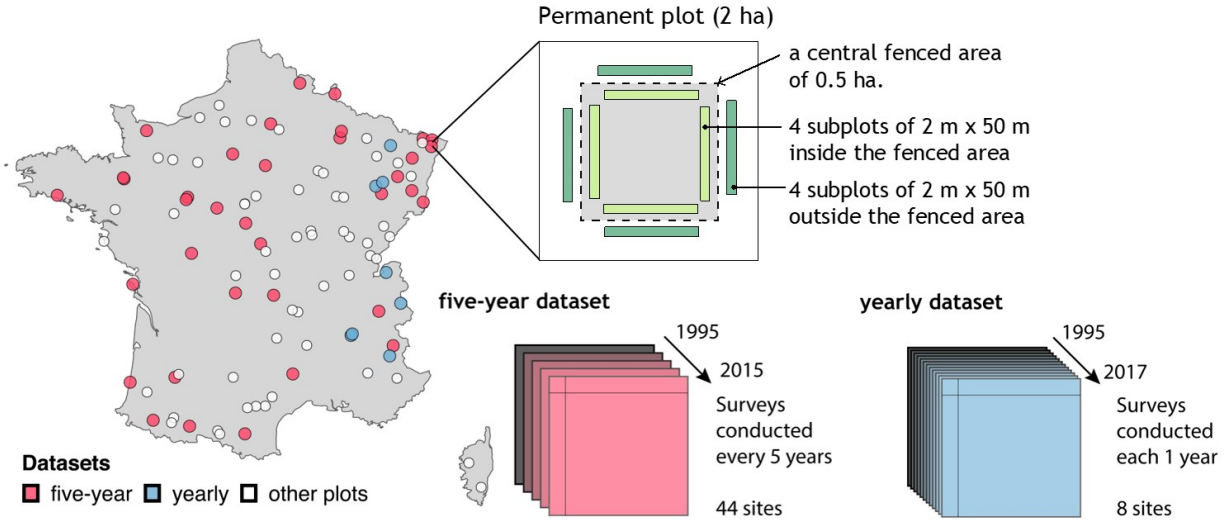

FIGURE 37 – Présentation du dispositif de suivi de la flore forestière au sein du *Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers* (RENECOFOR). Figure extraite de Richard et al. (2021) dans la revue *Global Ecology and Biogeography*.

A partir de la composition en espèce vasculaires des communautés végétales de sous-bois, nous avons calculé un indice de thermophilisation des communautés en suivant l'approche plus simple du *Community Temperature Index* (CTI) (Figure 30) couplée à une fonction de transfert présentée plus haut (Figure 31) et qui permet de passer d'un CTI adimensionnel à dire d'expert à une valeur de CTI exprimée en degré Celsius. A partir de là, nous avons comparé les series temporelles de CTI bioindiqué par les communautés végétales de sous-bois avec des séries temporelles de la température moyenne annuelle telle que mesurée par des postes météorologiques situés hors-couvert forestier mais à proximité des peuplements forestiers étudiés. Que ce soit au niveau du suivi annuel ou tous les cinq ans, nos résultats ont montré que les communautés végétales se thermophilisent au cours du temps mais beaucoup moins rapidement que la vitesse de réchauffement des températures telle qu'elle est estimée par les climatologues, de telle sorte que l'écart entre les deux (cf. la dette climatique) se creuse au cours du temps (Figure 38).

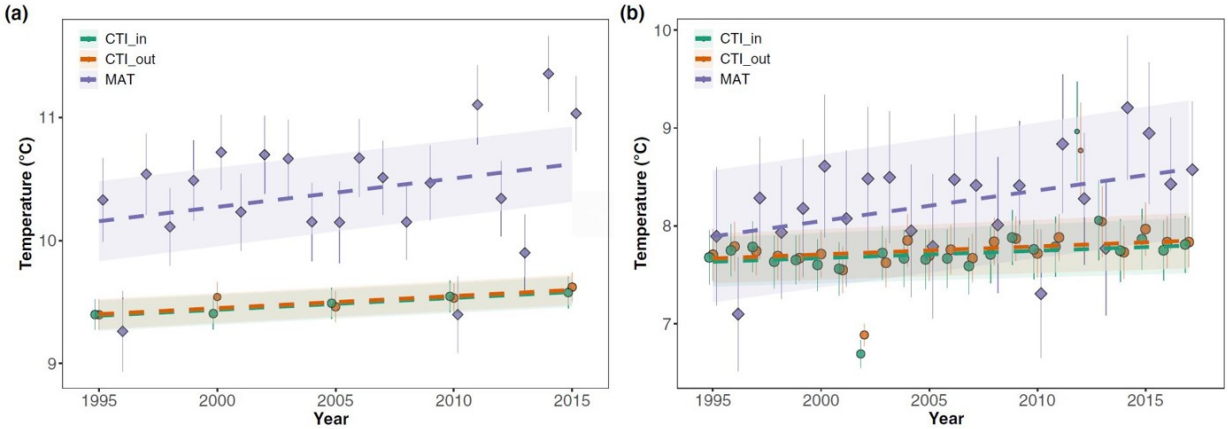

FIGURE 38 – Évolution de l'indice de thermophilisation (CTI) des communautés végétales de sous-bois et de la température moyenne annuelle (MAT) sur la période 1995-2017. Sont affichés ici les résultats pour l'ensemble des 44 placettes suivies tous les cinq ans (a) ou sur le sous-ensemble de huit placettes suivies annuellement (b). L'évolution du CTI est indiquée à l'intérieur (in) et à l'extérieur (out) de l'enclos. Chaque symbole représente le CTI moyen et son erreur standard associé (cf. barre d'erreur) sur l'ensemble des bandes floristiques étudiées. Les courbes de tendances sont indiquées en pointillées et représentées avec les erreurs standards associées (cf. ruban de couleur). Figure extraite de Richard et al. (2021) dans la revue *Global Ecology and Biogeography*.

Pour chaque placette RENECOFOR, nous disposions également d'informations très précises sur la nature et la structure du peuplement mais aussi et surtout sur l'historique de gestion et d'évolution du peuplement. Chaque placette est décrite en terme de composition en essence, d'âge des arbres, de surface terrière et de nombre de perturbations, qu'elles soient d'origines humaines (p.ex. interventions sylvicoles du type éclaircies de peuplement) ou naturelles (p.ex. dégâts de tempêtes). L'ensemble de ces informations ainsi que l'effet enclos-exclos, nous a permis de tester un grand nombre de facteurs locaux impliquant la pression d'herbivorie, la structure du peuplement et l'historique des perturbations sur l'évolution de la dette climatique (cf. MAT – CTI) des communautés végétales de sous-bois au cours de la période

de réchauffement climatique 1995-2017. En plus de ces variables locales ou proximales que nous avons utilisées pour expliquer l'ampleur de la dette climatique, nous avons intégré, en tant que covariables dans nos modèles, l'année de réalisation des inventaires ainsi que les conditions de températures moyennes annuelles sur la période de référence 1961-1990. Ces deux covariables ont été intégrées à nos modèles pour tenir compte (i) de l'amplification temporelle de la dette qui est bien visible sur la Figure 38 mais aussi (ii) d'un éventuel effet de régression vers la moyenne comme discuté dans la sous-partie précédente en lien avec l'étude P39. En effet, l'approche CTI utilisée ici souffre du même biais potentiel qui est de sous-estimer les températures bioindiquées par les espèces végétales dans les contextes les plus extrêmes de la gamme de températures couverte lors de la calibration de la fonction de transfert. En conséquence, une sous-estimation de la température bioindiquée dans les contextes les plus chauds pourrait expliquer une dette climatique plus élevée et positive dans ces contextes, d'où l'importance de tenir compte du contexte climatique initial lors de l'analyse des déterminants de la dette climatique. Enfin, pour tenir compte de la structure longitudinale des données (cf. appariement des bandes floristiques dans le temps : la même bande floristique est revisitée plusieurs fois au cours du temps), un modèle linéaire à effets mixtes a été utilisé afin d'expliquer la variabilité de la dette climatique observée dans les bandes floristiques du réseau RENECOFOR. En plus des variables utilisées en effets fixes (c.a.d. année de l'inventaire, température moyenne annuelle pendant la période de référence 1961-1990, âge du peuplement en 1995, surface terrière pendant l'année de l'inventaire, dominance des essences feuillues *vs.* résineuses, enclos *vs.* exclos, nombre cumulé de perturbations d'origines naturelles pendant l'année de l'inventaire, nombre cumulé de perturbations d'origines humaines pendant l'année de l'inventaire et antériorité de la dernière perturbation en date pendant l'année de l'inventaire), l'identifiant de la bande floristique a été utilisé en effet aléatoire pouvant modifier le coefficient de pente (cf. *random slope*) de la variable année de l'inventaire utilisée en effet fixe.

Les résultats de cette analyse plus poussée sur les déterminants locaux de la dette climatique des communautés végétales de sous-bois en France confirme un accroissement de la dette au cours du temps avec un effet positif significatif de l'année d'inventaire des bandes floristiques (Figure 39). Bien que l'idée d'une dette climatique grandissante au sein des communautés végétales de sous-bois à mesure que le climat global se réchauffe n'est pas nouvelle (P8), c'est la première étude qui montre l'ampleur et la significativité de ce phénomène sur un réseau de placettes permanentes. Plus important, nos résultats montrent que la structure du peuplement et l'historique des perturbations locales sont des facteurs clés qui modulent la dette climatique des communautés végétales de sous-bois avec des effets d'amplifications (âge du peuplement et surface terrière) et d'atténuations de la dette (nombre cumulé de perturbations d'origines anthropiques et antériorité de la dernière perturbation). Ces effets sont très cohérents et corroborent les résultats antérieurs publiés dans la littérature scientifique (Stevens et al. 2015 ; Brice et al. 2019). Par exemple, l'atténuation de la dette climatique sous l'effet des perturbations d'origines anthropiques suggère une thermophilisation rapide des communautés végétales du sous-bois suite à une ouverture brutale du couvert. Les trouées forestières générées par les pratiques sylvicoles favorisent l'émergence d'espèces de lumière plus thermophiles, comme la ronce des bois (*Rubus fructicosus agg.*), qui sont déjà présentes dans la banque de graines du sol. A l'inverse, la fermeture et la densification du peuplement par augmentation

de la surface terrière engendre une nette amplification de la dette climatique suggérant une augmentation de la proportion en espèces forestières spécialistes qui bioindiquent des conditions plus fraîches, faisant ainsi chuter l'indice de thermophilisation des communautés végétales du sous-bois. Ces deux dynamiques antagonistes impliquent, de manière sous-jacente, des processus microclimatiques de réchauffement et de refroidissement du sous-étage en fonction de l'évolution du couvert forestier sous l'effet de la gestion. A noter que la pression d'herbivorie ainsi que la nature des essences dominantes du peuplement (cf. feuillus *vs.* résineux) n'ont pas d'effet significatif sur l'ampleur de la dette climatique. Par contre, on retrouve bien l'effet positif et très important du contexte climatique de référence sur l'amplitude de la dette, avec une dette plus importante dans les contextes les plus chauds sur le gradient macroclimatique couvert par l'étude (cf. au sud de la France ou à basse altitude). Néanmoins, ce phénomène est à interpréter avec précaution (cf. régression vers la moyenne).

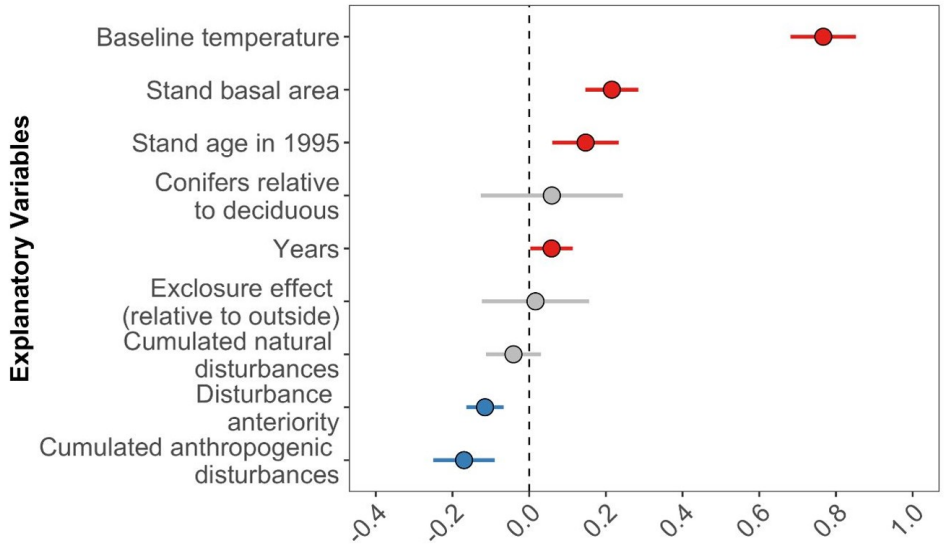

FIGURE 39 – Effet des variables proximales impliquant la pression d'herbivorie (*Exclosure effect*), la structure du peuplement (*Stand age in 1995*, *Stand basal area*, *Conifers relative to deciduous*) et l'historique des perturbations (*Cumulated natural disturbances*, *Cumulated anthropogenic disturbances*, *Disturbance anteriority*) sur l'évolution de la dette climatique des communautés végétales de sous-bois en France au cours de la période de réchauffement 1995-2017. Les covariables de l'année de réalisation de l'inventaire (*Years*) et de température moyenne annuelle pendant la période de référence 1961-1990 (*Baseline temperature*) ont été ajoutées pour tenir compte de l'amplification de la dette climatique au cours du temps et d'un éventuel effet de régression vers la moyenne. Les variables amplifiant et réduisant la dette climatique sont indiquées en rouge et bleu, respectivement. Les variables en gris n'ont pas d'effet significatif sur l'ampleur de la dette. Les barres horizontales donnent l'intervalle de confiance à 95% autour de la taille de l'effet. Toutes les variables ont été standardisées pour permettre de comparer la taille des effets. Les résultats présentés sur cette figure concernent les 44 placettes qui sont suivies tous les cinq ans mais les résultats sont quasi identiques pour le sous-ensemble de huit placettes suivies annuellement. Figure extraite de Richard et al. (2021) dans la revue *Global Ecology and Biogeography*.

4.2.3 Une Dette Macroclimatique plus qu'une Dette Climatique

Pour terminer sur les dynamiques de retards de réponses et sur la notion de dette climatique des communautés végétales en sous-bois, j'aimerais évoquer les résultats d'une étude à laquelle j'ai activement participé (P103) et qui a fait la couverture de la revue (Figure 40).

FIGURE 40 – Couverture de *Science*. Photo de Julian Stratenschulte.

Cette étude illustre bien l'importance des facteurs locaux liés à la structure des peuplements forestiers et l'historique de la gestion, évoqués dans la partie précédente, sur les dynamiques temporelles d'évolution du microclimat sous-couvert forestier et de l'impact que cela peut avoir

sur le processus de thermophilisation des communautés végétales en réponse au réchauffement global des températures. En nous appuyant sur un large réseau de placettes semi-permanentes de suivie de la flore forestière en Europe (Figure 41), placettes issues de la base **forestREplot** et dont certaines ont été équipées de capteurs de température, nous avons retracé l'historique d'évolution des températures de l'air, telles que ressenties par les organismes vivant sous le couvert forestier. Pour cela, nous avons calibré un modèle de la différence de température maximale de l'air sous-couvert *vs.* hors-couvert forestier, au cours de la période de végétation, en fonction du cumul des couverts des strates de végétation qui composent la canopée forestière (cf. arbustive basse, arbustive haute et arborée). De cette façon, la métrique de couvert cumulé utilisée pour décrire le degré d'ouverture ou de fermeture du peuplement peut dépasser les 100%. Ce modèle a ensuite été utilisé pour prédire la température maximale de l'air sous-couvert à la fois pour l'année de l'inventaire floristique initial (cf. historique) ainsi que pour l'année du passage le plus récent (cf. contemporain), sachant que pour chaque inventaire on dispose de l'information du pourcentage de couvert végétal cumulé et de la température hors-couvert forestier. La différence de température maximale prédite entre les deux passages a ensuite été divisée par le nombre d'années entre les deux inventaires floristiques et multipliée par dix pour être exprimée en degré Celsius par décennie. Cette métrique donne ainsi l'exposition aux changements des températures maximales de l'air sous-couvert forestier, que nous avons ensuite comparé à l'exposition aux changements des températures maximales de l'air ambiant hors-couvert forestier, c.a.d. comme cela a été mesuré par des postes météorologiques classiques (Figure 41). Sur le panel C de la Figure 41, on peut notamment voir que la variabilité dans les changements de températures maximales est 45% plus grande sous-couvert (microclimat : de –0,32 à +1,36°C/décennie) qu'hors-couvert forestier (macroclimat : de –0,08 à +1,08°C/décennie) mais que la moyenne du réchauffement est équivalente sous-couvert (microclimat : 0,40 ± 0,04°C/décennie) et hors-couvert forestier (macroclimate : 0,38 ± 0,03°C/décennie). Cette variabilité plus forte sous-couvert forestier est liée aux fluctuations importantes du couvert au cours du temps : de -110% à +113%.

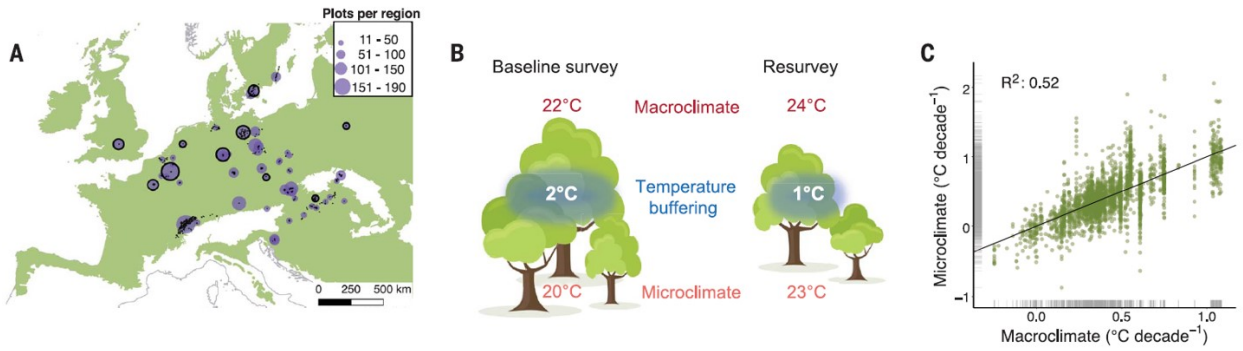

FIGURE 41 – Répartition spatiale des placettes forestières semi-permanentes utilisées (A) pour retracer, en fonction du degré d'ouverture ou de fermeture du couvert au cours du temps (B), l'évolution des conditions de températures maximales de l'air sous-couvert forestier (microclimat) en fonction des changements de températures tels qu'ils sont mesurés hors-couvert forestier par les postes météorologiques (macroclimat) (C). Figure extraite de Zellweger et al. (2020) dans la revue *Science*.

En parallèle, nous avons également calculé la vitesse de thermophilisation des communautés végétales en sous-bois entre l'inventaire historique et l'inventaire plus contemporain. Pour cela nous avons utilisé l'approche du *Community Temperature Index* (CTI) basée sur des valeurs indicatrices de température par espèce mais directement exprimée en degré Celsius. Ces valeurs indicatrices ont été obtenues en utilisant les cartes de répartition biogéographique de chaque espèce pour en calculer une moyenne des conditions de températures maximales de l'air sur l'ensemble de l'aire de répartition. Les vitesses de thermophilisation résultantes varient de –0,84 à 1,05°C/décennie, avec une moyenne de 0,01 ± 0,01°C/décennie. En analysant le lien entre vitesse de thermophilisation des communautés végétales en sous-bois et les taux de changements des températures maximales sous-couvert et hors-couvert forestier, nous avons montré une corrélation positive bien plus nette de la vitesse de thermophilisation des communautés avec la vitesse de changement des températures maximales sous-couvert forestier (Figure 42).

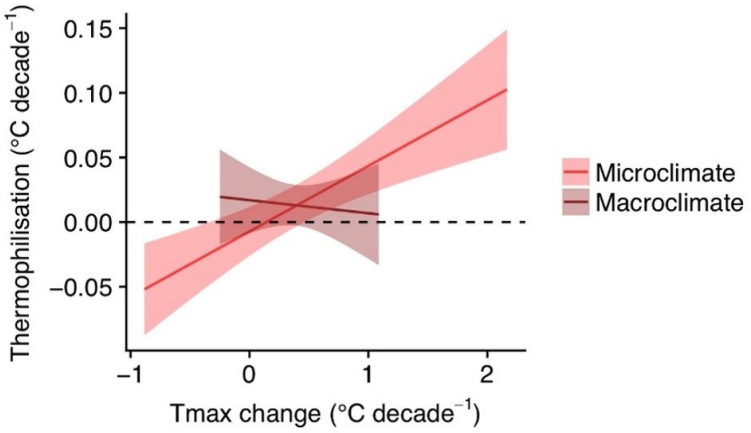

FIGURE 42 – Relations entre vitesse de thermophilisation des communautés végétales en sous-bois et les taux de changements des températures maximales sous-couvert (cf. microclimat) et hors-couvert (cf. macroclimat) forestier. Figure extraite de Zellweger et al. (2020) dans la revue *Science*.

Par conséquent, la vitesse de thermophilisation des communautés végétales en sous-bois sur les décennies les plus récentes et les plus chaudes semble totalement découplée des fluctuations du macroclimat hors-couvert forestier. En revanche, le couplage avec l'évolution des températures maximales de l'air sous-couvert est fort et suggère l'importance des processus microclimatiques à la suite d'un gain (afforestation, régénération) ou d'une perte (coupe rase, éclaircie, feux) du couvert végétal. Ce résultat majeur et novateur met en lumière la capacité de la canopée forestière à moduler la dynamique temporelle des conditions microclimatiques dans nos sous-bois jusqu'à compenser la dynamique de réchauffement du macroclimat en contexte de fermeture et de densification du couvert, donnant l'impression d'une dette climatique grandissante. Néanmoins, une ouverture brutale du couvert arboré, par suppression de la canopée forestière suite à une perturbation anthropique (p.ex. éclaircies trop brutales, coupes de régénération) ou naturelle (p.ex. tempêtes, incendies, épisodes de sécheresse répétés), engendrera une augmentation rapide des températures maximales telles que ressenties par les communautés végétales du sous-bois avec une réponse quasi immédiate de thermophilisation

trés rapide des communautés végétales en sous-bois et par conséquent une atténuation de la dette climatique. Cette rapidité de la réponse des communautés végétales de sous-bois vis-à-vis de ces facteurs de forçages d'origines anthropiques peut sembler contradictoire avec l'idée que l'on se fait d'une certaine inertie des écosystèmes forestiers. En effet, comme la plupart des organismes sessiles, les plantes vasculaires doivent se reproduire pour disperser la génération suivante et ainsi "se déplacer", ce qui nécessite beaucoup de temps pouvant engendrer des dynamiques de retards et une certaine inertie du système, d'autant plus si les capacités de dispersion des espèces sont faibles, comme c'est le cas de beaucoup d'espèces végétales forestières. Cependant, il ne faut pas négliger la capacité qu'on les espèces végétales à stocker, au fil du temps, leurs graines dans les sols. Ces graines peuvent parfois survivre à l'état de dormance, dans les couches superficielles du sol, pendant plusieurs années ou décennies, voir même pendant plus de 100 ans pour certaines espèces, dont celles issues de la fameuse expérience du botaniste William J. Beal initiée à l'automne 1879 (Kivilaan et Bandurski 1981 ; Telewski et Zeevaart 2002). Cette expérience inédite a consisté à enterrer, en 1879, 20 bouteilles scellées contenant du sable humidifié et un mélange identique de graines de plusieurs espèces vasculaires. Tous les 5 ans au cours des 40 premières années, une bouteille était déterrée pour tester la germination des graines, puis tous les 10 ans jusqu'en 1980, à l'occasion des 100 ans de l'expérimentation (Kivilaan et Bandurski 1981). En 1980, alors qu'il ne restait que 6 bouteilles sur les 20 enterrées, la période a été étendue à 20 ans. La 16ème bouteille a été déterrée en 2020 et la prochaine des 4 bouteilles restantes sera déterrée en 2040. A chaque fois, plusieurs des graines ont germé, comme ce fût le cas en 2021 pour 23 graines de molène blattaire (*Verbascum blattaria*) (Telewski et Zeevaart 2002), prouvant la capacité inédite de certaines espèces végétales à persister sur le trés long terme dans la banque de graines du sol. Une étude récente a d'ailleurs montré que les graines en dormance génèrent une banque de graines dans les sols qui est bien plus riche en nombre d'espèces que la flore sus-jacente exprimée (Plue et al. 2021), avec des espèces qui ne demandent qu'à germer lorsque les conditions deviennent favorables. Par exemple, les espèces herbacées les plus thermophiles qui apparaissent soudainement dans les communautés végétales du sous-bois suite à une ouverture du couvert concomitante au réchauffement global du climat (P137) sont certainement déjà présentes au sein de la banque de graines du sol.

Finalement, accepter l'idée que la dette climatique grandissante soit un signe d'adaptation locale des espèces végétales du sous-bois en réponse à des processus microclimatiques, comme l'effet tampon de la canopée forestière qui sera traité plus en détail dans le chapitre 3, permet de réinterpréter la notion de dette climatique comme une dette plutôt macroclimatique mais pas nécessairement microclimatique puisque les communautés végétales en sous-bois semblent répondre rapidement aux fluctuations microclimatiques sous-couvert forestier.

Dans ce chapitre et le précédent, j'ai surtout eu un regard macroclimatique sur les dynamiques de réponses du vivant vis-à-vis des dérèglements du climat global, que ce soit à l'échelle des espèces chapitre 1 ou bien à l'échelle des communautés chapitre 2. Dans le chapitre suivant, mon regard sur les dynamiques de réponses du vivant en contexte macroclimatique changeant est centré sur les processus microclimatiques pouvant expliquer, en partie, de telles dynamiques de réponses du vivant.

"Kynes and his people turned their attention from these great relationships and focused now on microecology. First, the climate: the sand surface often reached temperatres of 344° to 350° (absolute). A foot below ground it might be 55° cooler; a foot abouve ground, 25° cooler. Leaves or black shade could provide another 18°of cooling." — (Frank Herbert, 1965, Dune, Appendix I: The Ecology of Dune)

5 Chap. III : Microclimats & Microrefuges

Si on revient à l'étymologie du mot **écologie**, du grec ancien "oîkos", qui signifie "maison" ou "habitat", et "-logía" qui signifie "l'étude de", cela se traduit littéralement par "la science de l'habitat". L'habitat d'un organisme est en quelque sorte l'équivalent de notre maison, construite pour nous protéger des aléas de la météo et des extrêmes climatiques (p.ex. pluie, vent, gelées, fortes chaleurs, tempêtes, sécheresses, etc.). L'habitat, d'origine minérale (cf. abiotique) ou biologique (cf. biotique), permet donc de modifier très localement les conditions environnementales parfois extrêmes en créant un microclimat local plus stable et tamponné que le macroclimat régional (Geiger, Aron, et Todhunter 1995 ; Dobrowski 2011) et donc plus propice à la vie et à la survie au sein de microrefuges lorsque les conditions extérieures à l'habitat changent. Vous l'aurez compris, mon propos sert ici à illustrer le fait que la notion même de microclimat est au cœur de la définition du mot écologie et que ces deux là – microclimat & écologie – sont indissociables : le vivant modifie les conditions microclimatiques du milieu pour le rendre plus stable et donc plus propice à la vie et habitable en retour pour d'autres organismes. Les organismes vivants dit ingénieurs, comme les arbres d'une forêt ou les coraux d'un récif corallien, en sont la meilleure illustration car ils possèdent cette faculté de modifier des conditions environnementales locales pour les rendre plus stables et plus habitables pour d'autres organismes. Cette altération de l'environnement abiotique par le biotique est d'autant plus importante, en terme de coopération pour la vie et la survie, là où les extrêmes et les aléas climatiques sont les plus marqués. C'est certainement, du reste, l'un des ingrédients clés qui a permis la conquête des milieux terrestres depuis les milieux marins et aquatiques, par nature plus tamponnés et moins directement soumis aux aléas climatiques extérieurs (Steele, Brink, et Scott 2019). De manière incrémentale, le vivant a ainsi colonisé les espaces les plus hostiles de la planète en terme d'extrêmes macroclimatiques, qu'ils soient chauds et secs (p.ex. les oasis de verdure comme le Wadi Bani Khalid coincé dans un ravin montagneux encerclé de déserts de sable à l'Est du Sultanat d'Oman) ou froids et secs (p.ex. les paysages de toundra qui bordent les déserts de glace de l'Arctique). L'exemple le plus caricatural de stabilisation des conditions thermiques par le vivant est certainement celui de l'habitat thermorégulé du microbiote des homéothermes.

5.1 Du Macroclimat aux Microclimats

En milieu terrestre, la topographie du milieu, plus ou moins encaissée, et le couvert végétal, plus ou moins dense, sont deux paramètres clés qui vont jouer sur la capacité de l'habitat à lisser les extrêmes climatiques et protéger les organismes vivant au sein de cet habitat. La Figure 43 illustre bien la cascade de processus que l'on peut hiérarchiser en échelles spatiales emboîtées depuis une échelle macroclimatique régionale qui constitue le *mésoclimat* opérant entre 10^3 et 10^6 m, potentiellement altéré par la complexité topographique et l'altitude moyenne du milieu, ce qui génère le *topoclimat* opérant entre 10^2 et 10^3 m, lui-même potentiellement modifié par les facteurs plus locaux de densité et de structuration verticale du couvert végétal qui influencent le *microclimat* opérant entre 10^1 et 10^2 m (Geiger, Aron, et Todhunter 1995).

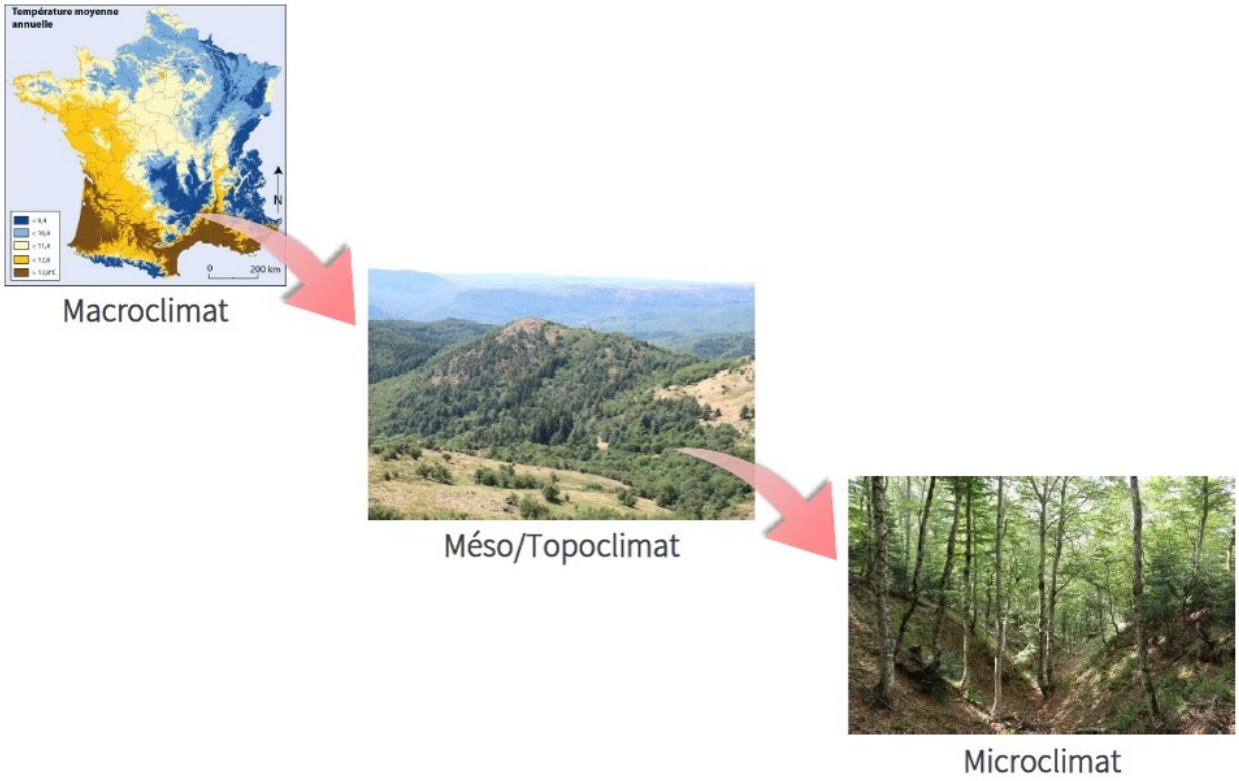

FIGURE 43 – Hiérarchisation des échelles spatiales en partant du macroclimat national vers un exemple de microclimat en particulier. La carte en haut à gauche donne la répartition des grands types macroclimatiques en France (carte réalisée par Daniel Joly). Les deux photos, prisent par Eva Gril, illustrent un paysage de montagne et le fond d'un ravin boisé dans le massif de l'Aigoual. Figure produite par Eva Gril.

Les conditions climatiques telles qu'elles sont mesurées par les postes météorologiques, comme ceux du réseau national Météo France, représentent donc le mésoclimat mais certainement pas les conditions microclimatiques telles qu'elles sont vraiment ressenties par les organismes au sein de leurs habitats (Geiger, Aron, et Todhunter 1995 ; Potter, Woods, et Pincebourde 2013 ; De Frenne et Verheyen 2016), comme c'est le cas pour les organismes qui vivent sous

la canopée forestière (Figure 44). En effet, un poste météorologique classique qui répond aux normes et aux standards de l'*Organisation météorologique mondiale* (OMM) mesure les températures de l'air ambiant sous abri ventilé à une hauteur suffisamment importante, entre 1,5 et 2 m au dessus d'un sol nu ou d'une végétation rase (p.ex. une pelouse ou une prairie), et en conditions suffisamment dégagées (cf. pas d'ombre portée) et venteuses (cf. bonne circulation de l'air ambiant) pour s'affranchir des effets locaux (De Frenne et Verheyen 2016). L'exemple typique pour illustrer ces conditions est celui d'un poste météorologique placé à proximité d'un aérodrome (Figure 44). Par conséquent, un poste météorologique ne mesure pas la température ressentie sous un couvert végétal dense, en forêt par exemple (Figure 44), ou bien la température ressentie au niveau de l'interface air-sol ou même dans les couches superficielles du sol.

FIGURE 44 – Différences contextuelles entre conditions macroclimatiques et microclimatiques. La photo de gauche, prise par Fabien Spicher, montre un poste météorologique installé sur l'aérodrome de Margny-lès-Compiègne et géré par Météo France. La photo au centre, prise par Mathieu Déramé, représente les conditions microclimatiques sous-couvert forestier au sein d'une parcelle forestière en forêt domaniale de Mormal. A droite sont représentés, de manière schématique, différentes situations microclimatiques en forêt dont une image thermique qui montre l'hétérogénéité spatiale de la température de surface au niveau de la litière forestière. La partie droite de la figure a été extraite de Pincebourde et al. (2020) dans la revue *Current Opinion in Insect Science*.

Il en résulte que les cartes de température utilisées aujourd'hui dans la plupart des modèles de distribution d'espèce sont des cartes issues d'interpolations spatiales des données de la température telle qu'elle est mesurée par les postes météorologiques. Ces cartes d'une résolution spatiale plus ou moins grossière (1 km^2 pour la résolution la plus fine), comme celles issues des bases de données climatiques WorldClim (Fick et Hijmans 2017) et CHELSA (Karger et al. 2020), sont donc en complet décalage avec l'échelle à laquelle les processus microclimatiques opèrent au sein des habitats de la majeure partie des organismes vivants (Potter, Woods, et Pincebourde 2013). Si les climatologues et les météorologues ont tout fait

pour atténuer et effacer le bruit lié au microclimat pour que les données soient comparables à l'échelle globale du fonctionnement du climat, c'est en fait ce bruit, lié à la structure et la composition de l'habitat des organismes, qui intéresse les écologues. Il n'existe donc pas un seul microclimat mais une diversité de microclimats qui sont la résultante d'une modification des conditions mésoclimatiques par toute une série de filtres abiotiques (cf. topographie et hydrographie) (Ashcroft et Gollan 2012 ; Aalto et al. 2017) et biotiques (cf. végétation) (Kearney 2019) qui varient spatialement suivant les deux dimensions du plan de l'horizontale et suivant la dimension verticale (Figure 45) (P112).

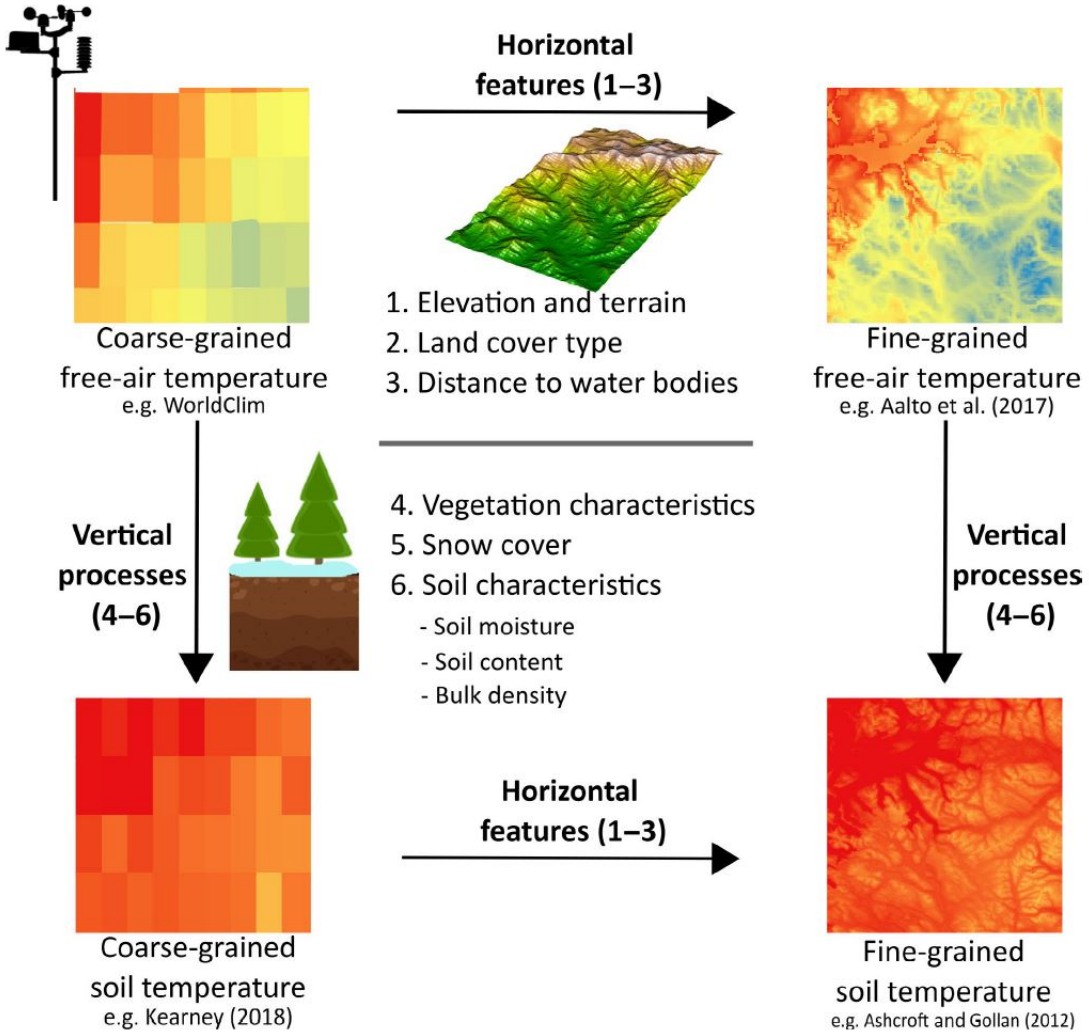

FIGURE 45 – Modélisation du microclimat à fine résolution spatiale par intégration des composantes abiotiques (p.ex. la topographie) et biotiques (p.ex. la végétation) qui modifient les conditions macroclimatiques opérant à une résolution spatiale plus grossière (cf. unité spatiale au pas kilométrique dans la base de données climatiques WorldClim). Figure extraite de Lembrechts et al. (2020) dans la revue *Global Change Biology*.

5.1.1 La Composante Abiotique des Microclimats

La topographie, une composante abiotique de l'environnement, joue un rôle évident sur l'exposition aux vents dominants (p.ex. vallons encaissés *vs.* crêtes exposés), la répartition des précipitations (cf. effet de foehn) et les processus hydrologiques liés à l'écoulement (cf. bassins versants) et à la redistribution de l'eau vers les aquifères (cf. proximité de la nappe). Dans leur synthèse bibliographique, McLaughlin et al. (2017) illustrent très bien l'importance des processus hydrologiques générateurs de topoclimats riches et variés (Figure 46). Par exemple, les convergences topographiques comme les vallées, gorges, ravins ou canyons génèrent des inversions climatiques locales (cf. il fait plus froid à basse altitude dans le fond de la convergence) (Figure 46f) qui sont plus tamponnées et surtout découplées des fluctuations mésoclimatiques extérieures. Ce type de topoclimat plus stable dans le temps réponds exactement à la définition de microrefuge (Rull 2010), qui permet la survie, localement, des populations d'organismes qui y sont présentes lorsque les conditions mésoclimatiques voisines et extérieures deviennent inhospitalières, en cas de changements ou dérèglements climatiques notamment (Dobrowski 2011).

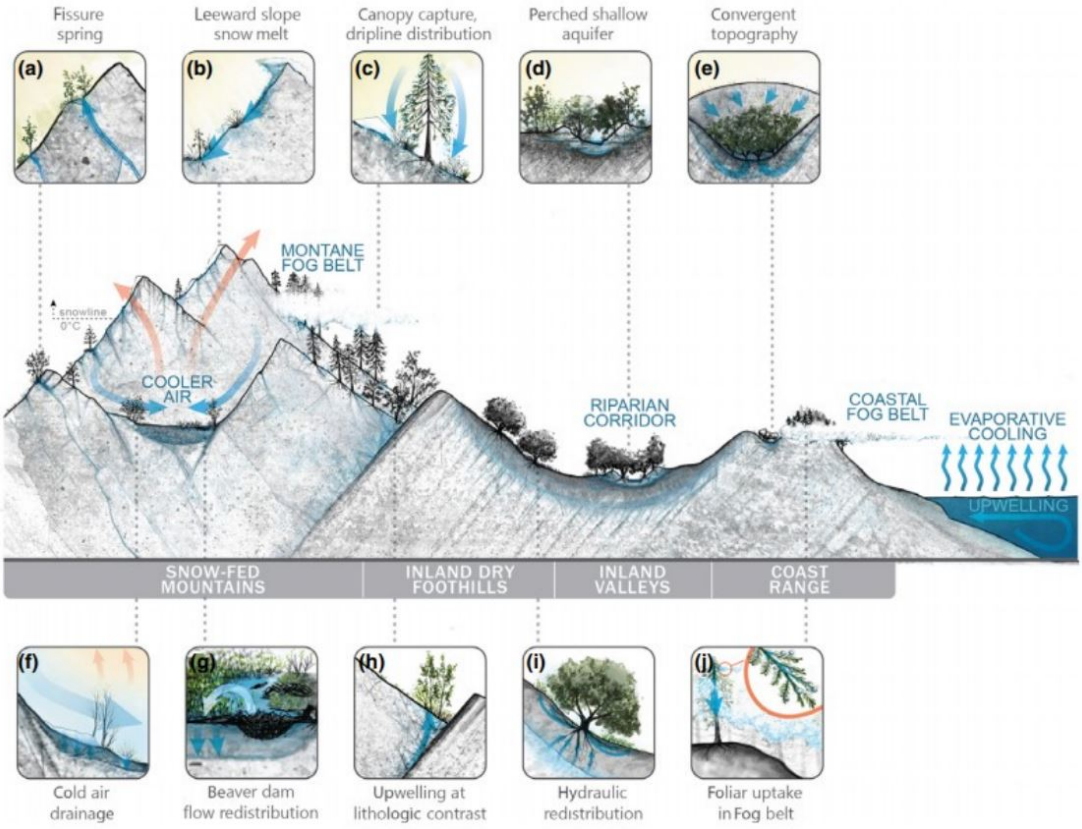

FIGURE 46 – Illustrations des processus hydrologiques, liés à la topographie, qui génèrent des microclimats et des microrefuges pour la biodiversité. La composante abiotique des processus hydrologiques (a, b, d, e, f, h) se mêle à la composante biotique (c, g, i, j) pour diversifier les types de microclimats disponibles. Figure extraite de McLaughlin et al. (2017) dans la revue *Global Change Biology*.

Ainsi, les zones géographiques qui sont topographiquement complexes peuvent générer une multitude de microclimats différents qui enrichissent la gamme des conditions de température qui sont réellement disponibles localement pour les organismes vivants. Par exemple, au cours d'une étude que j'ai menée en 2013 (P14), nous avons observé que les conditions de température moyenne pendant la période de végétation, de juin à août, pouvait atteindre, en moyenne, une variabilité locale de 2,1 ± 0,97°C par unité spatiale de 1 km^2 et jusqu'à 6,57°C d'hétérogénéité thermique au sein de l'unité spatiale de 1 km^2 la plus extrême rencontrée dans notre étude (Figure 47). Nous avons aussi montré que cette variabilité spatiale locale des conditions de température est positivement corrélée à la complexité topographique observée au sein des 569 unités spatiales de 1 km^2 étudiées dans notre étude (Figure 47). Cependant, la complexité topographique contenue dans chaque unité spatiale de 1 km^2 ne peut à elle seule expliquer l'ensemble de la variation observée. D'autres facteurs, d'origine biotique notamment, comme le type d'occupation du sol et le pourcentage de couvert végétal peuvent aussi expliquer l'importante variation des conditions de températures observées dans une unité spatiale de 1 km^2. C'est exactement ce dont nous allons parler dans la partie qui suit.

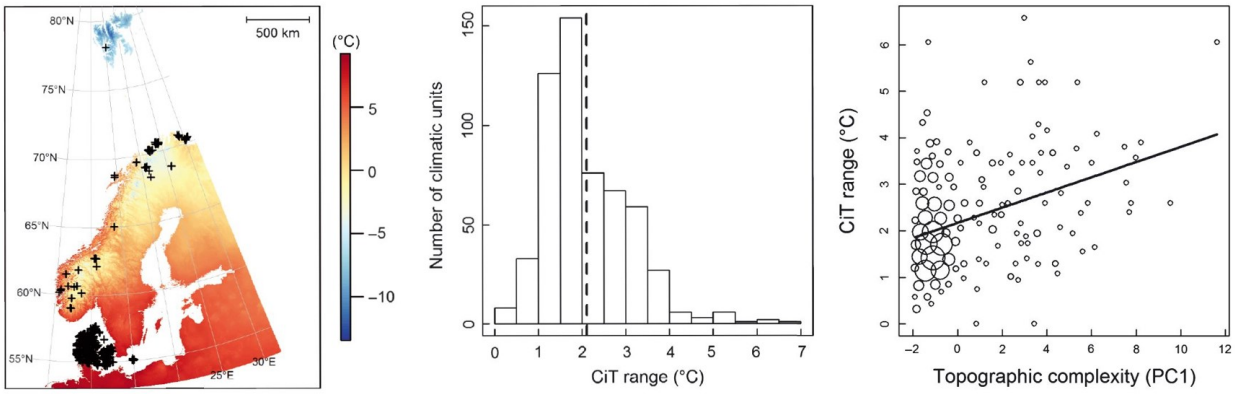

FIGURE 47 – Importance de la complexité topographique dans la variabilité spatiale locale des conditions microclimatiques disponibles. La carte de gauche présente la distribution, en Europe du Nord, des 569 unités spatiales étudiées qui font un kilomètre de côté et au sein desquelles plusieurs mesures de températures telles que ressenties par les communautés végétales ont été effectués à différents endroits de la cellule d'un kilomètre de côté et ce pendant la période de végétation (juin, juillet, août). L'histogramme central donne la distribution de la gamme des températures ressenties par les communautés végétales au sein de l'ensemble des 569 unités spatiales d'un kilomètre de côté. Le graphique de droite montre la relation entre variabilité spatiale locale des conditions de température et complexité topographique au sein d'une unité spatiale d'un kilomètre de côté. Plus la complexité topographique augmente et plus la variabilité thermique localement disponible est importante. La taille des points est proportionnelle au nombre d'unité spatiale d'un kilomètre de côté. Figure extraite de Lenoir et al. (2013) dans la revue *Global Change Biology*.

5.1.2 La Composante Biotique des Microclimats

La composante biotique liée au couvert végétal est le moteur principal du microclimat. En effet, la densité, la hauteur et la structuration verticale du couvert en strates multiples permet non seulement d'atténuer le vent et donc de limiter le brassage et le renouvellement de l'air sous le couvert mais aussi et surtout de modifier la température de l'air par transpiration. La transpiration est le mécanisme par lequel les végétaux redistribuent l'eau liquide du sol en mélange avec les nutriments (cf. la sève brute ou sève montante) jusqu'aux feuilles (cf. l'usine photosynthétique), là où elle est relarguée dans l'atmosphère sous forme de vapeur d'eau via les stomates (Figure 48).

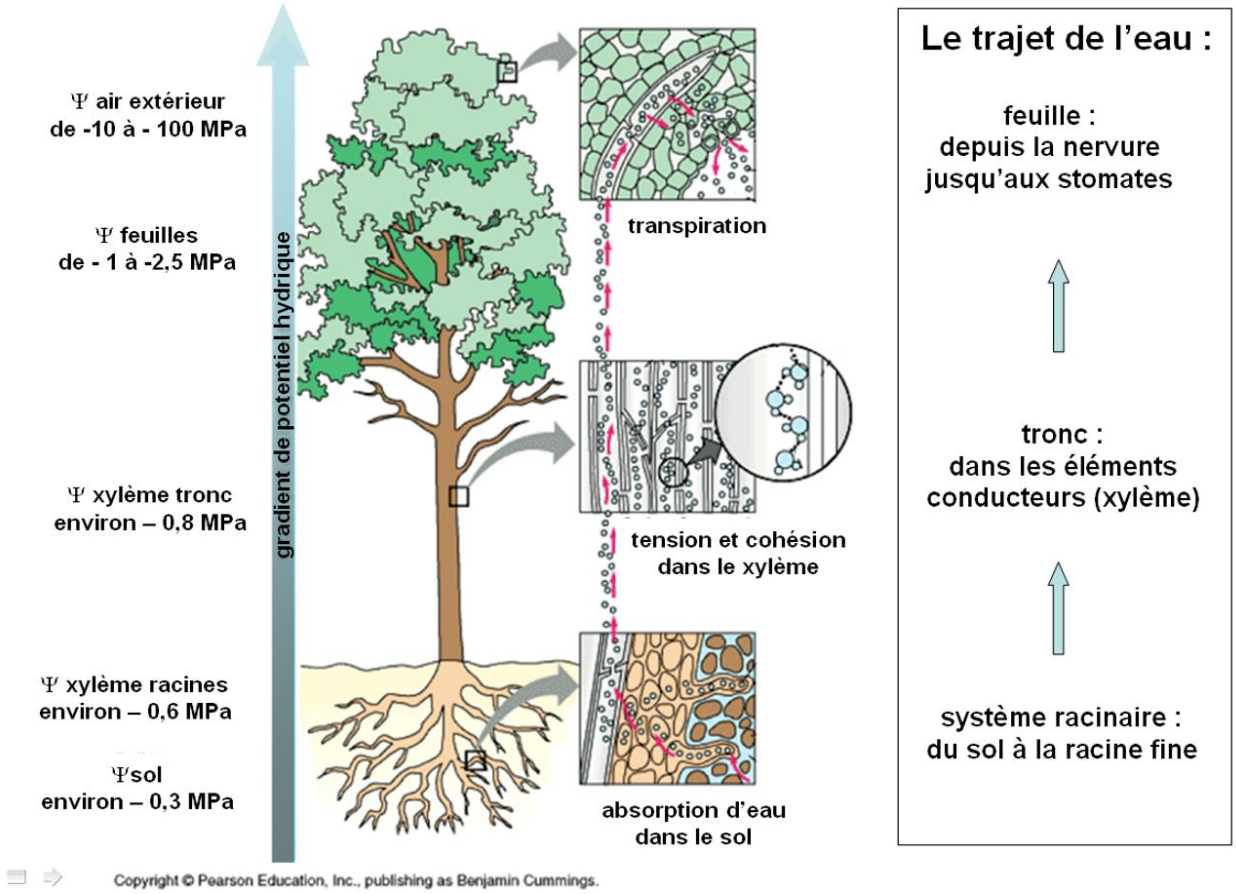

FIGURE 48 – Illustration du processus de transpiration foliaire chez les plantes ligneuses et introduction à la théorie de la tension-cohésion de Henry Horacio Dixon (1896). Figure réalisée par Hervé Cochard et André Granier et extraite d'un document en ligne sur l'architecture hydraulique, la cavitation et l'embolie des plantes (https://www.plantes-et-eau.fr/).

En période chaude, la transpiration refroidit l'air sous le couvert végétal en faisant transiter, à travers les trachéides chez les gymnospermes ou les vaisseaux du xylème chez les angiospermes, l'eau liquide du sol qui est plus froide que l'air ambiant. C'est la taille des conduits, situés sous l'assise cambiale qui parcoure les racines, le tronc et les branches, qui va conditionner la capacité des espèces ligneuses à transpirer une grande quantité d'eau et donc à refroidir

l'air ambiant en période chaude. Un arbre peut ainsi consommer plusieurs centaines de litres d'eau par jour suivant son âge, sa hauteur et son diamètre. Plus l'individu est âgé et gros en diamètre et plus il transpire une grande quantité d'eau, jusqu'à 250 litres d'eau par jour pour un arbre adulte moyen.

Les angiospermes disposent de vaisseaux conducteurs du xylème qui sont plus gros, en moyenne, que les trachéides des gymnospermes. Cette différence de taille des éléments conducteurs de la sève brute est particulièrement bien visible à l'oeil nu entre le bois de printemps et le bois d'automne chez les angiospermes des zones tempérées, comme le chêne pédonculé, qui subissent les fluctuations liées aux cycles saisonniers. Cependant, cette caractéristique rend les angiospermes plus fragile et sensible au risque d'embolie gazeuse (cf. passage de bulles d'air dans les conduits) pendant les périodes de sécheresses intenses. L'embolie gazeuse est une conséquence de la cavitation, ou rupture des colonnes d'eau contenues dans le xylème, pouvant entraîner le dépérissement et la mort de l'individu (Cochard 2006). En temps normal, les colonnes d'eau sont maintenues par la tension-cohésion, théorie introduite en 1896 par Henry Horatio Dixon (1869-1953) (Figure 48). Pour limiter les risques d'embolie gazeuse, les gymnospermes disposent de ponctuations aréolées (cf. pores dans les parois des trachéides) qui les rendent plus résistants à l'embolie gazeuse (Delzon et al. 2010). C'est pour cette raison que les espèces les plus résistantes au stress hydrique sont des conifères de la famille des *Cupressaceae* (*Callitris*, *Cupressus*, *Juniperus*, *Tetraclinis*) (Larter et al. 2017).

Mieux qu'un simple effet parasol, qui ne réfléchit que le rayonnement solaire, les plantes réfléchissent environ 20% du rayonnement solaire et en même temps refroidissent activement l'air environnant en évaporant l'eau lors de la transpiration. Ainsi, pour comprendre l'importance de ce phénomène dans les processus microclimatiques, il suffit de se représenter les végétaux, et les arbres notamment, comme un extraordinaire réseau de tuyaux faisant circuler de l'eau, en mélange avec des nutriments, depuis le sol vers l'atmosphère. La circulation de l'eau dans le cycle de l'eau dépend donc en grande partie des végétaux et toute l'ingénierie humaine aurait bien du mal à reproduire l'efficacité d'un tel réseau de climatisation.

Comme évoqué à la toute fin du chapitre 2, ce sont surtout les changements dans les conditions microclimatiques et non pas uniquement les changements dans les conditions macroclimatiques qui impactent la réponse des espèces végétales vasculaires dans les sous-bois des forêts tempérées (P103). Dans le contexte macroclimatique des forêts de la zone tempérée (Figure 49), c'est la hauteur dominante de la canopée composée des arbres dominants et la densité du couvert végétal dans les strates arborées et arbustives sous-jacentes qui vont conditionner, par transpiration, l'intensité du pouvoir tampon et donc les températures telles que ressenties par la flore des sous-bois. Ainsi, une densification du couvert arboré et arbustif ou bien une augmentation de la hauteur dominante suite à la croissance du peuplement peut conduire à un refroidissement au cours du temps sous-couvert forestier et ainsi complétement inverser la tendance de réchauffement observée à l'échelle macroclimatique (P103). C'est à la fois le réseau très dense de stomates distribués dans les feuilles des différentes strates verticales du couvert forestier mais aussi l'extraordinaire capacité des arbres adultes à puiser, par les racines, une quantité importante d'eau dans les profondeurs du sol qui permet au processus de transpiration en forêt tempérée de faire chuter les températures de plusieurs degrés (voir le sous-chapitre suivant).

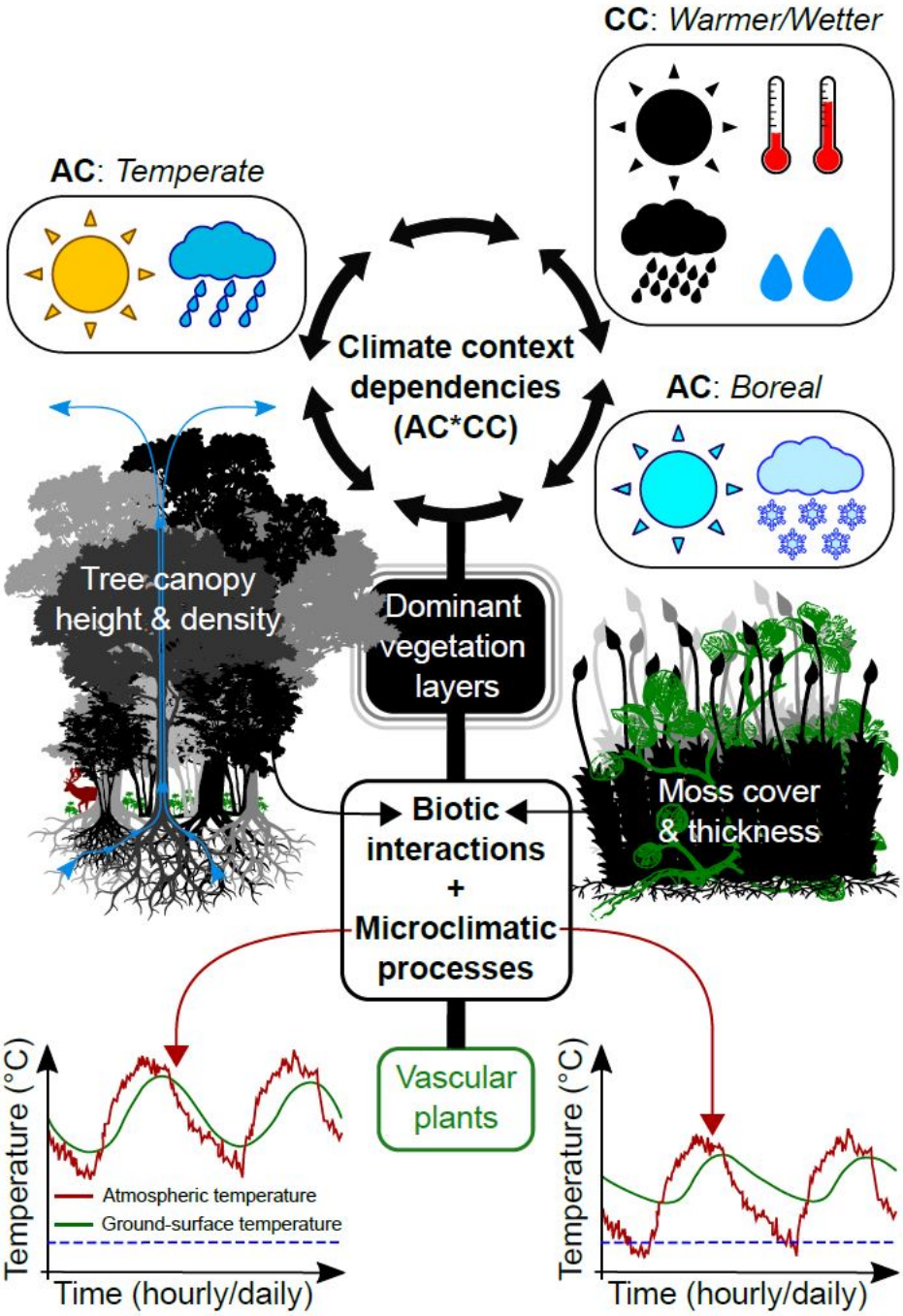

FIGURE 49 – Importance de l'effet du couvert végétal sur les températures telles qu'elles sont ressenties sous la canopée et à proximité de l'interface air-sol. Deux contextes macroclimatiques sont illustrés : une forêt tempérée (à gauche) *vs.* la toundra (à droite). Figure extraite de Lenoir (2020) dans les *Proceedings of the National Academy of Sciences* (PNAS).

Dans un tout autre contexte macroclimatique, à haute latitude (Figure 49), la forêt boréale laisse place à la toundra humide, royaume des mousses et des lichens qui dominent en abondance les espèces végétales vasculaires (Beringer et al. 2001). Au sein de ce type d'écosystème, le processus de transpiration est limité car les mousses et les lichens ne disposent pas de système racinaire (cf. rhizoides) pour puiser l'eau du sol et la redistribuer vers l'atmosphère par transpiration. Les mousses vont collectivement agir, de par l'épaisseur et la densité du tapis muscinal, comme une véritable éponge retenant l'eau et conservant ainsi des conditions humides qui sont favorables à leur développement. Localement, un tapis dense et épais de mousses, bien qu'il soit très vulnérable aux perturbations physiques (p.ex. le feu, le piétinement, l'herbivorie), génère et maintient son propre microclimat pouvant isoler considérablement les fluctuations de la température à la surface du sol par rapport aux fluctuations de la température de l'air au dessus du tapis muscinal (Zimov 2005 ; Soudzilovskaia, Bodegom, et Cornelissen 2013), ce qui a des conséquences sur les dynamiques de recrutement des espèces végétales vasculaires (Soudzilovskaia et al. 2011) (Figure 49). De même, Mallen-Cooper, Graae, et Cornwell (2021) ont montré que le pouvoir tampon des lichens est plus important que celui du bouleau nain dans un écosystème de toundra en Norvège. Ainsi, au cours de l'été, les différentes espèces de lichens de la toundra norvégienne peuvent réduire la température maximale journalière de 6,9°C, en moyenne, contre 2,4°C, en moyenne, pour le bouleau nain. De même, les lichens peuvent augmenter la température minimale journalière estivale de 1,0°C, en moyenne, contre 0,2°C, en moyenne, pour le bouleau nain. Par conséquent, à l'instar du manteau neigeux qui isole le sol des hautes latitudes en hiver, mousses et lichens isolent les organismes à l'interface air-sol en été.

Un futur plus chaud et plus humide aura des conséquences différentes sur le pouvoir isolant de la végétation à l'interface air-sol en fonction du contexte macroclimatique considéré (Figure 49). En forêt tempérée, si le niveau des précipitations annuelles augmente avec les températures et que l'eau n'est pas limitante, le couvert forestier aura tendance à se densifier sans intervention humaine (cf. prélèvement sylvicole) et ainsi accentuer l'effet tampon sous-couvert forestier, pouvant conduire à une baisse des températures ressenties sous-couvert alors que le macroclimat se réchauffe. A hautes latitudes, une augmentation du niveau des précipitations annuelles peut favoriser le développement des mousses et des lichens au détriment des espèces vasculaires et ainsi bloquer une dynamique d'expansion des ligneux qui à l'inverse favoriserait un asséchement des couches superficiels du sol par transpiration. Cependant, l'augmentation des températures en concomitance avec d'éventuelles perturbations, comme une augmentation de la pression d'herbivorie, peut constituer une véritable porte d'entrée pour la colonisation des ligneux à plus hautes latitudes, ce qui engendrera d'importantes modifications des microclimats à l'interface air-sol. Hors, les changements dans la composition des communautés végétales en réponse aux changements climatiques sont fortement dépendants de l'évolution des conditions microclimatiques locales elles-mêmes conditionnées par le contexte macroclimatique (Figure 49). C'est pourquoi, il est capital de bien comprendre les processus microclimatiques en plus de l'évolution du macroclimat pour mieux anticiper les dynamiques de changements de la biodiversité.

5.2 Quantification & Spatialisation du Pouvoir Isolant des Forêts

La plupart des gens qui se baladent en forêt de nos jours y vont pour y chercher le calme – il paraît que le vert c'est relaxant – ou des champignons – c'est bon ça ! – mais aussi un contact avec Dame Nature – *dès que l'aurore darde ses rayons d'argent à travers les écharpes de brume*, ndlr – pour trouver l'inspiration – *il faut avoir une âme de poète*, ndlr – et parfois même des sensations fortes – de nuit c'est plus efficace – ou bien tout simplement de la fraicheur – on est pas bien là ! – surtout en période de canicule. Nous y voilà, quoi de mieux que l'ombre de la frondaison de nos grands arbres et l'ambiance humide (Figure 50) générée par la transpiration végétale en période estivale pour perdre quelques degrés Celsius pendant la journée. Oui, mais combien exactement ? Un, deux, trois degrés ou plus encore ? Si le fait qu'il fasse plus frais en forêt par une journée ensoleillée nous semble être une évidence, et qu'à l'inverse, il fasse plus chaud en forêt par une belle nuit étoilée, il est moins évident de quantifier avec exactitude l'ampleur de cet effet dit "tampon" qui atténue l'amplitude des fluctuations de température. Comme évoqué au début de ce chapitre, le lissage des extrêmes thermiques par l'effet tampon de la forêt c'est un peu comme l'isolation d'une maison, plus frais dedans que dehors au plus chaud de la journée en été et plus chaud dedans que dehors en hiver ou la nuit.

FIGURE 50 – Ambiance forestière dans une hêtraie de la *Réserve naturelle nationale* (RNN) de la Vallée de Chaudefour. Photo prise en été 2021.

Vous allez me dire, "*ok, mais à quoi cela peut-il bien servir de quantifier précisément l'effet tampon des forêts ?*". Quantifier le plus précisément possible l'amplitude de cet effet est une première étape nécessaire pour mieux comprendre les facteurs responsables de l'augmentation

ou de la diminution de l'effet tampon. Parmi ces facteurs que j'ai déjà évoqués plus haut, les paramètres locaux qui décrivent la structure du peuplement forestier (p.ex. la densité du couvert végétal, la hauteur dominante, la surface terrière, etc.) sont des paramètres clés sur lesquels l'homme peut agir directement. En effet, s'il est difficile d'avoir un impact direct sur le fonctionnement du macroclimat général (cf. les températures synoptiques) pour infléchir ou même inverser la courbe du réchauffement global ou bien sur le topoclimat en modifiant le modelé du terrain pour créer des inversions thermiques locales, ont peut néanmoins apprendre à mieux gérer la structure de la trame verte (p.ex. forêts, bois, haies) et sa distribution au sein de nos paysages très anthropisés pour agir sur l'effet tampon et améliorer nos conditions de vie et celles des organismes vivants qui y trouvent refuge.

Une fois qu'on a isolé les facteurs clés qui agissent sur l'effet tampon des forêts, il reste encore à spatialiser finement cet effet afin d'identifier de potentiels îlots ou même des corridors au sein desquels l'effet tampon est le plus prononcé pour nos promeneurs en quête de fraîcheur. Pour cela, il est nécessaire d'avoir des cartes très précises sur la densité du couvert arboré, la hauteur des arbres dominants et voir même sur la structure verticale du couvert végétal. En gros, beaucoup de données biométriques. Je vous vois venir avec vos gros sabots ! Vous vous dites : "*dispose-t-on déjà de telles cartes à une résolution spatiale suffisante ?*". Élémentaire mes chers Watson ! C'est là qu'intervient la technologie LiDAR. Je vous entends déjà me dire "*mais qu'est ce que c'est que ce truc encore ?*". Le LiDAR pour *Light Detection And Ranging* est une technologie de télédétection par laser qui est donc basée sur l'analyse, par un récepteur, des propriétés d'un faisceau de lumière renvoyé vers son émetteur. C'est le même principe que pour le radar ou le sonar mais basé sur des ondes lumineuses (spectre visible, infrarouge ou ultraviolet), plutôt que sur des ondes radio ou sonores. Ce genre de technologie est très utilisée aujourd'hui, par voie aéroportée ou en station totale au sol, pour constituer des modèles numériques en 3D du bâti, de la ressource bois, au hasard, ou bien même reconstituer des scènes de crimes : "*Sherlock, sort de ce corps !*". C'est beau la technologie, n'est-ce pas ! Certains parlent de réalité augmentée.

Sur de grandes étendues géographiques, à l'échelle d'un continent, on peut déjà compter sur les données issues d'observations par satellite comme GEDI, attention pas celui avec le sabre laser ! Le laser de la mission GEDI, pour *Global Ecosystem Dynamics Investigation*, est bien plus puissant encore que le sabre de Luke Skywalker et il a déjà permis de dériver une carte globale de la densité moyenne de la biomasse aérienne végétale à une résolution spatiale de 1 km^2. Balaise, n'est-ce pas ? Sur des surfaces plus petites, on peut aussi compter sur des images acquises par avion ou par drone pouvant atteindre une résolution spatiale en dessous du mètre. A l'aide de ces images, il est possible de générer des cartes de la hauteur de la végétation à une résolution de 50 cm par 50 cm, permettant de cartographier finement le modelé de la canopée forestière, qui est considérée par les arbonautes, dont la pionnière Margaret Lowman, comme le 8ème continent.

5.2.1 Quantification de l'Effet Tampon de la Canopée

Même si le microclimat en forêt est une chose étudiée depuis longue date (Aussenac 1973), il existe relativement peu d'études qui ont quantifié l'effet tampon des forêts (J. Chen, Franklin, et Spies 1995 ; Morecroft, Taylor, et Oliver 1998 ; J. Chen et al. 1999 ; Grimmond, Robeson, et Schoof 2000 ; Anderson, Larson, et Chan 2007 ; Renaud et Rebetez 2009 ; Arx, Dobbertin, et Rebetez 2012 ; Joly 2014). Pour mesurer l'effet tampon, la plupart des études se sont basées sur une comparaison en simultanée de la température de référence généralement mesurée à une hauteur fixe à l'extérieure de la forêt vis-à-vis de la température mesurée à une hauteur similaire mais à l'intérieur du peuplement forestier (Figure 51).

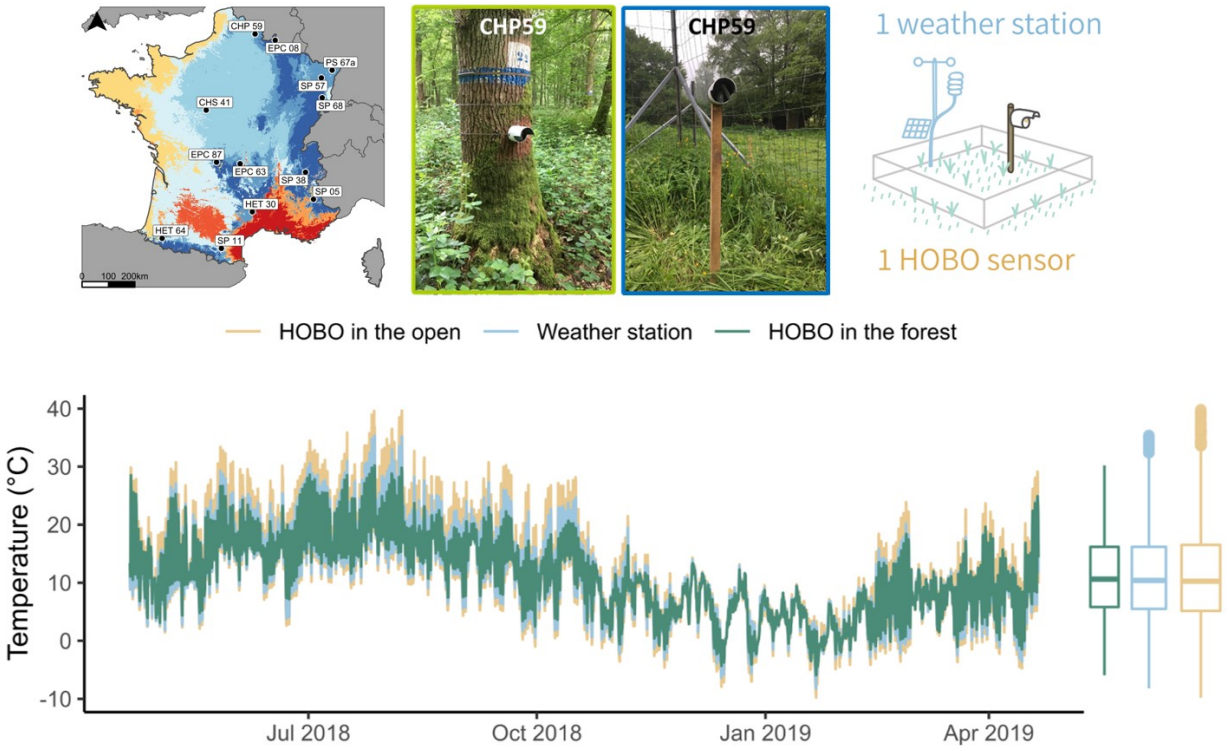

FIGURE 51 – Exemple de dispositif de capteurs de température appariés (sous-couvert *vs* hors-couvert) pour quantifier l'effet tampon de la forêt. Cas de la placette CHP59 (Mormal) du *Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers* (RENECOFOR). La carte en haut à droite, réalisée par Benoît Richard, donne la localisation des 13 placettes RENECOFOR que nous avions équipées de capteurs microclimatiques. Ces 13 placettes disposent toutes d'un poste météorologique situé hors-couvert qui mesure la température suivant les standards de l'*Organisation météorologique mondiale* (OMM). Les deux photos en haut au centre, prises par Mathieu Déramé, montrent des capteurs de températures de la marque HOBO dans leurs abris (cf. tubes de PVC blanc) et dans des conditions contrastées sous-couvert (à gauche) et hors-couvert (à droite). Le schéma de droite, dessiné par Eva Gril, illustre la situation hors-couvert dotée d'un poste météorologique qui répond aux standards de l'OMM. Le graphique en bas donne les séries temporelles des températures au pas de temps horaire entre début mai 2018 et fin avril 2019.

La Figure 51 illustre ce type de dispositif pour une forêt située dans les Hauts-de-France (Mormal) et dominée par le chêne pédonculé. Ce site (CHP59) fait parti d'une étude plus vaste qui couvre l'ensemble du territoire national et que j'ai récemment publié en dernier auteur dans le cadre de la thèse d'Eva Gril (P180). Sur le graphique, en bas de la Figure 51, on peut clairement distinguer le lissage des températures telles que mesurées par la sonde microclimatique située au sein du peuplement forestier (en vert foncé) par rapport aux températures telles qu'elles sont mesurées par un poste météorologique classique qui suit les standards internationaux (en bleu pâle) ou par une sonde microclimatique identique (cf. même marque et même abri) à celle située sous-couvert mais disposée à proximité du poste météorologique (en jaune orangé). A noter que la courbe en bleu pâle donne la température dite synoptique dans le jargon des climatologues et météorologues – attention ce ne sont pas forcément les mêmes – tandis que la courbe en jaune orangé donne la température suivant le même dispositif que celui installé en milieu forestier. A partir de ces données brutes, il est possible d'extraire plusieurs métriques permettant de quantifier l'effet tampon des écosystèmes forestiers. La métrique la plus simple et la plus utilisée dans la littérature scientifique est l'*offset* qui représente la différence de température, en degré Celsius, entre les deux situations appariées, le plus souvent dans le sens : $T_{\text{sous-couvert}} - T_{\text{hors-couvert}}$. Dans la plupart des études à l'international, avant de calculer les différences ou *offset*, les auteurs commencent généralement par agréger les températures brutes à la résolution journalière, mensuelle ou sur l'ensemble de la période (p.ex. estivale) couverte par les mesures en calculant une ou plusieurs des statistiques suivantes : minimum (T_{min}), moyenne (T_{moy}) et maximum (T_{max}). Parfois, les auteurs fournissent l'ensemble des données brutes de températures ou les données d'*offset* calculées par jour ou par mois sur la période couverte par les mesures mais le plus souvent seule une valeur moyenne de l'*offset* sur la T_{min}, la T_{moy} ou la T_{max}, et son écart-type sur la période étudiée, est indiquée dans le texte de l'étude. C'est ce type de statistiques que l'on retrouve le plus souvent dans la littérature scientifique sur l'effet tampon des forêts. Pour autant, aucune synthèse bibliographique ou méta-analyse n'avait encore réuni toutes ces informations pour quantifier précisément l'effet tampon des forêts à large échelle. C'est précisément ce que nous avons essayé de faire avec Pieter De Frenne, en 2018, suite à la publication d'une de mes études en premier auteur (P45) dans laquelle j'avais dressé un premier bilan listant, dans un tableau en appendice, les études qui ont quantifié l'effet tampon des écosystèmes forestiers. A cette époque, Pieter De Frenne et son équipe étaient justement en train de compiler une base de données qui recense les études utilisant un dispositif de capteurs de températures appariés dans l'espace (sous-couvert *vs* hors-couvert forestier) pour quantifier l'effet tampon de la forêt. C'est ainsi qu'entre 2018 et 2019, Pieter De Frenne et moi-même avons mis en commun nos recherches bibliographiques respectives sur le sujet afin de dresser une première liste d'études candidates pour l'extraction de l'*offset* sur la T_{min}, la T_{moy} ou la T_{max}. Ensuite, nous avons contacté plusieurs collègues et amis travaillant sur le microclimat afin de se partager l'effort de lecture et d'extraction de la donnée concernant l'*offset* ainsi que sur l'effort d'extraction des métadonnées propre à chaque étude. Au total, nous avons été en mesure de récupérer des données d'*offset* sur la T_{min}, la T_{moy} ou la T_{max} dans 74 études distinctes couvrant 98 sites différents sur 5 continents (P85). Ces études couvrent des forêts caducifoliées, sempervirentes et mixtes dans différents contextes macroclimatiques, allant de la zone tropicale à la zone boréale en passant par la zone tempérée (Figure 52).

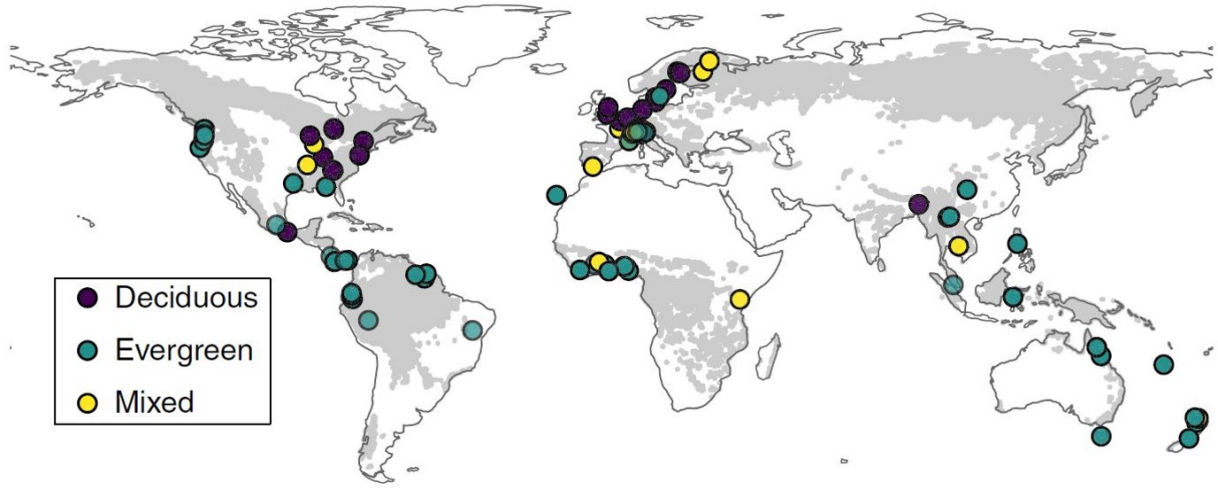

FIGURE 52 – Répartition géographique des données issues d'une recherche bibliographique sur l'importance de l'effet tampon des forêts caducifoliées, sempervirentes et mixtes. La zone grisée représente les espaces couverts par la forêt à l'échelle globale. Figure extraite de De Frenne et al. (2019) dans *Nature Ecology and Evolution*.

Après analyse des données, nous avons estimé que l'effet tampon des forêts, à l'échelle globale, peut atteindre, en moyenne, +1,1 ± 0,2°C et -4,1 ± 0,5°C pour l'*offset* de la T_{min} et de la T_{max}, respectivement. Ce qui signifie que les températures maximales ressenties sous-couvert forestier sont 4,1°C plus fraîches, en moyenne, qu'hors-couvert forestier tandis que les températures minimales sont 1,1°C plus chaudes, en moyenne, sous-couvert qu'hors-couvert forestier. Les extrêmes sont donc bel et bien atténués ou tamponnés sous la canopée forestière par rapport à une situation extérieure. Pour ce qui est de la température moyenne, elle est plus fraîche, en moyenne, de 1,7 ± 0,3°C sous-couvert qu'hors-couvert forestier. Cet effet tampon des forêts sur les températures maximales est d'ailleurs plus marqué en contexte de forêt tropicale qu'en contexte de forêt tempérée ou boréale (Figure 53). L'effet plus rafraîchissant des forêts tropicales sur les températures maximales et moyennes est certainement lié à un pouvoir de transpiration des arbres plus important dans la zone intertropicale, là où les précipitations sont beaucoup moins limitantes. A l'inverse, nous avons montré que l'effet tampon sur les températures minimales est plus prononcé en forêt boréale qu'en forêt tempérée ou tropicale. L'effet tampon des forêts peut donc atteindre plusieurs degrés Celsius suivant les situations, pouvant même dépasser l'intensité du réchauffement global du climat. Cependant, la pérennité de ce service écosystémique rendu par la canopée forestière est remise en question par l'intensité et la fréquence des épisodes climatiques extrêmes tels que les sécheresses, les vagues de chaleurs et les incendies à répétitions qui fragilisent la cime des grands arbres et les rendent plus vulnérables aux attaques de pathogènes et autres défoliateurs. Il est donc d'autant plus important aujourd'hui, en contexte de réchauffement global des températures, de bien penser la gestion forestière pour maintenir une continuité de cet effet tampon dans l'espace et dans le temps et ainsi protéger les jeunes semis du sous-étage tout en sélectionnant les essences les plus adaptées aux conditions macroclimatiques de demain. Pour cela, l'étape suivante est de mieux comprendre les facteurs biotiques et abiotiques qui modifient l'intensité

de ce pouvoir isolant. C'est par une meilleure compréhension des facteurs responsables de l'augmentation ou de la diminution du pouvoir isolant des forêts que nous seront capable de non seulement agir sur celui-ci via la gestion forestière mais aussi de modéliser et de spatialiser les températures telles qu'elles sont réellement ressenties par les organismes qui vivent au sein de la sous-trame boisée.

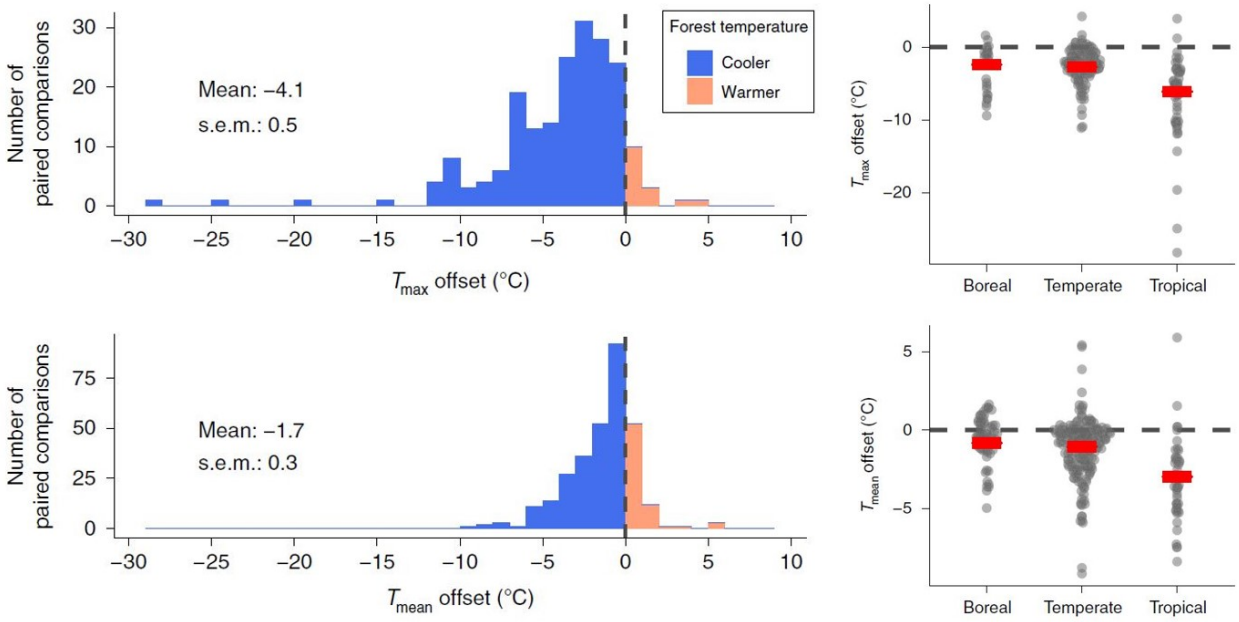

FIGURE 53 – Intensité de la différence ou *offset* entre les températures telles que mesurées sous la canopée forestière et les températures telles que mesurées hors-couvert forestier. L'histogramme du haut donne la distribution des différences négatives (plus fraîches en forêt) ou positives (plus chaudes en forêt) sur la température maximale tandis que l'histogramme du bas donne la distribution des différences sur la température moyenne. Les deux graphiques de droite ventilent la distribution des différences de température par grande zone macroclimatique (tropicale, tempérée et boréale). Figure modifiée de De Frenne et al. (2019) dans *Nature Ecology and Evolution*.

5.2.2 Spatialisation de l'Effet Tampon de la Canopée

Les données de mesures de températures réalisées *in-situ*, là où vivent les organismes (c.a.d. au sein des habitats), se sont multipliées au cours de ces dernières années grâce, notamment, à la commercialisation de mini-capteurs à bas prix permettant de suivre et d'enregistrer, de manière autonome et suffisamment précise, les variations des températures telles que ressenties localement. La multiplication de ces enregistrements en différents endroits du globe a entraîné la création très récente d'une base d'envergure mondiale, nommée **SoilTemp** (Figure 54), qui recense l'ensemble de ces données de températures enregistrées dans différents habitats (p.ex. sous le couvert forestier ou dans le sol) (P112 ; P158). La spécificité de la base SoilTemp est, comme son nom l'indique, qu'elle est centrée sur les habitats situés à proximité du sol ou à l'interface air-sol, contrairement aux postes météorologiques classiques qui mesurent la température sous abri et à une hauteur standard comprise entre 1,25 et 2 m au-dessus du sol. C'est cette base, initiée par Jonas Lembrechts, Ivan Nijs et moi-même, qui a servi de socle au travail de spatialisation du pouvoir tampon des forêts européennes.

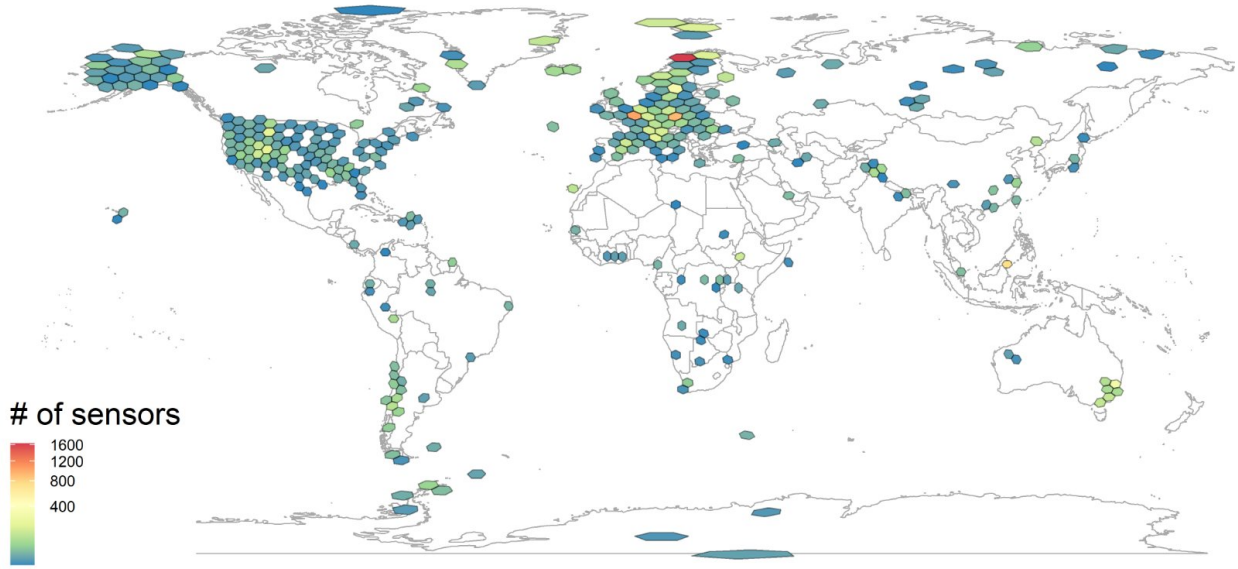

FIGURE 54 – Couverture géographique du nombre de capteurs de température actuellement enregistrés dans la base de données SoilTemp. Chaque hexagone représente une unité spatiale de surface égale à environ 70000 kilomètre carré. Figure modifiée de Lembrechts et al. (2020) dans *Global Change Biology*.

A l'heure actuelle, la base SoilTemp contient plus de 35000 séries temporelles de température provenant de plus de 70 pays à travers le monde (Figure 54). La base SoilTemp est toujours en cours de développement avec de nouvelles données qui sont intégrées régulièrement. En interne, nous discutons actuellement avec les contributeurs qui le souhaitent d'une mise en accès libre des séries temporelles de la base SoilTemp, afin d'en faire profiter le plus possible la communauté scientifique et au-delà. Si vous voulez explorer plus finement les zones géographiques couvertes par la base de données SoilTemp, une application Shiny permet de zoomer de manière itérative sur la carte disponible via le site web du projet.

Pour réaliser la première carte européenne du pouvoir isolant des forêts sur la température de l'air (P151), Stef Haesen, qui est étudiant en thèse à la KU Leuven sous la supervision de Koenraad Van Meerbeek, a extrait de SoilTemp un total de 1273 séries temporelles issues de 1197 localités forestières (Figure 55). Les séries temporelles qui concernent les températures telles que mesurées dans le sol ne font pas partie de cette sélection. Les températures de l'air sous-couvert forestier enregistrées dans ces séries temporelles couvrent la période 2000-2020. Seuls les mois comprenant au mois 28 jours de données ont été conservés, soit un total de 25160 mois. Pour chaque jour, la température moyenne journalière sous-couvert forestier a été calculée puis comparée, par différence (cf. *offset* : $T_{\text{sous-couvert}} - T_{\text{hors-couvert}}$), à la température moyenne journalière à une hauteur de 2 m, hors-couvert forestier, extraite de la base européenne E-OBS pour exactement le même jour et exactement au même endroit, à l'aide du package R *easyclimate* (Cruz-Alonso et al. 2023). La base E-OBS permet d'accéder aux données de températures journalières (moyenne, maximum et minimum) depuis le 1er janvier 1950. Les données sont disponibles au format raster ou grid, à une résolution de 30 km par 30 km, et sont issues de l'interpolation spatiale de plus de 3700 postes météorologiques en Europe. Enfin, les valeurs de l'*offset* journalier ont été agrégées au mois pour générer des cartes de l'effet tampon ou *offset* forestier par mois et valable sur la période 2000-2020.

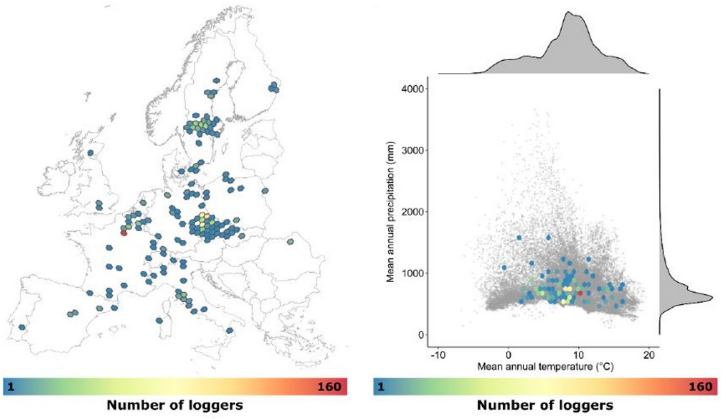

FIGURE 55 – Couverture géographique (à gauche) et représentativité climatique (à droite) des capteurs de température sous-couvert forestier utilisés pour spatialiser l'effet isolant des forêts en Europe. Chaque hexagone sur la carte de l'Europe représente une unité spatiale de surface égale à environ 2600 kilomètre carré et indique le nombre de capteurs installés en contexte forestier. Figure modifiée de Haesen et al. (2021) dans *Global Change Biology*.

Afin de pouvoir interpoler spatialement la variable d'*offset* des températures moyennes mensuelles pour l'ensemble des forêts européennes qui sont couvertes par le jeu de données de calibration ou d'apprentissage (Figure 55), nous avons utilisé une approche emprunté au domaine de l'intelligence artificielle : les arbres de régression de Breiman ou *Boosted Regression Trees* (BRTs) pour être précis. L'apprentissage automatique (cf. *machine learning*) par arbre de décision est une technique de modélisation très adaptée pour l'interpolation d'une variable à prédire tant que l'on reste dans la gamme couverte par les données utilisées en entrée, pendant la phase de calibration ou d'apprentissage, avec un fort pouvoir prédictif mais un pouvoir explicatif limité et donc peu adapté pour l'extrapolation au-delà de la

gamme d'apprentissage. Dans cette structure arborescente des BRTs, les variables en entrée ou prédictives représentent les nœuds ou embranchements de l'arbre décisionnel menant aux feuilles qui représentent les valeurs de la variable cible à prédire, l'*offset* ici (Figure 56).

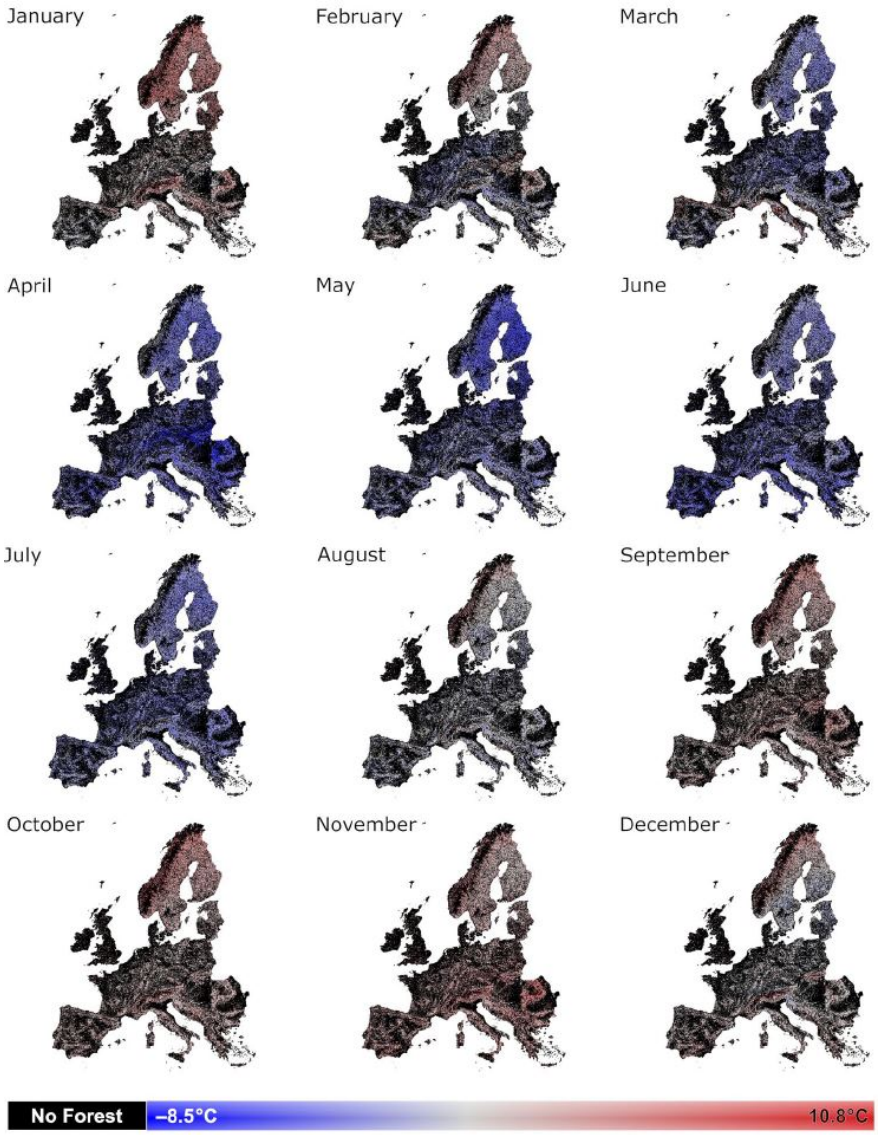

FIGURE 56 – Cartes des prédictions, à 25 m de résolution, de l'*offset* des températures moyennes mensuelles à 15 cm au dessus du sol sur la période 2000-2020. Figure extraite de Haesen et al. (2021) dans *Global Change Biology*.

Dans le cas présent, nous avons réquisitionné un total de 20 variables prédictives dont des variables décrivant la topographie (p.ex. la pente et l'exposition du versant), la couverture végétale (p.ex. le pourcentage de couvert d'arbres de type feuillus ou résineux) et aussi les conditions macroclimatiques (p.ex. la moyenne des précipitations annuelles sur la période 1970-2000) de chacune des 1197 localités forestières évoquées plus haut (Figure 55). Le mois de l'année (cf. de janvier à décembre) ainsi que la hauteur du capteur de température de

l'air, comprise entre 0 et 1 m, ont été incluses dans la liste des 20 variables prédictives qui composent les nœuds de chaque arbre décisionnel sachant que plusieurs arbres décisionnels ont été ajustés par une approche de ré-échantillonnage du jeu de données de calibration (cf. *bootstrap* ou tirage aléatoire avec remise). Les 18 autres variables prédictives utilisées dans nos arbres décisionnels sont disponibles au format raster ou grid et ont été agrégées, ou désagrégées suivant la résolution native, à une résolution finale de 25 m pour l'ensemble de l'Europe. C'est notamment via ces cartes de variables prédictives, dont certaines sont spatialisées à très fine résolution spatiale (p.ex. le pourcentage de couvert arboré issu d'images satellites à 20 m de résolution) que nous avons été en mesure de générer, à 25 m de résolution sur l'Europe, les prédictions de l'*offset* des températures moyennes pour chacun des 12 mois de l'année et pour une température de l'air à une hauteur de 15 cm au dessus du sol (Figure 56). Pour chaque carte, un masque a été appliqué pour n'afficher que les zones forestières.

Sur la période couverte par nos données (2000-2020), nos résultats montrent que les forêts d'Europe refroidissent l'air sous la frondaison des arbres de 2,1°C, en moyenne, en période estivale et maintiennent des températures de 2°C supérieures à celle de l'air ambiant, hors forêt, pendant les mois de décembre, janvier et février. L'ampleur de cette moyenne mensuelle de l'effet tampon ou isolant des forêts européennes est en accord avec ce qui a déjà été publié dans la littérature scientifique européenne (Renaud et Rebetez 2009 ; Arx, Dobbertin, et Rebetez 2012) mais c'est la première fois qu'une telle carte a été produite sur un territoire aussi vaste (cf. étendue continentale) et à une résolution spatiale aussi fine (cf. 25 m). En hiver, la forêt va agir de façon passive comme une couverture isolante, à l'instar de la laine de verre dans une maison. En été, cette couverture isolante va avoir en plus un effet actif de brumisateur naturel puisque chaque arbre, par l'activité photosynthétique, va transpirer l'eau du sol qui remonte le réseau de vaisseaux du xylème pour sortir par les stomates. Ce processus actif de transpiration va rafraîchir la température ambiante de façon significative. En été, certains arbres comme les hêtres ou les chênes ont d'ailleurs un pouvoir isolant plus important que d'autres. Le différentiel de température entre ce qui se passe en-dehors et au sein même des écosystèmes forestiers tempérés peut parfois atteindre 8°C suivant les situations. Par exemple, dans l'Oise, en forêt domaniale de Compiègne dominée par le hêtre, il fait en moyenne, sur l'année, 3°C de moins sous le couvert forestier qu'en dehors de la forêt (Figure 57). Cet effet isolant offre donc un abri indéniable pour la faune et la flore vivant en forêt. Nos travaux montrent donc que les forêts, en plus de constituer des puits de carbone et des réserves de chasse et de bois, fournissent aussi un service écosystémique de régulation du climat trop peu mentionné, et pourtant capital dans le contexte actuel. Cependant, si les sécheresses, les activités humaines et les tempêtes continuent à s'intensifier à l'avenir, l'isolation offerte par les forêts pourrait être mise à mal, mettant ainsi en péril ces écosystèmes. Les vagues de chaleur répétées avec des températures maximales journalières dépassant allègrement les 40°C ont un impact négatif sur l'activité de transpiration des arbres : quand il fait trop chaud, les stomates des feuilles se ferment pour éviter la cavitation et parfois le feuillage tombe prématurément pour limiter les pertes d'eau créant ainsi des ouvertures ou trouées dans la canopée forestière. Lorsque la canopée s'ouvre, la lumière passe et le réchauffement s'accélère encore plus dans le sous-étage forestier. Ce n'est donc pas seulement le climat qui influence la biodiversité mais aussi la biodiversité, et les arbres notamment, qui influencent le climat en le régulant localement.

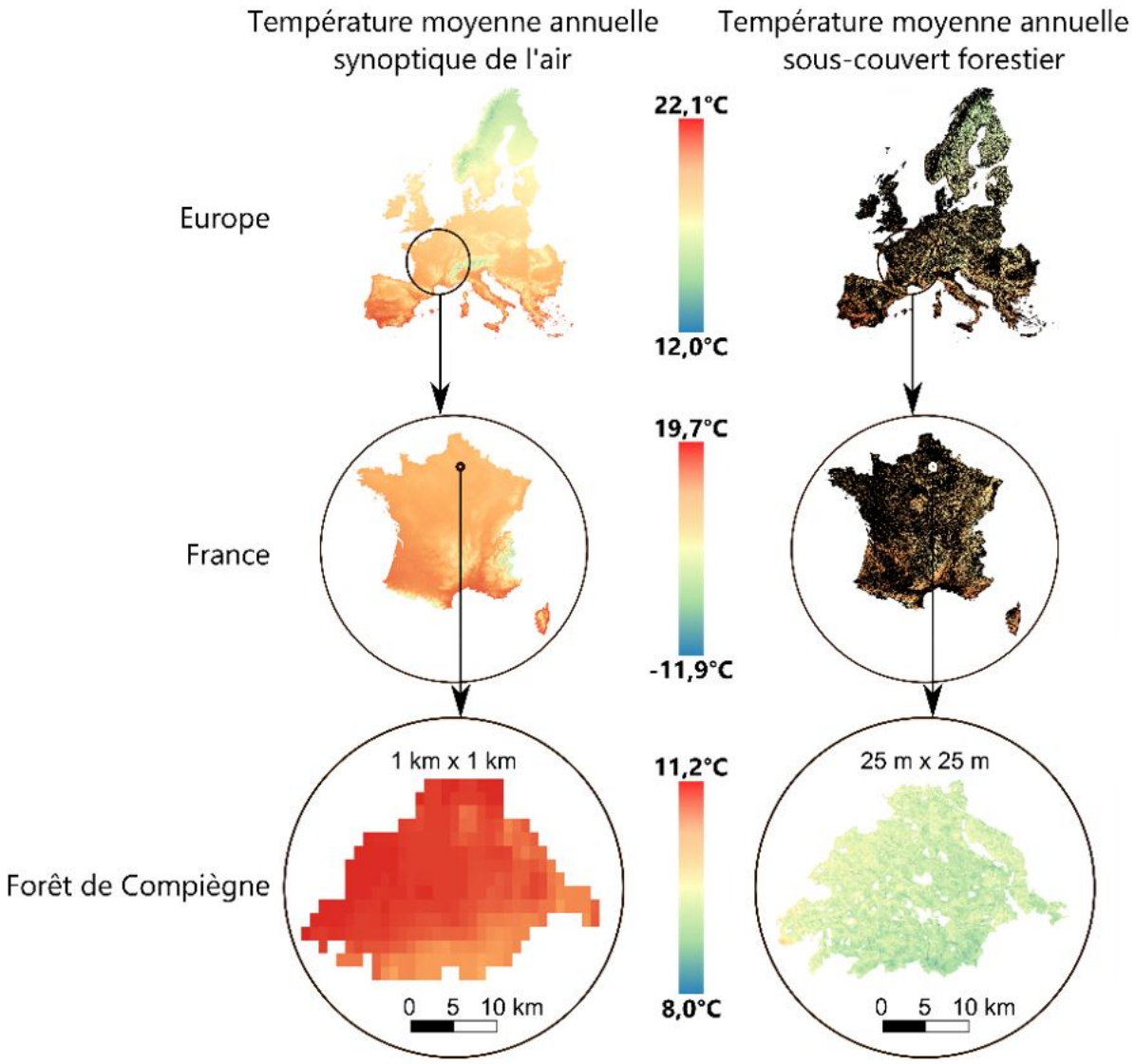

FIGURE 57 – Cartes comparant les températures moyennes annuelles de l'air en conditions synoptiques (à gauche) et sous couvert forestier (à droite). Les cartes de gauche montrent les températures moyennes annuelles telles que prédites par la spatialisation des séries climatologiques longues (1970-2000) issues de données de postes météorologiques (Source : WorldClim). Les cartes de droite montrent les températures moyennes annuelles pour la même période (1970-2000) mais telles que ressenties sous le couvert forestier. Les zones en noir, à droite sur les cartes de l'Europe et de la France, correspondent aux zones non-forestières. La dernière fenêtre de zoom montre la spatialisation des températures sur l'ensemble de la forêt domaniale de Compiègne, dans l'Oise, qui couvre une surface de 14357 ha. Figure modifiée de Haesen et al. (2021) dans *Global Change Biology*.

L'avantage de fournir une carte de l'effet tampon des forêts, ou *offset*, sur la température de l'air est que l'on peut ensuite ajouter la valeur de l'*offset* à la carte macroclimatique de température correspondante, issue des bases CHELSA ou WorldClim, pour produire une carte de la température microclimatique telle qu'elle est réellement ressentie à 15 cm au dessus du sol et sous le couvert des arbres. Par exemple, on peut calculer la moyenne des 12 cartes de l'*offset* mensuel (Figure 56) pour générer un *offset* de la température moyenne annuelle que l'on vient ensuite ajouter à la carte des températures moyennes annuelles de WorldClim ou CHELSA, si possible sur la même période 2000-2020 que celle couverte par la carte de l'*offset*. La carte résultante donne ainsi les températures moyennes annuelles telles que ressenties, sur la période 2000-2020, par des organismes comme les plantes du tapis herbacé qui vivent sous le couvert forestier et à proximité du sol (0-15 cm). La Figure 57 illustre cet exemple avec un zoom sur la forêt domaniale de Compiègne, dans l'Oise, pour montrer la différence de résolution spatiale entre la carte initiale (à gauche) représentative du macroclimat et la carte finale (à droite) représentative de la diversité des microclimats forestiers.

Maintenant que je viens de prouver qu'il est possible de générer des cartes des températures non seulement à très fine résolution spatiale mais surtout représentatives des conditions telles qu'elles sont réellement ressenties par des organismes vivant sous le couvert des arbres, par exemple, il ne reste plus qu'à tester si l'utilisation de ces nouvelles cartes des températures microclimatiques expliquent mieux, ou pas, la distribution des organismes au sein de leurs habitats par rapport aux cartes des températures macroclimatiques basées sur les mesures issues des postes météorologiques. C'est l'objet de la dernière partie de ce chapitre qui permet finalement aux modèles de niche, ou modèles de distribution d'espèce aussi appelés modèles de qualité de l'habitat (Guisan et Zimmermann 2000), de capturer la notion de microrefuge difficilement approchable sans l'incorporation des processus microclimatiques évoqués jusqu'ici.

5.3 Intégrer les Microclimats dans les Modèles de Niche

Avant de pouvoir discuter de l'intégration des processus microclimatiques dans les modèles de niche, aussi appelés modèles de distribution d'espèce ou encore modèles de qualité de l'habitat (Guisan et Zimmermann 2000), il est nécessaire de revenir sur les fondements du concept de niche écologique et de la dualité qui existe entre niche et distribution (Colwell et Rangel 2009 ; Soberón et Nakamura 2009). Tout d'abord, il est important de bien garder à l'esprit que la niche écologique et la distribution géographique d'une même espèce sont pratiquement comme les deux faces d'une même pièce et que l'on ne peut pas vraiment concevoir l'un sans l'autre. Cette dualité entre niche et distribution, ou biotope (Figure 58), d'une espèce remonte à George Evelyn Hutchinson (1903-1991) qui fût le premier à attribuer le concept de niche à l'espèce plutôt qu'à l'environnement comme l'avaient fait avant lui Joseph Grinnell (1877-1939) et Charles Sutherland Elton (1900-1991) (Colwell et Rangel 2009).

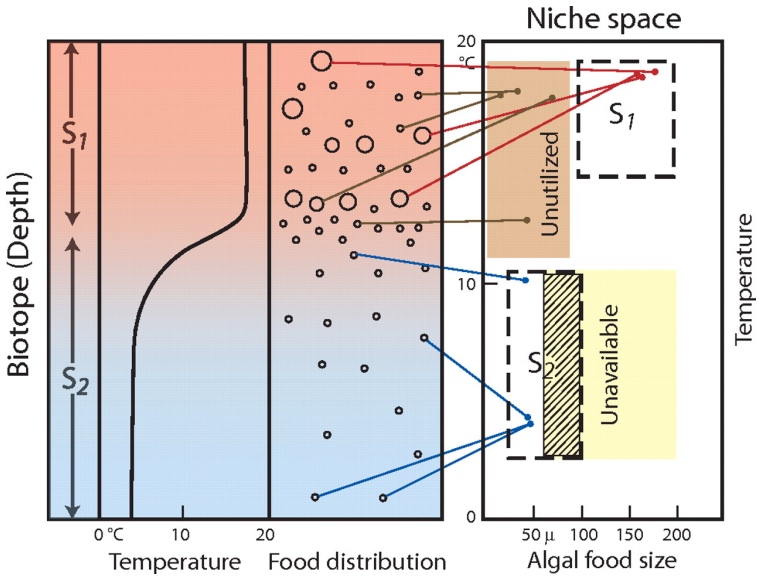

FIGURE 58 – Illustration de la dualité introduite par George Evelyn Hutchinson (1978) entre niche écologique et distribution géographique de deux espèces lacustres hypothétiques et consommatrices de microalgues. L'une des deux espèces affectionne les eaux de surface plus chaudes et plus riches en microalgues de toutes les tailles tandis que l'autre affectionne les eaux plus profondes et plus froides, là où les microalgues de grandes tailles ne sont pas disponibles. Le rectangle de gauche représente l'espace géographique du lac simplifié à une dimension spatiale : la profondeur. Le rectangle de droite représente l'espace écologique simplifié à deux dimensions : la température et la taille des microalgues. Le rectangle de gauche donne également la distribution spatiale, en profondeur, de la température et de la nourriture disponible suivant la taille des microalgues. La partie hachurée à l'intersection du rectangle jaune et de la niche de la seconde espèce représente la portion de la niche non réalisée car la ressource en microalgues de tailles intermédiaires n'est pas disponible à cette profondeur dans ce lac en particulier. Figure extraite de Colwell and Rangel (2009) dans les *Proceedings of the National Academy of Sciences* (PNAS) et inspirée d'une figure réalisée par George Evelyn Hutchinson en 1978 dans *An Introduction to Population Biology*.

5.3.1 La Place des Processus Microclimatiques dans le Concept de Niche

C'est en 1957, dans ses fameuses *Concluding remarks*, que George Evelyn Hutchinson définit la niche écologique d'une espèce comme une abstraction rassemblant les conditions environnementales non consommables ou *scenopoétiques* (p.ex. la température ou le pH du sol) ainsi que les ressources consommables ou *bionomiques* (c.a.d. la quantité de nourriture vivante ou bien une ressource abiotique directement consommée par l'espèce cible comme l'azote consommé par les plantes) nécessaires à la survie et à la reproduction de l'espèce. Il illustra cette abstraction par un hypervolume à n dimensions dont l'intersection des gammes le long de chaque dimension permet d'encapsuler la niche de l'espèce (Figure 58). Dans son fameux exemple de deux espèces lacustres hypothétiques (S_1 et S_2), dont les distributions dans l'espace géographique – un lac – sont simplifiées à une dimension unique qui est la profondeur de l'eau, George Evelyn Hutchinson illustre l'espace écologique de la niche dans un plan simplifié à deux dimensions (Figure 58) (Colwell et Rangel 2009) : la température (cf. variable scénopoétique) et la taille des microalgues qui sont consommées (cf. variable bionomique) par ces deux espèces, certainement des cladocères comme les daphnies. On voit bien que dans ce plan, les deux espèces hypothétiques n'occupent pas le même espace écologique et que pour l'espèce S_1, une partie de la ressource en microalgues n'est pas consommée malgré sa disponibilité (cf. les microalgues de petites tailles) tandis que pour l'espèce S_2, une partie de la ressource en microalgues (cf. les microalgues de grandes tailles) n'est même pas disponible à cette profondeur.

C'est aussi à George Evelyn Hutchinson que l'on doit la distinction entre *niche réalisée* et *niche fondamentale* (Colwell et Rangel 2009). A l'origine, cette distinction permettait d'expliquer le fait que deux espèces puissent avoir deux niches écologiques qui se recoupent dans certaines conditions de l'hypervolume mais que l'une de ces deux espèces puisse exclure l'autre par compétition, faisant qu'une partie de l'espace écologique pourtant disponible n'est pas nécessairement occupé pas l'espèce la moins compétitive des deux. Ainsi, la niche réalisée de l'espèce la moins compétitive pouvait être un sous-ensemble de sa niche fondamentale qui n'était pas totalement exprimée du fait de l'exclusion par l'espèce la plus compétitive. Néanmoins, comme le décrivent très bien Colwell et Rangel (2009), la distinction entre niche réalisée et niche fondamentale ne se limite pas à cela. En effet, il se peut également qu'une partie de la niche fondamentale d'une espèce ne soit pas réalisée à un instant donné car la combinaison des conditions et des ressources qui définissent ce sous-ensemble n'existe plus aujourd'hui dans l'espace géographique, mais que cette combinaison a bien existé par le passé, ou bien qu'elle n'existe pas encore mais sera amenée à exister d'après les projections futures. Dans ce cas précis, Jackson et Overpeck (2000) parlent de la niche dite *potentielle* pour qualifier cette partie non-réalisée de la niche fondamentale qui existe dans l'espace géographique mais pour une période donné seulement qui n'est pas la période contemporaine, ce qui est plus ou moins illustré par la partie hachurée dans la Figure 58. Enfin, il se peut aussi que la combinaison des conditions et des ressources qui définissent ce sous-ensemble de la niche non-réalisée existe bel et bien aujourd'hui dans l'espace géographique mais que les localités géographiques qui correspondent à cette combinaison de conditions et de ressources soient simplement inoccupées pour le moment car inaccessibles (cf. barrière géographique) ou trop éloignées du fait des capacités de dispersion limitées de l'espèce en question. Par

conséquent, l'accessibilité de l'habitat mais aussi les capacités de dispersion de l'espèce étudiée peuvent expliquer la différence conceptuelle qui existe entre niche fondamentale et niche réalisée (Austin, Cunningham, et Fleming 1984 ; Jackson et Overpeck 2000). Étant donné que la plupart des outils utilisés aujourd'hui pour caractériser la niche écologique d'une espèce s'appuient sur des observations disponibles, et pas forcément exhaustives, de la distribution de l'espèce cible dans l'espace géographique, il en découle que la niche obtenue est au mieux la niche réalisée et pratiquement jamais la niche fondamentale de l'espèce cible (Colwell et Rangel 2009).

Dans un article très conceptuel sur les changements potentiels dans la niche réalisée d'une espèce au sein de sa niche fondamentale, que ce soit par changement de l'environnement *in-situ* (p.ex. le changement climatique) ou bien par translocation géographique de l'espèce d'un continent vers un autre continent (p.ex. le cas des espèces exotiques potentiellement envahissantes), Guisan et al. (2014) illustrent parfaitement la distinction entre niche réalisée et fondamentale (Figure 59). Sur cet exemple fictif, on peut constater que la distribution observée d'une espèce dans l'espace géographique à un instant donné n'est qu'une réalisation, parmi d'autres, de la niche fondamentale qui a été altérée par l'une ou plusieurs des trois raisons évoquées par Colwell et Rangel (2009) : (i) la compétition ou tout autre interaction biotique, (ii) l'indisponibilité contemporaine, dans l'espace géographique, de certaines combinaisons de conditions et de ressources favorables, ou (iii) l'inaccessibilité aux combinaisons de conditions et de ressources favorables qui sont pourtant disponibles dans l'espace géographique contemporain. Dans l'exemple de Guisan et al. (2014), l'espace climatique est composé de deux dimensions (cf. température et précipitation) (Figure 59A), tout comme l'espace géographique (cf. longitude et latitude) (Figure 59B). Vous remarquerez que la disposition géographique des villes de Quito, Guayaquil et Rio de Janeiro sur la carte de l'Amérique du Sud est très différente de la disposition de ces mêmes villes dans l'espace climatique : les villes de Quito et Guayaquil sont très proches géographiquement mais très éloignées d'un point de vue des conditions climatiques. N'oubliez pas non plus que les combinaisons climatiques qui sont aujourd'hui non disponibles dans l'ellipsoïde de la niche fondamentale de l'espèce fictive (Figure 59C) pourraient l'être à l'avenir ou bien l'ont peut-être été par le passé, ce que Jackson et Overpeck (2000) qualifient de niche potentielle et ce qui semble différer de la définition de niche potentielle vue par Guisan et al. (2014). En effet, d'après Guisan et al. (2014), la niche potentielle est représentée par l'union de la niche réalisée, en bleue, et des combinaisons climatiques de la niche fondamentale qui sont déjà disponibles dans l'espace géographique contemporain de l'Amérique du Sud mais non occupées du fait de l'exclusion biotique (p.ex. par compétition), en vert, ou de la limitation à la dispersion, en rouge. Par conséquent, on comprends bien qu'un modèle de niche calibré uniquement sur les occurrences actuelles, en bleues dans la Figure 59D, permettra de capturer au mieux la niche réalisée mais pas la niche fondamentale. Par contre, la Figure 59D ne montre pas les unités géographiques dont les conditions climatiques sont identiques à celles déjà occupées par l'espèce fictive mais superposées les unes sur les autres dans l'espace climatique de la Figure 59C et qui pourraient être disponibles ailleurs dans l'espace géographique sans avoir encore été colonisées car inaccessibles pour l'espèce fictive. Dans ce cas précis, les prédictions d'un modèle de niche calibré sur les occurrences disponibles en fonction uniquement des deux variables climatiques présentées ici (c.a.d. température et précipitation) permettrait d'identifier non seulement

la distribution réalisée (cf. les occurrences utilisées pour la calibration) mais également une partie de la distribution potentielle (cf. les combinaisons climatiques identiques à celles observées dans la zone d'occurrence mais situées dans des zones géographiques non encore occupées par l'espèce).

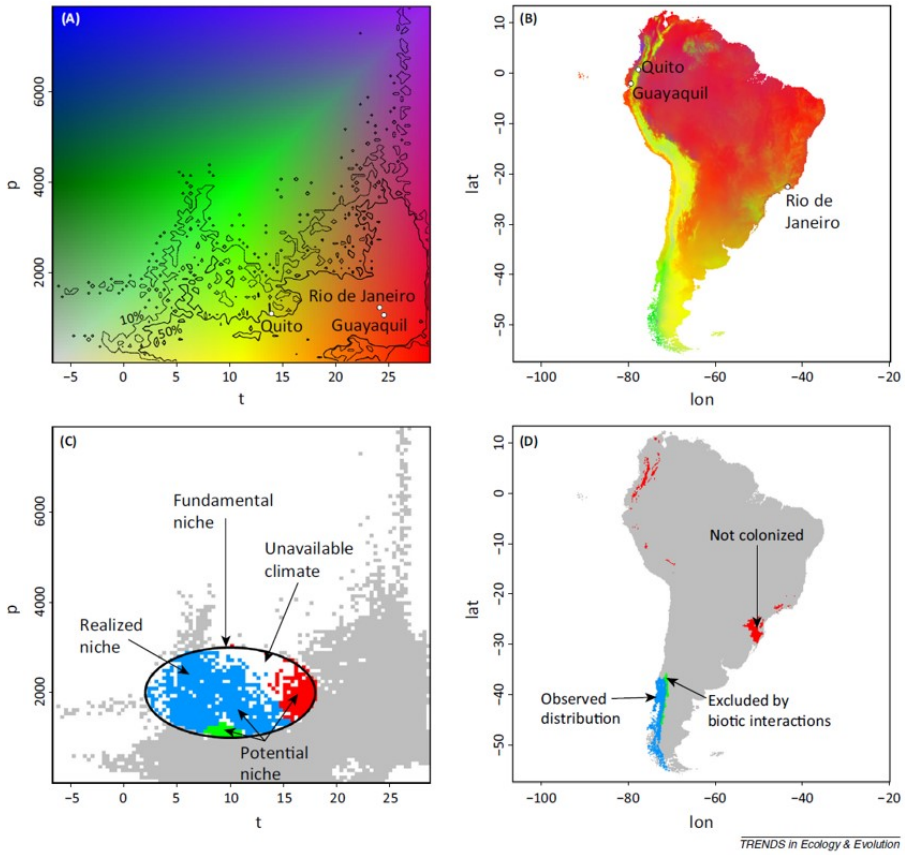

FIGURE 59 – Illustration de la distinction entre niche réalisée et fondamentale. Le premier graphique (A) illustre un espace climatique à deux dimensions que sont la température (t, en degré Celsius) et la précipitation (p, en millimètre) avec la projection, au sein de cet espace, des conditions climatiques disponibles pour l'espace géographique couvert par l'Amérique du Sud (B). Le troisième graphique (C) montre la niche fondamentale supposée d'une espèce fictive qui est représentée par une ellipse. Au sein de cette ellipse, les conditions climatiques en bleues, en verts et en rouges représentent, respectivement, les occurrences réalisées et observées dans l'espace géographique (D), les zones potentiellement favorables climatiquement mais non occupées par exclusion compétition (D) et les zones potentiellement favorables climatiquement mais non colonisées du fait de la limitation à la dispersion (D). Figure extraite de Guisan et al. (2014) dans les *Trends in ecology and Evolution* (PNAS).

Il est donc capital de bien garder à l'esprit que seule une partie de la niche de l'espèce est capturée (cf. la niche réalisée) lorsque l'on calibre un modèle de niche à un instant donné mais que la distribution prédite par ce modèle pour la période contemporaine des observations peut s'étendre au-delà de la distribution réalisée et permettre d'identifier des zones potentiellement favorables au regard des variables utilisées pour calibrer le modèle. En

d'autres termes, aucun modèle de niche ne permet de capturer la niche fondamentale dans sa globalité, même si certaines tentatives ont vu le jour. En s'aidant de données fossiles (p.ex. des grains de pollens pour les végétaux), Maiorano et al. (2013) ont tenté de se rapprocher, itérativement, de la niche fondamentale du hêtre, du sapin pectiné et de l'épicéa commun en Europe. Pour cela, les auteurs ont calibré, pour une même espèce, plusieurs modèles de niche sur la base des occurrences de grains de pollens retrouvés dans les couches sédimentaires lacustres, témoignage de la distribution à différentes périodes de temps entre 13000 ans et 1000 ans av. J.-C. Cette approche par incrémentation a permis aux auteurs de reconstruire les différentes niches réalisées du hêtre, du sapin pectiné et de l'épicéa commun sur cette longue période de temps et qui une fois cumulées entre elles permettent de remplir une partie de la niche fondamentale, sans pour autant savoir si on a complétement exploré cette niche fondamentale. Comme le rappellent Colwell et Rangel (2009), il faudrait des expérimentations réalisées en laboratoire pour se rapprocher un tant soit peu de la notion de niche fondamentale d'une espèce. Cela nécessiterait notamment de tester toutes les combinaisons possibles sur l'ensemble des gammes possibles pour les variables scénopoétiques (p.ex. la température et le pH du sol pour une plante) et bionomiques (p.ex. la ressource en eau et en azote pour une plante) nécessaires à la survie et à la reproduction de l'espèce cible tout en excluant les interactions avec d'autres espèces qui ne seraient pas directement consommées par l'espèce cible (cf. variables bionomiques). Inutile de rappeler qu'en testant toutes les combinaisons possibles de conditions et de ressources en laboratoire, cela lève toutes les contraintes liées à l'accessibilité à ces ressources.

Maintenant que les bases, ou fondations, du concept de niche sont bien posées et que les jalons entre niche réalisée et fondamentale sont bien disposés, je vais pouvoir incorporer la place des processus microclimatiques et leurs rôles dans la dualité niche-distribution ou niche-biotope de George Evelyn Hutchinson. Vous allez me dire : "*tout cela pour ça !*". Je vous l'accorde, je me suis peut-être un peu laissé aller à la divagation tant ce sujet me passionne depuis mes premiers pas en écologie. Ceci dit, c'est important de bien avoir ces bases en tête pour comprendre la suite. Donc j'en reviens aux processus microclimatiques. Mais avant cela, prenons un petit raccourci par les chemins de traverses empruntés par Jorge Soberón. Je sais, vous vous dites : "*c'est pas vrai, le voilà qui recommence !*". Désolé, c'est plus fort que moi. Bref, pour simplifier la représentation du concept de niche écologique réalisée, Soberón et Nakamura (2009) ont introduit le diagramme BAM (Figure 60). Dans ce diagramme, l'enveloppe abiotique (A) représente l'ensemble des conditions environnementales ou scenopoétiques, comme les conditions climatiques (p.ex. la température) et édaphiques (p.ex. le pH du sol), qui sont théoriquement favorables à la survie de l'espèce cible et qui définissent sa distribution dite *potentielle* en l'absence de compétiteurs, de prédateurs ou de pathogènes et sans aucune contrainte d'accessibilité ou de limitation à la dispersion. L'enveloppe biotique (B) représente l'ensemble du réseau d'interaction biotique de l'espèce cible, c.a.d. l'espace géographique que l'espèce cible partage avec toutes les autres espèces avec qui elle interagit, que ce soit des espèces compétitrices, prédatrices, parasites ou symbiotiques. L'enveloppe associée aux capacités de dispersion ou de mouvement (M) représente l'espace géographique théoriquement accessible à l'espèce cible. L'intersection des trois enveloppes B, A et M représente donc la distribution dite *réalisée* de l'espèce cible et encapsule toutes les occurrences de l'espèce cible dans l'espace géographique.

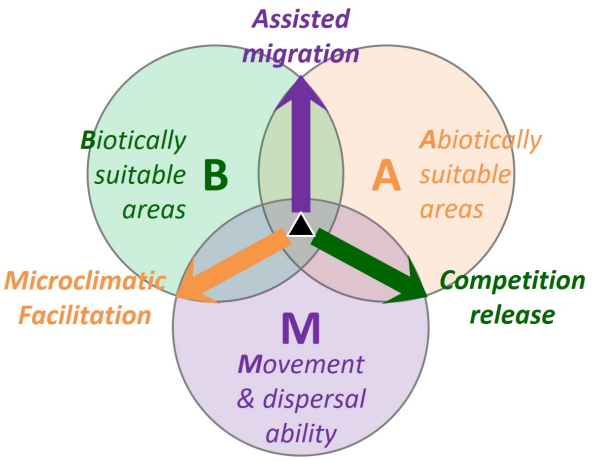

FIGURE 60 – Représentation conceptuelle, au format diagramme de Venn, des trois grandes composantes qui définissent un modèle de niche ou modèle de distribution d'espèce. Ce diagramme, appelé diagramme BAM, est une abstraction de l'espace géographique dans un espace multidimensionnel qui encapsule les occurrences de l'espèce cible dans un sous-ensemble contenant à la fois les conditions biotiques (B) et abiotiques (A) favorables à l'espèce cible tout en restant accessible à l'espèce cible de part ses facultés de mouvement (M) ou de dispersion. Diagramme BAM inspiré et modifié de Soberón and Nakamura (2009) dans les *Proceedings of the National Academy of Sciences* (PNAS).

L'intérêt du diagramme BAM est de pouvoir réfléchir à plusieurs scénarios affectant la distribution réalisée de l'espèce cible en modifiant certains paramètres qui vont agir sur la distribution potentielle et ainsi permettre d'identifier des zones potentiellement favorables pour l'espèce étudiée. En retirant la contrainte liée à l'accessibilité, p.ex. par migration assistée ou translocation de certaines populations, l'espèce cible peut ainsi coloniser et occuper de nouveaux sites qui sont favorables d'un point de vue des conditions abiotiques et biotiques : l'intersection entre les enveloppes B et A (Figure 60). En retirant une espèce compétitrice du système, l'espèce cible peut naturellement coloniser les espaces qui lui sont accessibles et qui sont favorables d'un point de vue des conditions abiotiques là où l'espèce compétitrice était présente : l'intersection entre les enveloppes A et M (Figure 60). Enfin, certaines espèces qui cohabitent avec l'espèce cible peuvent lever une contrainte abiotique liée a des conditions macroclimatiques défavorables en générant un microclimat local qui devient plus favorable pour l'espèce cible, ce qui permet à l'espèce cible de coloniser des espaces qui lui sont accessibles et dont les conditions abiotiques sur le plan macroclimatique semblent pourtant défavorables : l'intersection entre les enveloppes M et B (Figure 60).

Nous y voilà ! C'est l'altération des conditions abiotiques (A), comme la température, par le biotique (B) qui permet d'intégrer les processus microclimatiques dans le concept de niche écologique réalisée et donc dans le moteur même des modèles de niches ou modèles de distribution d'espèces. Si on reprend l'exemple des espèces végétales qui vivent dans les sous-bois, les conditions scenopoétiques de températures réellement ressenties par ces espèces ne sont pas celles qui sont utilisées (cf. les températures synoptiques mesurées par les postes

météorologiques situés hors-couvert forestier) pour calibrer la plupart des modèles de niche tels que nous les connaissons aujourd'hui. En effet, ces températures sont altérées, et même tamponnées, par le couvert de la canopée forestière sus-jacente composée par d'autres espèces végétales. Même si un modèle de niche basé sur la température synoptique capture un signal statistique permettant de corréler la présence d'une espèce du sous-bois à la température synoptique ressentie hors-couvert forestier, ce signal est faussé. Pire, comme nous allons le voir dans la partie suivante dans le cas des modèles d'espèces de la sous-trame boisée qui sont calibrés sur des températures synoptiques, il se peut : (i) que la courbe de réponse de l'espèce cible vis-à-vis de la température soit systématiquement biaisée dans le même sens, en surestimant l'optimum thermique réel, et (ii) que la tolérance thermique de l'espèce cible soit systématiquement surestimée par rapport à la niche réalisée de l'espèce. Ces deux biais peuvent simplement s'expliquer du fait du pouvoir tampon des forêts qui, comme vu précédemment, lisse les extrêmes chauds et froids de la température synoptique.

5.3.2 Le cas des Espèces de la Sous-trame Boisée : Conceptualisation

Pour illustrer quelles peuvent être les conséquences de l'intégration des processus microclimatiques dans les modèles de niche, prenons le cas d'une espèce végétale fictive présente dans le biotope de la sous-trame boisée des hêtraies européennes et que nous appellerons ici : *Polystichum virtualis* (P45). Considérons également une seule et unique variable scénopoétique pour définir la niche de cette espèce : la température (Figure 61).

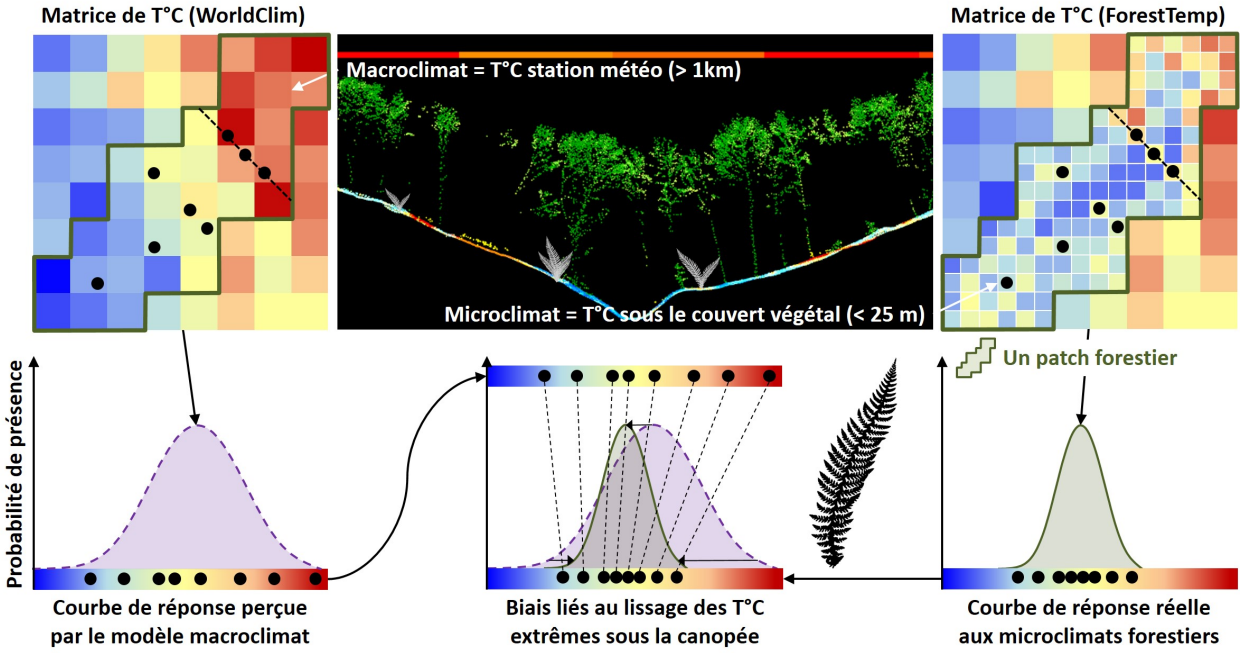

FIGURE 61 – Effets supposés de l'intégration des microclimats forestiers dans les modèles de niche sur la courbe de réponse d'une espèce fictive (*Polystichum virtualis*) de la sous trame boisée. Une fenêtre paysagère, centrée sur un patch forestier fictif, est affichée de part et d'autre de l'image centrale qui représente une coupe, en pointillé sur la fenêtre, qui traverse le patch forestier. La fenêtre de gauche se base sur une interpolation des températures synoptiques telles que mesurées par les stations météorologiques, comme c'est le cas pour la base WorldClim dont la résolution spatiale est kilométrique (Fick et Hijmans 2017). La fenêtre de droite se base sur les températures telles que ressenties sous le couvert forestier, comme c'est le cas pour la base européenne ForestTemp dont la résolution spatiale est de 25 m de côté (Haesen et al. 2021). Attention, la taille des pixels n'est pas à l'échelle et sert uniquement à illustrer une différence de résolution spatiale entre macroclimat et microclimat. L'image centrale est extraite de Lenoir et al. (2017) dans *Ecography* et provient de la couverture LiDAR aéroportée au-dessus de la forêt domaniale de Compiègne (France), dont le survol a été réalisé à l'hiver 2014 (Source : *Office national des forêts*, ONF).

Fort des connaissances accumulées au cours de ce chapitre 3, notamment dans le sous-chapitre sur la quantification du pouvoir isolant des forêts, nous savons désormais que les températures maximales ressenties sous-couvert forestier sont 4,1°C plus fraîches, en moyenne, qu'hors-couvert forestier tandis que les températures minimales sont 1,1°C plus chaudes, en moyenne,

sous-couvert qu'hors-couvert forestier (P85). Pour ce qui est des températures moyennes mensuelles, les forêts européennes refroidissent l'air sous la frondaison des arbres de 2,1°C, en moyenne, pendant les mois de juin, juillet et août et maintiennent des températures plus chaudes de 2°C, en moyenne, pendant les mois de décembre, janvier et février par rapport à l'air ambiant situé hors forêt (P151). Par conséquent, et sur l'ensemble de l'année, les extrêmes froids et chauds sont atténués sous le couvert de la canopée forestière. Dans le cas des forêts dominées par les espèces feuillues, dont la transpiration est surtout effective en été, cet effet tampon de la canopée est plus marqué sur les extrêmes chauds, en été, que sur les extrêmes froids, en hiver (P180). Le réchauffement des températures hivernales sous le couvert des arbres est plus marqué dans les peuplements dominés par les essences résineuses que dans les peuplements dominés par les essences feuillues, surtout en janvier pour le cas des forêts européennes (P151).

Prenons le cas d'un peuplement forestier dominé par le hêtre (*Fagus sylvatica*) que notre fougère fictive, *Polystichum virtualis*, affectionne particulièrement (Figure 61). En été, la température maximale au plus chaud de la journée, vers 14H00 ou 15H00, peut chuter de plusieurs degrés Celsius là où le couvert forestier est le plus dense : entre 4 et 8°C par rapport à la température synoptique de l'air telle qu'elle est mesurée sous un abri ventilé dans un poste météorologique classique. En hiver, c'est l'inverse, mais la réduction des extrêmes froids est certes moins marquée que la réduction des extrêmes chauds en contexte de forêt feuillue. On peut donc raisonnablement supposer que l'amplitude thermique annuelle ressentie par le polystic virtuel sous le couvert d'une hêtraie et sur l'ensemble de sa distribution, sera bien moindre que l'amplitude thermique annuelle calculée à partir des données issues d'un poste météorologique. La Figure 61 illustre cette troncation du gradient de température réellement utilisé par notre espèce fictive, plus importante à l'extrémité la plus chaude du gradient. Par conséquent, si on s'en tient aux températures telles qu'elles sont ressenties tout au long de l'année sous le couvert de la canopée forestière, la véritable courbe de réponse de notre fougère fictive, *Polystichum virtualis*, le long du gradient de température serait bien plus étroite qu'elle n'y paraît avec un modèle de niche basé sur la température synoptique. Du fait de la troncation plus importante sur les extrêmes chauds, il est également attendu que l'optimum thermique de l'espèce soit décalé vers la gauche du gradient de température, c.a.d. vers des conditions plus fraîches, en moyenne. C'est exactement ce que Harwood, Mokany, et Paini (2014) mettent en avant dans la critique qu'ils ont écrite des travaux de De Frenne et al. (2013) (Figure 62). Pour Harwood, Mokany, et Paini (2014), les processus microclimatiques doivent faire partie intégrante des modèles de distribution des espèces végétales de la sous-trame boisée. Cela passe obligatoirement par une cartographie des températures telles qu'elles sont réellement ressenties par les organismes de la sous-trame boisée. Pour cela, nos travaux présentés un peu plus haut dans ce chapitre, concernant la spatialisation de l'effet tampon des forêts à l'échelle de l'Europe (P151), sont une étape capitale vers l'intégration des microclimats dans les modèles de niche.

En plus de l'importance de tenir compte des processus microclimatiques forestiers sur la forme de la courbe de réponse, ou niche climatique, des espèces de la sous-trame boisée (Figure 61), telle que capturée par des modèles de niche calibrés sur des données contemporaines ou passées, il faut également tenir compte de la dynamique des changements tels que ressentis sous le couvert des arbres. Ainsi, il faut pouvoir intégrer un autre phénomène qui est que

l'effet moyen du réchauffement global tel qu'il est ressenti depuis plusieurs décennies sous le couvert de la canopée forestière est – et sera – peut-être différent de l'effet moyen du réchauffement tel qu'il est prédit par les modèles de circulation globaux qui sont calés sur les données de la température synoptique mesurée par les postes météorologiques. On sait même déjà que dans certaines situations de densification du couvert forestier au cours du temps, la tendance moyenne à long terme est à la baisse des températures ressenties par la flore du tapis herbacée qui vie sous le couvert des arbres tandis que le macroclimat extérieur se réchauffe (P103). A l'inverse, en cas d'éclaircies successives du peuplement et d'ouverture progressive du couvert, la tendance moyenne à long terme peut conduire à une hausse des températures ressenties par la flore herbacée située sous-couvert forestier qui est supérieure à la hausse des températures mesurées hors-couvert forestier. Il existe donc une forme de découplage entre la tendance d'évolution à long terme – sur plusieurs décennies – des températures telles que ressenties à l'intérieur de l'habitat forestier et ce qui se passe à l'extérieur.

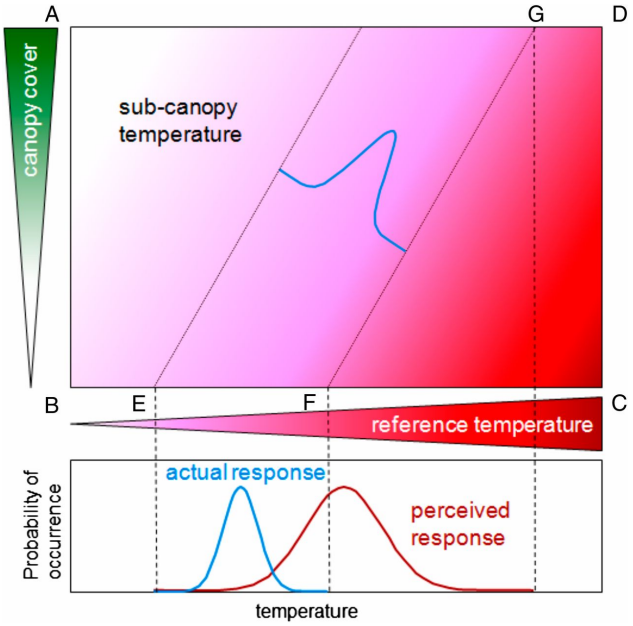

FIGURE 62 – Effet du couvert végétal en forêt sur la courbe de réponse à la température d'une espèce qui vit dans la sous-trame boisée. La courbe de réponse en rouge est celle perçue par un modèle de niche calibré sur les températures synoptiques de l'air mesurées sous abri ventilé au sein d'un poste météorologique. La courbe en bleue est la véritable courbe de réponse de l'espèce vis-à-vis des températures telles qu'elles sont réellement ressenties sous le couvert forestier et suivant la densité du couvert. Figure extraite de Harwood et al. (2014) dans les *Proceedings of the National Academy of Sciences* (PNAS).

Par conséquent, l'effet de découplage potentiel dans l'évolution des températures (hors-couvert *vs.* sous-couvert forestier) sur le long terme (cf. plusieurs décennies) s'ajoute à l'effet tampon de la canopée qui lisse les extrêmes de température à plus court terme (cf. fluctuations journalières et saisonnières) (Figure 63). Non seulement l'effet tampon de la canopée forestière modifie la courbe de réponse de la niche réalisée des espèces qui vivent dans le sous-bois mais l'évolution de la structure de cette canopée forestière sur le long terme (cf. densification

ou ouverture du couvert) peut complétement altérer la dynamique de redistribution des espèces de la sous-trame boisée vers des trajectoires qui peuvent même aller à l'encontre de la trajectoire telle que prédite par la dynamique des changements du macroclimat (P103). En effet, la composition du couvert végétal et sa structure ne sont pas statique mais évoluent avec le temps (cf. croissance et vieillissement des peuplements) et aussi au grés des perturbations induites par des événements climatiques extrêmes (p.ex. sécheresses et tempêtes) ou par les activités anthropiques (p.ex. coupes rases en forêt ou incendies d'origine humaine). Il est donc indispensable d'intégrer ces dynamiques temporelles de découplage entre macroclimat et microclimat dans les prédictions issues des modèles de niche pour les espèces de la sous-trame boisée. Cependant, si certaines dynamiques de découplage peuvent être plus ou moins prévisibles dans le temps (cf. la croissance des arbres et les opérations sylvicoles qui modifient la structure des peuplements forestiers gérés), celles liées à certaines perturbations (p.ex. les incendies ou les sécheresses) sont plus stochastiques et donc peu prévisibles.

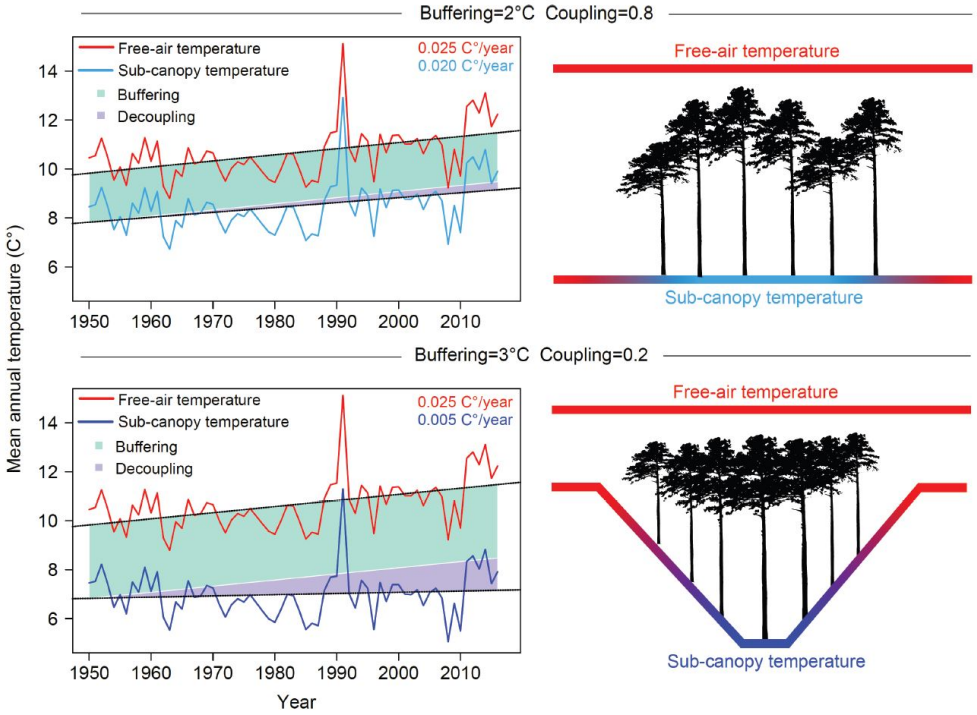

FIGURE 63 – Illustration de l'effet tampon de la canopée forestière et de la topographie locale (p.ex. une situation de ravin encaissé) combiné à l'effet de l'intensité du couplage (ou découplage) entre l'évolution, sur le long terme, des températures moyennes annuelles telles que mesurées par les postes météorologiques, en rouge, et l'évolution des températures telles que ressenties sous le couvert, en bleu. Plus le couplage est faible (resp. fort découplage) et plus la dynamique de réchauffement ressentie sous-couvert forestier est atténuée ou estompée. Attention, dans ces deux scénarios fictifs qui couvrent une période de plus de 60 ans, on suppose que le couvert forestier est stable (cf. pas de coupe rase ou d'éclaircie du peuplement) voir même que le couvert se densifie au cours du temps pour atténuer (cf. scénario du haut) voir annuler (cf. scénario du bas) la trajectoire de réchauffement du macroclimat. Figure extraite de Lenoir et al. (2017) dans *Ecography*.

En forêt, là où les processus de tampon et de découplage des températures sont très prégnants du fait de la complexité de la structure du couvert végétal, l'intégration des microclimats dans les modèles de niche passe par une étape intermédiaire de transformation des températures synoptiques de l'air (cf. telles que mesurées par les postes météorologiques) en températures ressenties sous le couvert végétal (Figure 64). Cette étape clé permettra notamment de mieux informer les modèles de niche ou modèles de (re)distribution d'espèce (Guisan et Zimmermann 2000) sur la vrai forme de la courbe de réponse des espèces de la sous-trame boisée en fonction de la température (Figure 61) mais aussi de mieux estimer les changements microclimatiques à venir, du fait d'un potential découplage (Figure 63), et donc de corriger les tendances de certains modèles de niche à surestimer le risque d'extinction local (Randin et al. 2009). C'est cette perspective de recherche centrée sur l'importance d'intégrer les processus microclimatiques dans les modèles de niche que je n'ai pas cessé de marteler dans mes travaux les plus récents (P45 ; P87). Ces deux articles de perspectives ont par ailleurs fait l'objet de deux récompenses décernées par la revue *Ecography* dans le cadre du **E4 Award** : *The Ecography Award for Excellence in Ecology and Evolution*. Dans la partie suivante, j'illustre une mise en application de cette perspective de recherche que j'ai initiée en 2015. En effet, pour la petite histoire, en novembre 2015, j'avais soumis une proposition de projet (proposition n°714450) en réponse à l'appel à projet 2016 de l'ERC, dans la catégorie *Starting Grant* (ERC-2016-StG), pour un budget total de 1 408 250 €. Même si ma proposition n'a pas été retenue à l'époque, cela ne m'a pas empêché de prouver que mon intuition de départ était bonne et novatrice. La morale de cette histoire est qu'il ne faut pas désespérer mais qu'il faut persévérer pour pouvoir prouver, un jour, que les décisions qui ont été prises par certains évaluateurs à une époque n'étaient pas forcément les bonnes.

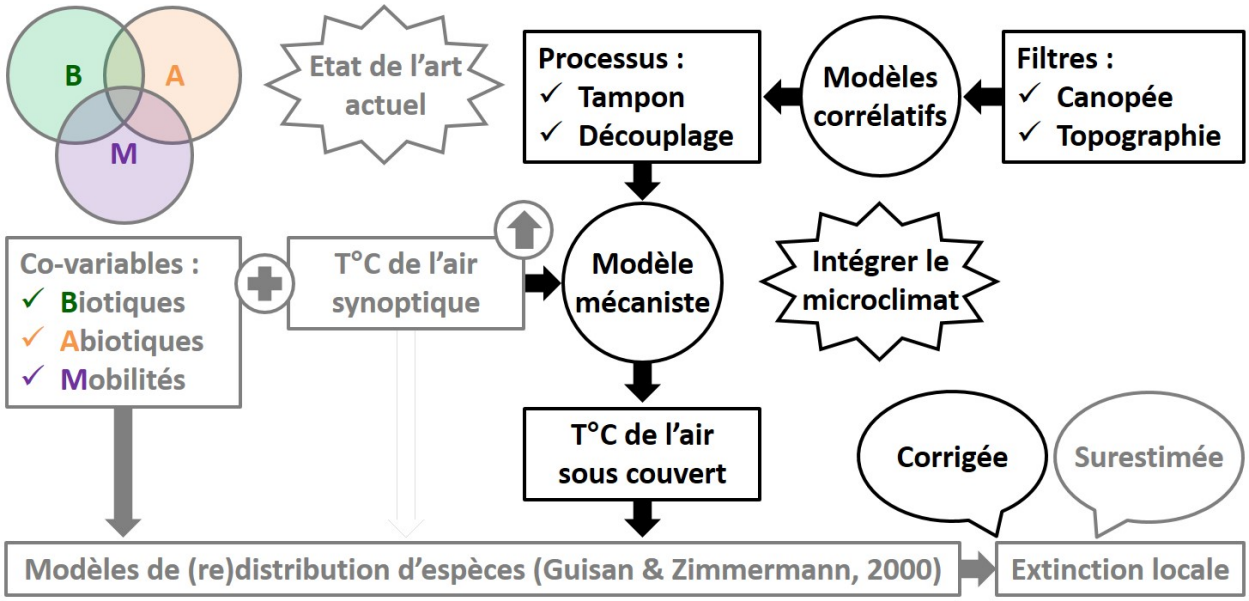

FIGURE 64 – Schéma conceptuel d'intégration des processus microclimatiques sous-couvert forestier pour améliorer les prédictions issues des modèles de niche basés uniquement sur les températures synoptiques.

5.3.3 Le cas des Espèces de la Sous-trame Boisée : Application

Suite à la publication de la première carte européenne des températures moyennes annuelles telles qu'elles sont ressenties sous le couvert forestier (P151) (Figure 65), Stef Haesen et son encadrant de thèse, Koenraad Van Meerbeek, sont venus nous rendre visite à l'automne 2021 dans notre unité de recherche à Amiens. Les raisons de cette visite étaient multiples mais l'un des objectifs principaux était de réfléchir à l'utilisation de cette fameuse carte européenne des températures de la sous-trame boisée, produite par Stef, pour justement mettre en application les perspectives de recherche évoquées dans la partie précédente sur l'intégration des processus microclimatiques dans les modèles de niche (P45 ; P87). Pour initier cette nouvelle collaboration, Stef est resté sur Amiens pendant trois semaines en octobre 2021 en tant que chercheur invité. Nous avons naturellement discuté l'idée de tester les hypothèses évoquées dans la partie précédente quand à la forme de la courbe de réponse des espèces végétales de la sous-trame boisée vis-à-vis de la température. Pour cela, nous avons décidé de comparer les sorties de trois types de modèles de niche différents : (i) un modèle de niche calibré sur les températures issues de la carte de Stef à 25 m de résolution spatiale sur l'Europe et qu'on appellera *microSDM+*, (ii) un modèle de niche calibré sur les températures synoptiques à 1 km de résolution spatiale et qu'on appellera *macroSDM*, et enfin (iii) un modèle de niche calibré sur les températures issues de la carte de Stef mais agrégées à 1 km de résolution spatiale et qu'on appellera *microSDM*.

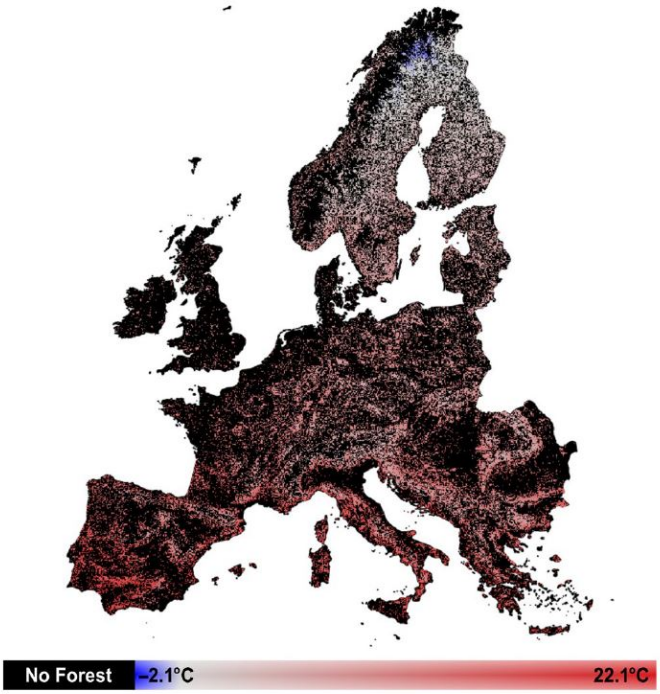

FIGURE 65 – Carte des températures moyennes annuelles (BIO1) telles qu'elles sont ressenties sous le couvert forestier à 15 cm au dessus du sol. Les températures sont données en degré Celsius pour chaque unité spatiale de 25 m de résolution et sont représentatives de la période 2000-2020. Figure extraite de Haesen et al. (2021) dans *Global Change Biology*.

Comme la carte européenne des températures moyennes annuelles ressenties au sein de la sous-trame boisée couvre la période 2000-2020 (P151), il a d'abord fallu générer la carte des températures moyennes annuelles qui reflètent les conditions de températures mesurées par les postes météorologiques sur la même période 2000-2020. Pour cela, nous avons utilisé les données issues de la base TerraClimate (Abatzoglou et al. 2018) qui couvre une plus large fenêtre temporelle (1958-2022) que la base CHELSA (Karger et al. 2020) mais à une résolution spatiale plus grossière (16 km^2). La résolution spatiale des données de TerraClimate a donc été affinée pour atteindre la même résolution que les données de la base CHELSA (1 km^2). La méthode la plus simple pour réaliser cette tâche est celle des anomalies qui consiste à calculer la différence de température pour chacune des 16 unités spatiales de CHELSA qui sont contenues au sein d'une même unité spatiale de TerraClimate et ce sur une période commune à CHELSA et TerraClimate, p.ex. 1970-2000. Nous avons ensuite appliqué cette différence de température à la carte des températures moyennes annuelles de TerraClimate sur la période 2000-2020 afin d'obtenir une carte à 1 km de résolution spatiale. A l'inverse, pour générer la carte des températures moyennes annuelles ressenties au sein de la sous-trame boisée à une résolution spatiale plus grossière (1 km^2), nous avons simplement agrégé les 1600 unités spatiales de 25 m de côté qui sont contenu dans une unité spatiale de 1 km de côté en calculant la moyenne.

Les données d'occurrences de 198 espèces végétales de la sous-trame boisée qui sont relativement communes au sein des forêts européennes ont été téléchargées le 13 septembre 2022 depuis la plateforme *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF). Les données d'occurrences de chaque espèce ont été filtrées suivant différents critères d'assurance qualité, comme la précision des coordonnées géographiques, l'exclusion des occurrences issues de jardins botaniques ou de collections d'herbiers et de musées, l'exclusion des occurrences qui ne couvrent pas la période 2000-2020 et la sélection aléatoire d'une seule occurrence par unité géographique de 1 km^2. Ensuite, nous avons retenu uniquement les espèces qui disposent d'au moins 50 occurrences, soit 161 espèces. Pour chaque espèce et chacun des trois modèles de niche testés (cf. *microSDM+*, *microSDM* et *macroSDM*), nous avons utilisé l'algorithme MaxEnt en conservant 80% des observations pour la calibration et 20% pour la validation suivant une approche de validation croisée par bloc spatial (Muscarella et al. 2014). Même si MaxEnt est aussi qualifié de modèle basé uniquement sur les données de présences ou d'occurrences (cf. *presence-only model*), il n'en demeure pas moins que l'algorithme à besoin d'un semis de points ou *background points* utilisés comme des pseudo-absences pour apprendre à détecter les présences de la manière la plus précise possible. Pour cela nous avons choisi de sélectionner, au hasard, sur l'aire de répartition de chaque espèce en Europe, un nombre de pseudo-absences égal au nombre d'occurrence de chaque espèce. En plus de la variable de température moyenne annuelle (cf. BIO1), d'autres variables prédictives ont été ajoutées dans les trois modèles de niche que nous avons comparés : le cumul des précipitations du mois le plus chaud (cf. BIO14), la saisonnalité ou coefficient de variation des précipitations sur l'année (cf. BIO15), le cumul des précipitations pendant le trimestre le plus froid de l'année (cf. BIO19), la *Capacité d'échange cationique* (CEC) du sol, la porosité du sol et le pourcentage d'argile dans le sol. Contrairement à la température moyenne annuelle, toutes ces variables ont été spatialisées à la même résolution spatiale (1 km^2) et sont identiques pour les trois modèles testés (cf. *microSDM+*, *microSDM* et *macroSDM*).

Les résultats préliminaires de cette analyse montrent que les performances de prédiction du modèle *microSDM+* sont bien supérieures aux performances de prédiction des deux autres modèles (Figure 66). Étant donné que nous disposons uniquement des données d'occurrences pour chaque espèce et d'aucune donnée d'absence avérée, nous avons choisi d'utiliser l'indice de Boyce ou *Continuous Boyce Index* (CBI) pour mesurer la performance de prédiction de nos modèles (Hirzel et al. 2006). L'avantage du CBI est qu'il permet d'évaluer uniquement les modèles de niche sur leurs performances à bien prédire les présences sans évaluer leurs performances à bien prédire les absences, puisque nous ne disposons d'aucune absence vraie pour une telle évaluation. L'indice CBI varie de -1, pour les modèles qui prédisent systématiquement une absence de l'espèce là où il existe une présence avérée de l'espèce cible (cf. mauvaise prédiction), à +1 pour les modèles qui prédisent systématiquement une présence de l'espèce là où il existe bien une présence avérée de l'espèce cible (cf. bonne prédiction). Une valeur de CBI proche de zéro signifie que les prédictions du modèle sont totalement aléatoires. Ainsi, sur l'ensemble des 161 espèces testées, le CBI moyen du modèle *microSDM+* est de 0,64 ± 0,03, soit une performance qui est bien supérieure au CBI moyen du modèle *macroSDM* (0,12 ± 0,04) ou du modèle *microSDM* (0,16 ± 0,04).

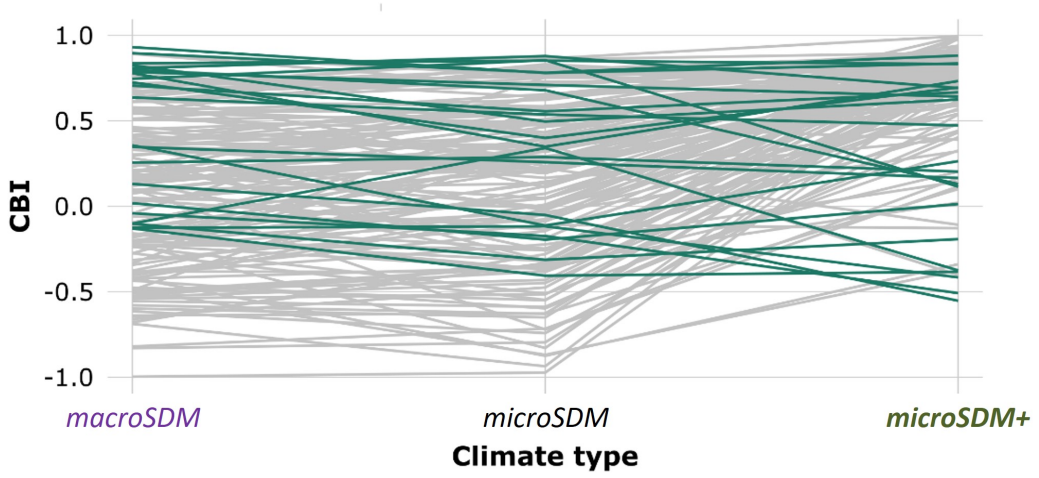

FIGURE 66 – Comparaison des performances de prédictions de trois modèles de niche dont une des variables prédictives, la température moyenne annuelle, diffère : *macroSDM*, *microSDM* et *microSDM+*. Chaque ligne représente une espèce (n = 161) végétale vasculaire de la sous-trame boisée. Sur les 161 espèces testées, seulement 22 espèces, en trait vert, ne présentent pas d'amélioration des performances de prédiction entre le modèle *microSDM+* et les 2 autres modèles tandis que toutes les autres espèces, en trait gris, présentent des performances de prédiction significativement supérieures pour le modèle *microSDM+* par rapport aux deux autres modèles. Figure réalisée par Stef Haesen sur la base de résultats préliminaires.

Prenons le cas d'une espèce en particulier, la parisette à quatre feuilles (*Paris quadrifolia*). La Figure 67 montre les cartes de la distribution prédite pour cette espèce par les trois modèles de niche (cf. *microSDM+*, *microSDM* et *macroSDM*). On peut voir d'importantes différences entre ces trois cartes au nord de l'Europe, en Finlande et en Suède notamment, avec des surfaces forestières où l'espèce est prédite comme présente par le modèle de niche basé sur les températures macroclimatiques (cf. *macroSDM*) ainsi que par le modèle de niche basé

sur les températures microclimatiques agrégées à 1 km de résolution (cf. *microSDM*) tandis que le modèle de niche basé sur les températures microclimatiques à 25 m de résolution (cf. *microSDM+*) prédit des absences. De même, le modèle de niche basé sur les températures macroclimatiques (cf. *macroSDM*) à tendance à prédire la présence de la parisette à quatre feuilles très au sud de l'Europe, au sud de la Grèce, de l'Italie, de l'Espagne et du Portugal notamment, tandis que les modèles de niche basés sur les températures microclimatiques prédisent l'absence de l'espèce dans ces zones.

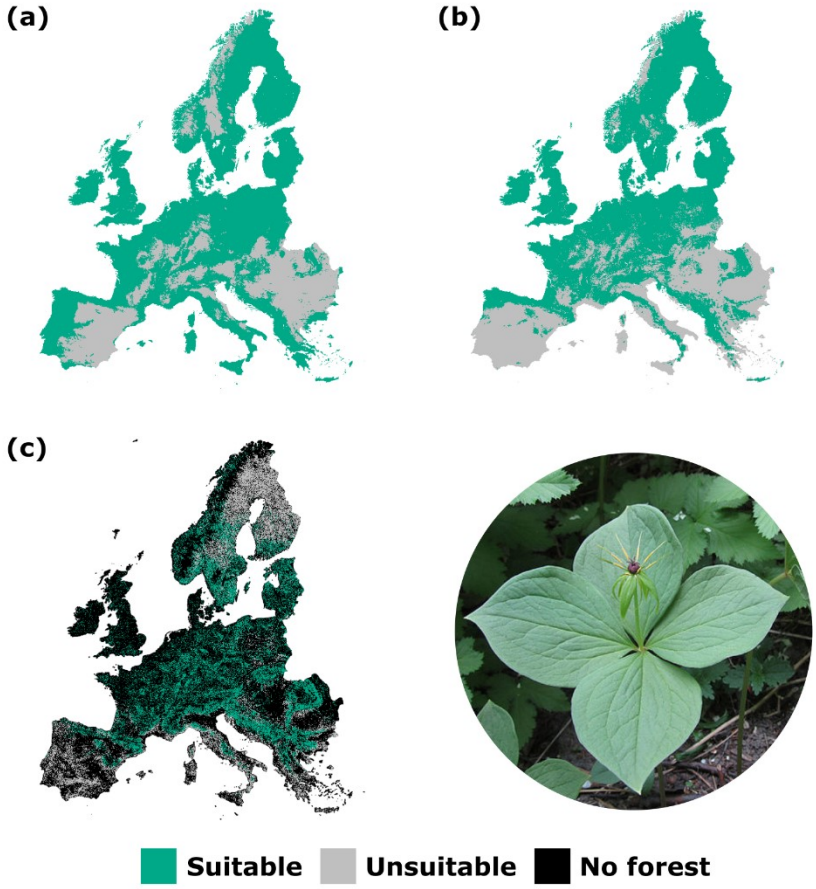

FIGURE 67 – Cartes de prédiction des présences de la parisette à quatre feuilles (*Paris quadrifolia*) en Europe suivant trois modèles de niche différents : (a) un modèle basé sur les températures synoptiques à 1 km de résolution (*macroSDM*), (b) un modèle basé sur les températures ressenties sous le couvert forestier mais agrégées à 1 km de résolution (*microSDM*) et (c) un modèle basé sur les températures ressenties sous le couvert forestier mais à 25 m de résolution (*microSDM+*). Figure réalisée par Stef Haesen sur la base de résultats préliminaires.

Si on regarde maintenant la distribution des occurrences prédites pour la parisette à quatre feuilles mais le long du gradient de température moyenne annuelle (Figure 68), on constate que la courbe de réponse générée par le modèle de niche basé sur les températures microclimatiques à 25 m de résolution (cf. *microSDM+*) est plus étroite que les deux autres courbes de réponse

générées par les deux autres modèles de niche (cf. *macroSDM* et *microSDM*), ce qui confirme l'hypothèse émise dans la partie précédent (Figure 61). Par conséquent, la distribution de la parisette à quatre feuilles couvre, en réalité, une gamme de conditions de températures moyennes annuelles qui est bien moins large que la gamme capturée par les modèles de niche basés sur le macroclimat uniquement ou sur le microclimat mais agrégé à une résolution spatiale trop grossière pour capturer l'hétérogénéité spatiale des microclimats sous le couvert de la canopée.

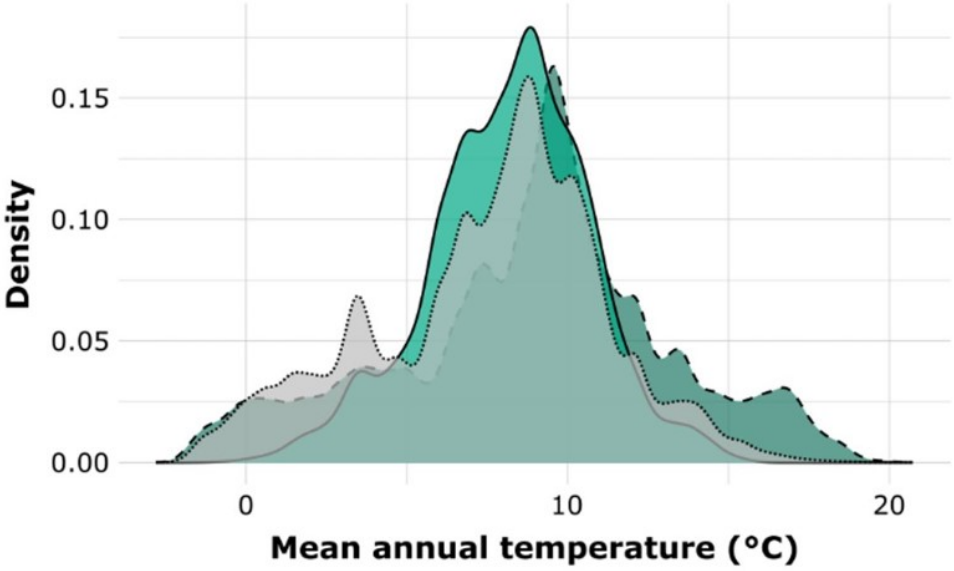

FIGURE 68 – Niche réalisée de la parisette à quatre feuilles (*Paris quadrifolia*) le long du gradient de température moyenne annuelle telle que prédite par trois modèles de niche différents : un modèle basé sur les températures synoptiques à 1 km de résolution (*macroSDM*, en vert foncé et en tirets), un modèle basé sur les températures ressenties sous le couvert forestier mais agrégées à 1 km de résolution (*microSDM*, en grisé et en pointillés) et un modèle basé sur les températures ressenties sous le couvert forestier mais à 25 m de résolution (*microSDM+*, en vert clair et en trait plein). Figure réalisée par Stef Haesen sur la base de résultats préliminaires.

En répétant cette comparaison de la forme des courbes de réponse à la température moyenne annuelle suivant le type de modèle de niche utilisé (cf. *microSDM+*, *microSDM* et *macroSDM*) sur l'ensemble des 161 espèces testées au cours de cet exercice et en analysant le résultat obtenu (Figure 69), on constate deux tendances nettes. La première, c'est que la position de la marge chaude le long du gradient de température (cf. le 95ème percentile, noté Q95 sur la Figure 69) est en moyenne plus froide pour le modèle de niche basé sur les températures microclimatiques à 25 m de résolution (cf. *microSDM+*) que pour les deux autres modèles de niche (cf. *macroSDM* et *microSDM*). La seconde, c'est que la position de la marge froide le long du gradient de température (cf. le 5ème percentile, noté Q05 sur la Figure 69) est en moyenne plus chaude pour le modèle de niche basé sur les températures microclimatiques à 25 m de résolution (cf. *microSDM+*) que pour les deux autres modèles de niche (cf. *macroSDM* et *microSDM*). Ces deux tendances combinées confirment la seconde hypothèse émise à la

fin de la première partie de ce sous-chapitre qui est que la tolérance thermique des espèces végétales de la sous-trame boisée est systématiquement surestimée par les modèles de niche basés sur les températures macroclimatiques. Cependant, ces résultats montrent aussi que l'intégration des processus microclimatiques n'est pas suffisante mais qu'il faut également une résolution spatiale plus fine et adaptée aux processus microclimatiques qui opèrent sous le couvert de la canopée forestière.

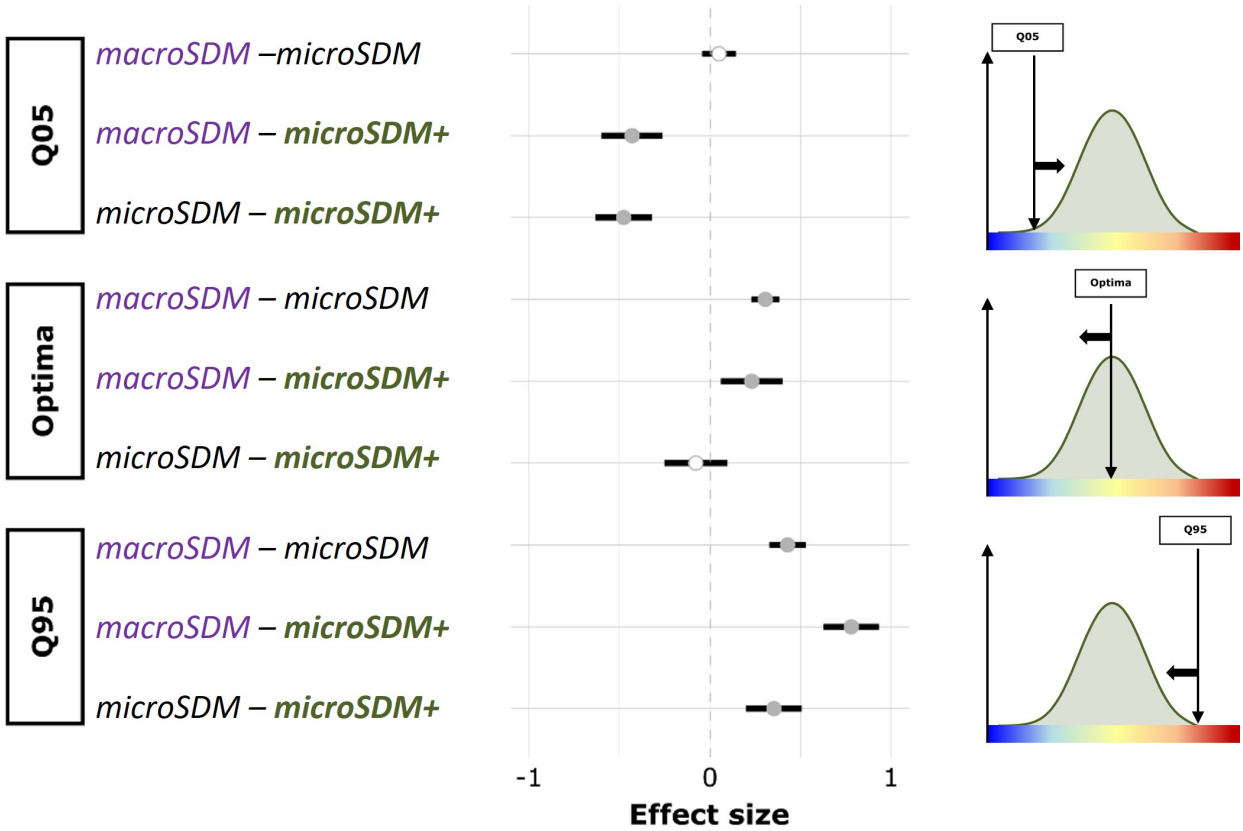

FIGURE 69 – Résultat de la comparaison de la forme des courbes de réponse des espèces végétales de la sous-trame boisée (n = 161) à la température moyenne annuelle. Pour chaque position de la niche (Q05 ou marge froide, optimum et Q95 ou marge chaude), trois comparaisons sont réalisées entre les trois modèles de niche testés : un modèle basé sur les températures synoptiques à 1 km de résolution (*macroSDM*), un modèle basé sur les températures ressenties sous le couvert forestier mais agrégées à 1 km de résolution (*microSDM*) et un modèle basé sur les températures ressenties sous le couvert forestier mais à 25 m de résolution (*microSDM+*). Figure réalisée par Stef Haesen sur la base de résultats préliminaires.

Enfin, pour ce qui est de la position moyenne de l'optimum thermique des 161 espèces étudiées dans cette analyse, il est significativement décalé vers la gauche du gradient thermique, c.a.d. vers les températures plus fraîches, pour le modèle de niche basé sur les températures microclimatiques à 25 m de résolution (cf. *microSDM+*) que pour le modèle de niche basé sur les températures macroclimatiques (cf. *macroSDM*). Cette tendance disparaît dans le cas de la comparaison entre le modèle de niche basé sur les températures microclimatiques

à 25 m de résolution (cf. *microSDM+*) et le modèle de niche basé sur les températures microclimatiques mais agrégées à 1 km de résolution (cf. *microSDM*). Par conséquent, ces résultats sur la position de l'optimum thermique, certes moins nettes que pour la tolérance thermique, valident en partie la première hypothèse émise à la fin de la première partie de ce sous-chapitre qui est que l'optimum thermique des espèces végétales de la sous-trame boisée est quasi-systématiquement surestimé (cf. plus chaud) par les modèles de niche qui sont basés exclusivement sur la température macroclimatique (cf. *macroSDM*).

Si on regarde plus en détail la carte des prédictions du modèle de niche basé sur les températures microclimatiques à 25 m de résolution pour la parisette à quatre feuilles (Figure 70), on peut constater que les probabilités de présence les plus élevées à la marge nord, ou froide, de la distribution de l'espèce sont situées, relativement au voisinage, dans des "points chauds" en terme de températures minimales. A l'inverse, à la marge sud, ou chaude, de la distribution de l'espèce, les probabilités de présence les plus élevées sont situées, relativement au voisinage, dans des "points froids" en terme de températures maximales. C'est une parfaite illustration de la notion de microrefuges permettant à des populations de la parisette à quatre feuilles de survivre dans des contextes macroclimatiques clairement défavorables.

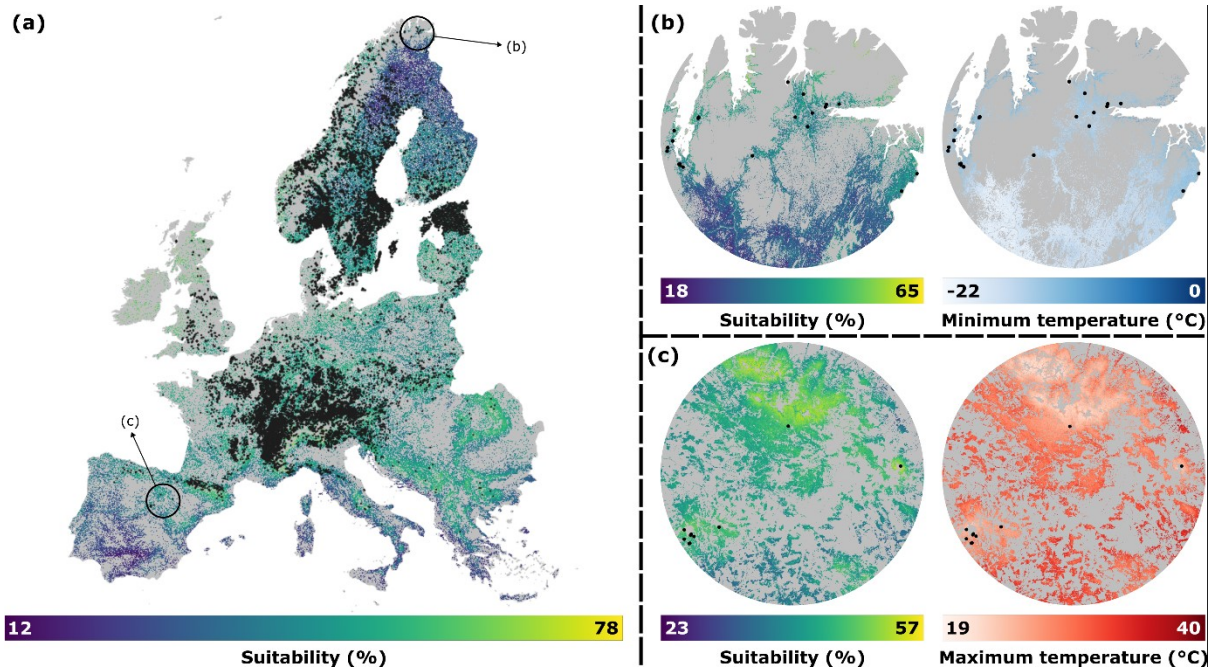

FIGURE 70 – Carte des prédictions de la probabilité de présence de la parisette à quatre feuilles (*Paris quadrifolia*) en Europe suivant le modèle basé sur les températures ressenties sous le couvert forestier mais à 25 m de résolution (*microSDM+*). Les points en noir sur la carte représentent le semis des occurrences observées de la parisette à quatre feuilles qui ont été utilisées pour calibrer les modèles de niche. La carte générale (a) présente deux fenêtres de zoom dont l'une en marge de distribution nord (b) et l'autre à la marge sud (c) de la distribution de l'espèce. Les zones en gris correspondent aux surfaces non forestières. Figure réalisée par Stef Haesen sur la base de résultats préliminaires.

Voilà, j'espère sincèrement vous avoir convaincu(e) de l'importance de prendre en compte les processus microclimatiques dans les modèles de niche et des conséquences que cela peut impliquer sur les prédictions issues de ces modèles de niche si on ignore les processus microclimatiques. Le cas des espèces de la sous-trame boisée est particulièrement édifiant pour illustrer le propos mais le même raisonnement peut s'appliquer à d'autres contextes microclimatiques comme pour la faune du sol ainsi que pour la faune et la flore des milieux aquatiques et des abords : à l'interface forêt-eau des ripisylves notamment. Dans la partie suivante, qui concerne mes prospectives de recherche, j'aborde justement le cas des microclimats aux interfaces forêt-eau continentales. J'évoque aussi un projet de mise en place d'une base de données d'envergure nationale sur les microclimats au sein de la trame verte et bleue avec pour objectif principal de quantifier et de spatialiser, à large échelle spatiale mais à fine résolution, les corridors thermiques de la trame verte et bleue.

"There was a rare native root plant that grew above the 2500-meter level in the northern temperate zone. A tuber two meters long yielded half a liter of water. And there were the terraform desert plants: the tougher ones showed signs of thriving if planted in depressions lined with dew precipitators." — (Frank Herbert, 1965, Dune, Appendix I: The Ecology of Dune)

6 Prospectives de Recherche

Mon premier regard macroécologique sur la réponse du vivant vis-à-vis du contexte climatique changeant m'a d'abord permis de mettre en évidence d'importants changements dans les aires de répartition des espèces (P1 ; P2 ; P4 ; P5 ; P6). Le constat général d'une grande migration "en marche" des espèces animales, végétales et fongiques est aujourd'hui avéré et largement documenté à l'échelle globale (Parmesan et Yohe 2003 ; Bergamini, Ungricht, et Hofmann 2009 ; I.-C. Chen, Hill, Ohlemüller, et al. 2011 ; Comte et Grenouillet 2013 ; Poloczanska et al. 2013 ; Diez et al. 2020), même si d'importants biais géographiques, taxonomiques et méthodologiques subsistent (P22 ; P66 ; P107 ; P147). Cette course effrénée pour rattraper les isothermes qui glissent vers les pôles en latitude (Parmesan et al. 1999 ; Engelhard, Righton, et Pinnegar 2014), vers les sommets en montagne (Moritz et al. 2008) et vers les profondeurs en mer et dans les océans (Dulvy et al. 2008) reste néanmoins à relativiser vis-à-vis de l'importante variabilité observée dans l'intensité et la direction des déplacements d'espèces (P107). De nombreuses espèces présentent des déplacements de leurs aires de répartition bien inférieurs à la vitesse à laquelle les isothermes ont migré avec le réchauffement global et parfois même dans des directions opposées à celle prises par les isothermes (P4 ; P107). Ces écarts observés entre vitesses et directions des déplacements des isothermes et vitesses et directions des déplacements des espèces (Comte et Grenouillet 2013), interprétés comme des retards cumulant une "dette climatique" (P8 ; P39 ; P60 ; P107 ; P137), s'expliquent en partie par la fragmentation des habitats naturels (P25 ; P95 ; P119 ; P146) liée aux activités humaines qui entravent la redistribution du vivant (Warren et al. 2001 ; Honnay et al. 2002). Néanmoins, la réflexion sur les causes de ces retards nécessite également une remise en question des échelles utilisées pour calculer les vitesses et les directions préférentielles de déplacement des isothermes (Noetzli et Gruber 2009) (Figure 71).

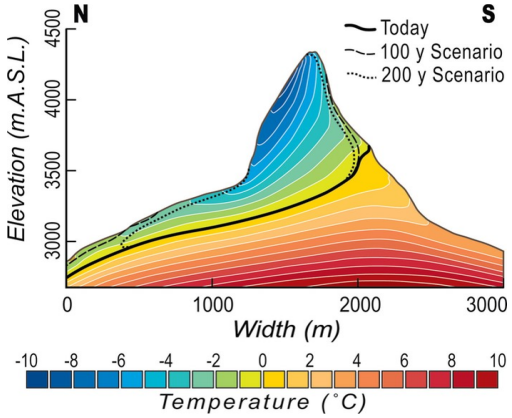

FIGURE 71 – Section nord-sud du Matterhorn (Suisse), culminant à 4478 m, qui illustre la distribution des isothermes (lignes de même température moyenne annuelle sur la période 1990-1999) en altitude. La ligne noire en trait plein indique la position de l'isotherme zéro aujourd'hui et sa migration en altitude dans 100 ans (en tirets) ou 200 ans (en pointillés) suivant un scénario de réchauffement de +3°C en 100 ans. Figure extraite de Noetzli et Gruber (2009) dans *The Cryosphere*.

Mes travaux les plus récents ont montré l'importance de tenir compte des processus microclimatiques (P80 ; P84 ; P85 ; P92 ; P112 ; P134 ; P143 ; P151 ; P155 ; P158) à plus petite échelle pour comprendre la réponse du vivant face à un contexte macroclimatique changeant (P45 ; P59 ; P87 ; P91 ; P103). Ce second regard microclimatique sur la réponse du vivant vis-à-vis du réchauffement global m'a permis de comprendre à quel point les données macroclimatiques actuelles ne permettent pas de capturer des glissements plus locaux des isothermes. Dans certaines situations topographiques accidentées comme les ravins et vallons encaissés, des inversions thermiques locales – il fait plus frais à basse altitude qu'à haute altitude – peuvent impliquer un glissement des isothermes vers les basses altitudes à mesure que le macroclimat se réchauffe (Dobrowski 2011). De tels déplacements inversés des isothermes, liés à des écoulements d'air froid vers les vallées, sont contraires à la direction générale des déplacements d'isothermes supposée par la théorie du gradient thermique adiabatique qui stipule que la température moyenne annuelle décroît linéairement en fonction de l'altitude (Figure 71) : à raison de -0.54°C à -0.58°C par 100 m d'altitude dans les Alpes (Rolland 2003) ou de -0.85°C par 100 m dans le sud-est du plateau tibétain (Kattel et al. 2015), par exemple.

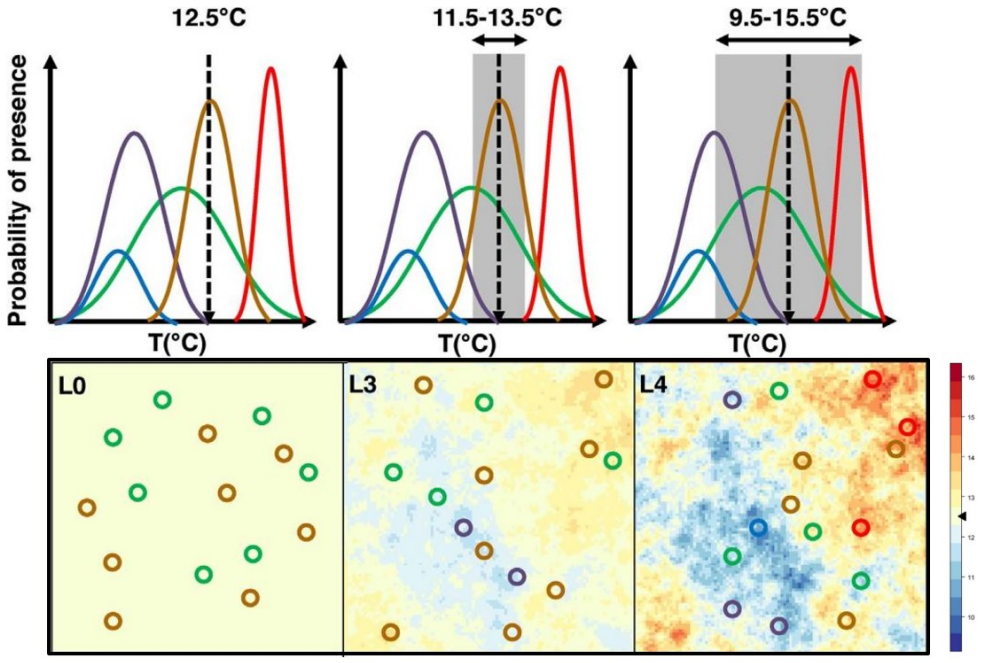

FIGURE 72 – Exemple de trois fenêtres paysagères représentant une pelouse d'altitude fictive de surface fixe, 100 m par 100 m, mais dont la variabilité topoclimatique, liée au modelé du terrain, est croissante. La température moyenne au cours de la saison de végétation est identique et égale à 12.5°C pour les trois fenêtres paysagères. Les courbes de réponse vis-à-vis de la température sont représentées pour cinq espèces végétales fictives présentant des tolérances thermiques différentes. La zone grisée le long de l'axe des températures indique l'amplitude, autour de la valeur moyenne, des températures disponibles dans la fenêtre. La fenêtre de droite, plus riche sur le plan de la variabilité topoclimatique permet à plus d'espèces de coexister dans le même espace. Figure extraite de Graae et al. (2018) dans *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*.

D'une manière générale, les variations microtopographiques dans le modelé du terrain, qui peuvent s'observer localement le long d'un gradient d'altitude en montagne, génèrent de la variabilité topoclimatique propice à la création de gradients de température à de plus fines échelles spatiales (P59). Par exemple, pour une même prairie d'altitude de surface fixe, 100 m par 100 m, si le terrain est totalement aplani, alors la variabilité topoclimatique y sera quasi nulle, tandis que si le terrain est très accidenté, avec des creux et des bosses, cela génère une certaine hétérogénéité topoclimatique locale permettant à plus d'espèces de coexister sur cette même surface (Figure 72). De même, comme illustré par mes travaux les plus récents sur le microclimat (P80 ; 87 ; P92 ; P112 ; P134) (cf. chapitre 3), la présence d'une couverture végétale dense au sein de certains habitats, comme dans les forêts, permet de réduire l'amplitude thermique locale et de tamponner le milieux (Figure 73). Cet effet "isolant" des forêts, qui peut s'amplifier au cours du temps en cas de fermeture et de densification du couvert, peut ainsi freiner la vitesse de migration des isothermes en contexte de réchauffement global (P45). A l'inverse, une ouverture trop brutale du couvert forestier, suite à des éclaircies trop fortes ou des coupes d'ensemencements pas assez progressives, peut engendrer un réchauffement plus rapide des microclimats forestiers, ce qui signifie une accélération dans la vitesse de migration des isothermes microclimatiques en contexte de réchauffement global. La prise en compte de cette dynamique temporelle d'évolution des microclimats forestiers, liée à l'évolution des couverts végétaux soumis aux perturbations naturelles et anthropiques, est capitale pour améliorer notre compréhension de la réponse du vivant dans un environnement macroclimatique de plus en plus chaud (P103).

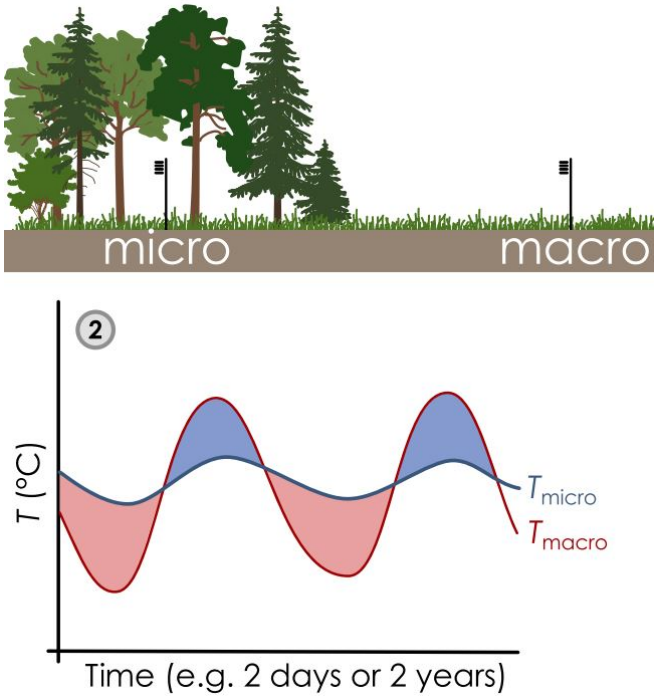

FIGURE 73 – Illustration de l'effet tampon du couvert forestier sur les fluctuations cycliques des températures sous couvert (micro) par rapport aux fluctuations cycliques des températures hors couvert (macro). Figure extraite de De Frenne et al. (2021) dans *Global Change Biology*.

Pour toutes les raisons évoquées ci-dessus, les cartes de vélocités climatiques telles qu'elles sont construites aujourd'hui (Loarie et al. 2009 ; Burrows et al. 2011) ont tendances : (1) à surestimer la vitesse de migration des isothermes, car elles sont basées sur des données macroclimatiques qui ne tiennent pas compte des processus locaux de tampons microclimatiques (De Frenne et al. 2013), et parfois même (2) à indiquer des directions de migration erronées, car elles sont basées sur des données dont la résolution spatiale est trop grossière (1 km^2) pour capturer des anomalies topographiques locales (ravins, gorges, vallons) responsables des inversions thermiques (Dobrowski 2011). Par conséquent, la variabilité des déplacements observés dans les changements d'aires de répartition des espèces (P4 ; P22 ; P107) pourrait être mieux expliquée si l'on utilisait des cartes de répartition des isothermes qui tiennent compte de ces processus plus locaux (P45 ; P59). Néanmoins, ces cartes n'existent pas à l'heure actuelle. Or, mes recherches montrent que la variabilité microclimatique locale peut atteindre des valeurs conséquentes et parfois même recouvrir la variabilité observée à des échelles spatiales plus larges (macroclimatique) (P14), comme une répétition locale d'un patron plus global. Cet emboîtement des gradients de température au travers des échelles spatiales (p.ex. une montagne qui génère un gradient thermique depuis la base vers le sommet ou un ravin encaissé qui génère une inversion thermique) évoque l'idée d'une organisation en fractales qui se prolongent à travers le vivant. L'exemple le plus connu de de ce prolongement dans la répétition du gradient de température à travers le vivant est certainement celui de l'interface ou écotone entre la lisière et le cœur du massif forestier (J. Chen, Franklin, et Spies 1995). Il existe de nombreuses autres interfaces entre habitats continentaux qui sont génératrices de tels gradients microclimatiques, comme les interfaces forêt-eau qui sont souvent évoquées dans la littérature scientifique (Moore, Spittlehouse, et Story 2005). Néanmoins, si les gradients microclimatiques aux interfaces entre habitats forestiers et ouverts (champs cultivés, prairies, pâtures, alpages, etc.) sont aujourd'hui bien quantifiés sur de larges étendues spatiales en Europe (P152), la quantification des microclimats aux interfaces forêt-eau en zone continentale, hors zone littorale (cf. mangroves), reste plus locale, dispersée et concentrée sur des communautés animales ou végétales très spécifiques (Brosofske et al. 1997 ; Rykken, Chan, et Moldenke 2007 ; Allen 2016 ; Dugdale et al. 2018 ; Oldén et al. 2019 ; Ellis 2020).

Sur la base de ce constat, je présente ici mes réflexions prospectives sur un projet de recherche en continuité avec mes recherches passées et actuelles. Je propose notamment d'orienter mes recherches futures suivant deux axes préférentiels : un premier axe de quantification, à large échelle spatiale, des microclimats aux interfaces forêt-eau, hors mangroves, et un second axe de modélisation du déplacement des isothermes avec prise en compte des interfaces entre habitats pour mieux appréhender la notion de corridor thermique en contexte de réchauffement global. L'objectif étant, à chaque fois pour chacun de ces deux axes et comme dans mes travaux les plus récents, de faire le lien entre diversités des microclimats et biodiversité sur de larges étendues spatiales pour améliorer notre compréhension de la réponse du vivant en contexte macroclimatique changeant.

6.1 Axe 1 : Microclimats aux Interfaces Forêt-Eau Continentales

Si l'impact des changements climatiques, en termes de changements dans la distribution des espèces, dans la composition des communautés et dans le fonctionnement des écosystèmes, est bien étudié au sein des socio-écosystèmes forestiers (P1 ; P8) (Morin et al. 2018), d'une part, et aquatiques (Woodward, Perkins, et Brown 2010 ; Comte et al. 2013, 2021; Comte et Grenouillet 2013 ; Comte et Olden 2017), d'autre part, l'impact aux interfaces forêt-eau continentales, sur les corridors ripariens notamment, l'est beaucoup moins. A l'heure actuelle, il n'existe que des études très locales ou régionales (Dwire, Mellmann-Brown, et Gurrieri 2018 ; Rogers et al. 2020). Pourtant, les enjeux en termes de restauration des ripisylves en contexte de changements climatiques sont importants et connus de longue date (Seavy et al. 2009). Il est donc urgent de dresser un bilan des connaissances plus spécifiques aux impacts des changements climatiques sur les socio-écosystèmes ripariens (**objectif 1**). Pour satisfaire ce premier objectif, une recherche bibliographique approfondie et la plus exhaustive possible, a minima qualitative et si possible quantitative (méta-analyse), sera envisagée.

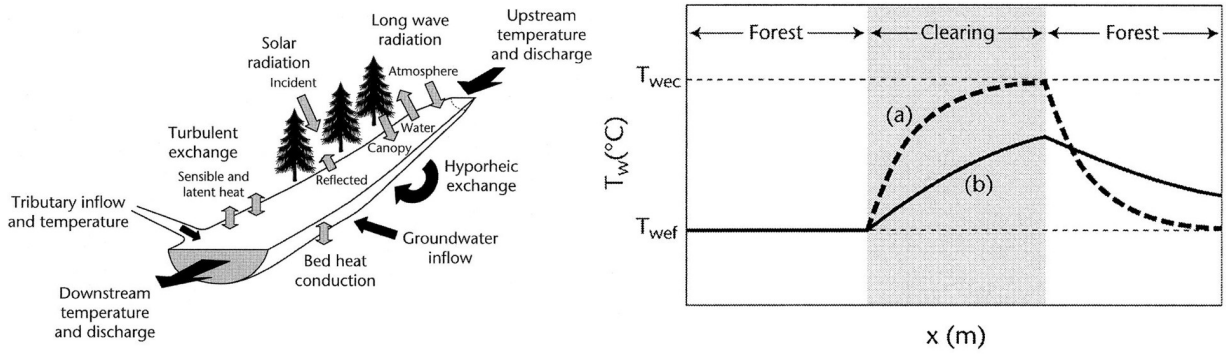

FIGURE 74 – Exemple de gradient longitudinal amont-aval le long d'un cours d'eau. La partie gauche illustre les principaux facteurs qui contrôlent la température de l'eau. La partie droite illustre le changement de température d'équilibre de l'eau (cf. *wef* et *wec* pour les zones en forêt et clairière, respectivement), avant et après le passage dans la clairière, suivant la vitesse du courant et la profondeur du cours d'eau, plus rapide et plus profond en (b) qu'en (a). Figure extraite de Moore (2005) dans *Journal of the American Water Resources Association*.

En parallèle de ce manque de synthèses bibliographiques, d'envergure globale, sur la réponse de la biodiversité des habitats rivulaires face à un macroclimat de plus en plus chaud, il existe également d'importantes lacunes quant aux déterminants structurels et fonctionnels des gradients microclimatiques à l'interface terre-eau des ripisylves. Pourtant, comme pour les habitats forestiers, une bonne connaissance des déterminants des processus microclimatiques en zone riparienne est capitale pour mieux appréhender le futur de la biodiversité de ces habitats riches en espèces et dont la composition des communautés diffère très fortement des habitats voisins (Sabo et al. 2005). Les ripisylves sont des habitats naturels plus ou moins étendues latéralement sur les franges des eaux continentales, situées dans la zone frontière entre le milieu terrestre et le milieu aquatique. Cette zone d'interface, ou écotone, génère des conditions microclimatiques locales particulières à la faveur d'un couvert végétal dense,

d'une topographie en cuvette et de la proximité au cours d'eau (Moore, Spittlehouse, et Story 2005). Il en résulte des gradients thermiques latéraux souvent très marqués. A ces gradients latéraux se combine un gradient longitudinal amont-aval, principalement déterminé par les caractéristiques hydrogéologiques du cours d'eau, mais aussi par l'occupation du sol et les activités humaines siégeant en amont (Figure 74). Pourtant, il existe à ce jour très peu de travaux qui ont quantifié précisément ces gradients thermiques latéraux et longitudinaux au sein des ripisylves (Brosofske et al. 1997 ; Rykken, Chan, et Moldenke 2007 ; Dugdale et al. 2018 ; Oldén et al. 2019).

La plupart des études portant sur les microclimats à l'interface terre-eau des ripisylves se sont surtout intéressées à des questions très appliquées aux pratiques de gestion forestière (Brosofske et al. 1997 ; Moore, Spittlehouse, et Story 2005 ; Wilkerson et al. 2006 ; Rykken, Chan, et Moldenke 2007 ; Oldén et al. 2019 ; Williamson et al. 2021). A savoir, suite à des coupes d'exploitation, quelle est la largeur minimale des bandes boisées à conserver en bordure de cours d'eau pour maintenir un effet rafraichissant suffisant (Figure 73) sur les températures de l'air et de l'eau ? Pour la zone tempérée, dans l'État de Washington au nord-ouest des États-Unis, Brosofske et al. (1997) suggèrent de conserver des zones tampons d'au mois 45 m de large depuis le bord du cours d'eau, tandis que Rykken, Chan, et Moldenke (2007), dans l'État de l'Oregon, suggèrent que des bandes de 30 m de large semblent être largement suffisantes. Toujours aux États-Unis, dans l'État du Maine, Wilkerson et al. (2006) ont montré que la température de l'eau en tête de bassin versant, sur des petits cours d'eau situés en milieu forestier, reste peu affectée par les éclaircies de la gestion forestière si une zone tampon de 11 m de large avec au moins 60% de couvert arboré est conservée. Plus récemment, en contexte de forêt boréale en Finlande, Oldén et al. (2019) ont montré que des bandes boisées d'au moins 30 m de large et non exploitées sont nécessaires. En contexte tropical à Bornéo, au sein de paysages dominés par des plantations de palmiers à huile, Williamson et al. (2021) recommandent de conserver une bande de ripisylves d'une largeur supérieure aux recommandations législatives de 20-30 m pour maintenir des conditions microclimatiques suffisamment humides. Toutes ces études semblent donc converger pour la conservation d'une bande de ripisylves d'au moins 30 m de large et ce quelque soit le contexte : boréal, tempéré ou tropical.

S'il y a consensus sur la largeur minimale de ripisylves à conserver le long des cours d'eau, les effets de la densité du couvert végétal arboré et arbustif, de la structure verticale de ce couvert et de sa composition en espèce sur les températures de l'air et de l'eau au sein des ripisylves restent trés peu étudiés. Ce n'est que très récemment que Dugdale et al. (2018) ont montré d'importantes différences sur le bilan radiatif et les températures de l'air et de l'eau mesurées au sein des ripisylves entre des couverts arborés de type feuillus et des couverts issus de plantations de résineux. Néanmoins, on voit bien qu'il reste énormément de perspectives de recherches pour étudier plus finement les déterminants des gradients thermiques latéraux et longitudinaux au sein des ripisylves (**objectif 2**). Pour répondre à ce second objectif, un dispositif de suivi du microclimat sera mis en place le long des gradients latéraux et longitudinaux de plusieurs cours d'eau des Hauts-de-France, comme le bassin versant de l'Oise (Figure 75), par exemple. Suivant un plan d'échantillonnage aléatoire stratifié, des sondes, pour mesurer les températures de l'air et de l'eau, seront disposées dans plusieurs contextes ripariens qui diffèreront de par leurs compositions en essences forestières, leurs

structures verticales et horizontales, mais aussi de par le contexte paysager environnant. Les têtes de bassin versant situées en forêts, plus sensibles au réchauffement du macroclimat et relativement peu étudiées, seront tout particulièrement privilégiées et recherchées en priorité.

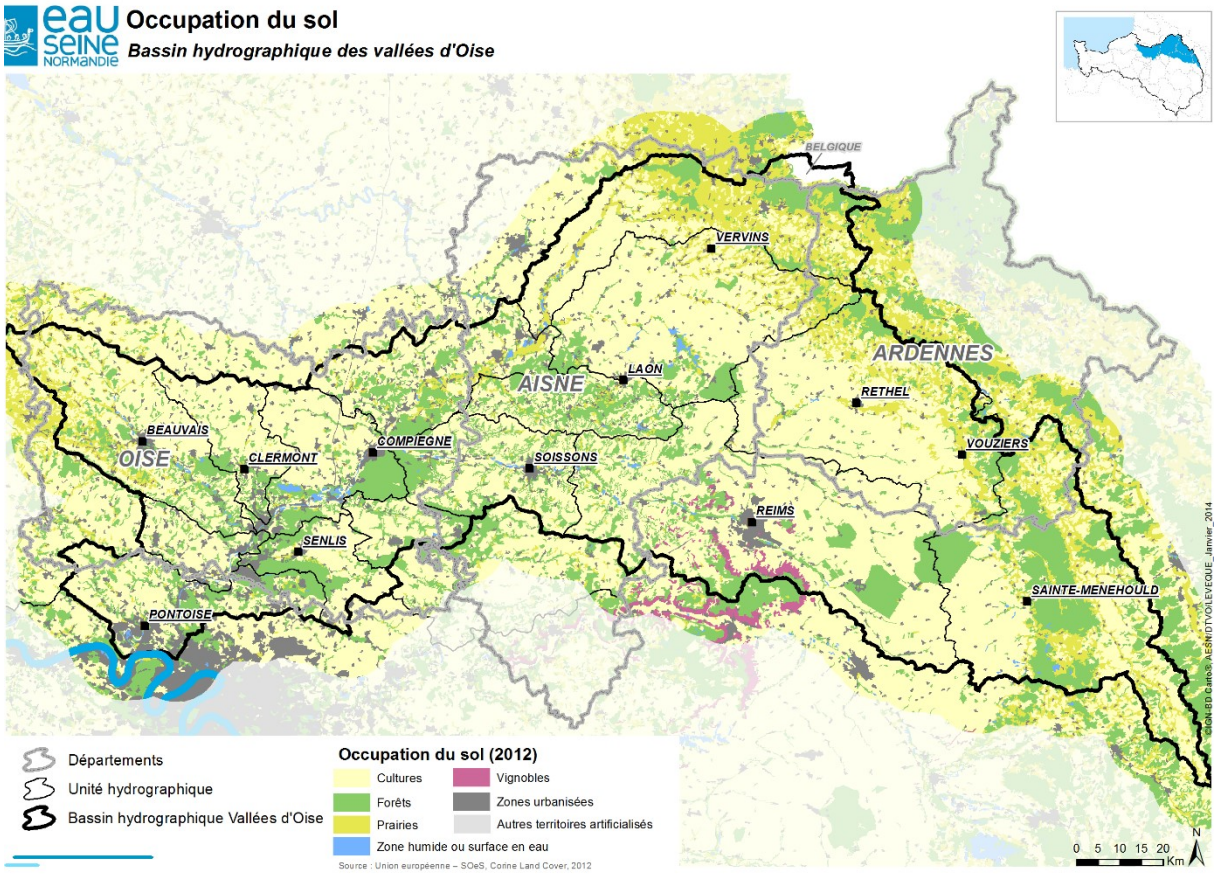

FIGURE 75 – Bassin hydrographique des vallées d'Oise pouvant servir d'aire d'étude pour mettre en place un réseau de sondes de mesure de température de l'eau et de l'air disposées le long de transects latéraux et longitudinaux, préférentiellement en têtes de bassin versant situées en forêt. Figure fournie par Pascale Mercier, directrice territoriale des vallées d'Oise de l'*Agence de l'eau Seine-Normandie* (AESN).

En réponse au réchauffement macroclimatique global, de nombreuses études ont mis en évidence un processus qualifié de "thermophilisation" (cf. chapitre 2) des communautés végétales et animales, processus par lequel les assemblages d'espèces s'enrichissent en espèces plus thermophiles, c.a.d. qui aiment les températures plus chaudes, au détriment des espèces les plus mésophiles, voir cryophiles pour les espèces qui affectionnent les températures froides, qui elles tendent à disparaître (Gottfried et al. 2012). De nouveau, ce phénomène a été largement décrit et étudié au sein des écosystèmes forestiers (P8 ; P39 ; P103 ; P137) (voir chapitre 2) et aquatiques (Comte et al. 2021) mais pas à l'interface terre-eau des ripisylves. Pour les écosystèmes forestiers, il est avéré que les communautés végétales se "thermophilisent" à une vitesse bien plus lente que la vitesse à laquelle le climat se réchauffe, surtout en forêt de plaine (P8), entrainant un retard ou dette climatique (P39) (Devictor et al. 2012) qui

a tendance à s'accroître avec le temps (P137). Cette dette climatique est en partie liée à l'effet tampon de la canopée forestière qui génère un microclimat sous-couvert forestier (cf. chapitre 3) qui est plus stable que le macroclimat hors-couvert (Figure 73) et qui laisse ainsi le temps aux communautés végétales du sous-étage de s'adapter aux changements climatiques (P103). Au sein des ripisylves, cet effet tampon a des chances d'être amplifié par la microtopographie en cuvette et par la proximité du cours d'eau. Par conséquent, on peut vraisemblablement supposer que la vitesse de thermophilisation des communautés végétales ripariennes pourrait être encore plus lente que pour les communautés végétales des massifs forestiers de plaines, connus pour présenter d'importants retards de thermophilisation (P8). Cependant, cela n'est peut-être pas le cas sur les petits cours d'eau situés en têtes de bassin versant, là où l'impact du réchauffement pourrait présenter de plus grands risques et où la vitesse de thermophilisation pourrait être plus rapide. De même, les crises sanitaires répétées qui ont spécifiquement affecté les ripisylves (graphiose de l'orme dans les années 1970-80, chalarose du frêne depuis les années 2010) ont pu accélérer la thermophilisation en provoquant une brusque ouverture de la canopée. Afin de tester ces hypothèses, une analyse rétrospective des changements de composition en espèces végétales au sein des communautés ripariennes des bassins versants des Hauts-de-France sera envisagée (**objectif 3**). Pour cela, une recherche de relevés phytosociologiques anciens, si possible antérieurs à 1985 et effectués dans des habitats rivulaires du bassin hydrographique des vallées de l'Oise, sera entreprise en vue d'un ré-échantillonnage. Pour ce faire, les ressources documentaires du centre international de phytosociologie au *Conservatoire botanique national de Bailleul* (CBNBL) seront mobilisées. D'autre part, l'unité EDYSAN dispose déjà d'archives de relevés anciens effectués par le Prof. Guillaume Decocq lui-même dans de nombreux habitats ripariens du bassin hydrographique des vallées d'Oise. Les communautés végétales ripariennes ainsi ré-inventoriées seront analysées pour, d'une part, analyser les changements intervenus en termes de composition floristique et de diversité taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique ; et, d'autre part, pour calculer un indice de vitesse de thermophilisation au cours du temps, qui pourra être comparé aux valeurs connues dans la littérature pour les écosystèmes forestiers de plaine et expliqué par différentes variables environnementales et géohistoriques, colligées sur le terrain et dans les archives.

Afin d'atteindre ces trois objectifs mentionnés plus haut, une thèse est déjà envisagée en partenariat avec l'*Agence de l'eau Seine-Normandie* (AESN) via une *Convention industrielle de formation par la recherche* (Cifre). Un dossier de demande de financement Cifre a été déposé à l'*Association nationale de la recherche et de la technologie* (ANRT). Le titre du projet de thèse s'intitule *Réponse des ripisylves en contexte de changements climatiques : identification de pistes pour la maintenance fonctionnelle des hydro-écosystèmes forestiers.*

6.2 Axe 2 : Cartographie des Corridors Thermiques

Comme évoqué précédemment, il n'existe pas, à ce jour, de cartes de distribution des isothermes qui tiennent compte des conditions microclimatiques au sein des habitats forestiers et rivulaires, notamment. Or, ce type de carte à très haute résolution spatiale, de l'ordre du mètre, aurait pour gros avantage d'identifier, sur des étendues spatiales suffisamment larges, de potentiels corridors thermiques et donc des *couloirs migratoires* préférentiels plus réalistes pour les espèces qui subissent ou subiront, là où elles sont présentes, des conditions de températures trop élevées par rapport à leurs tolérances thermiques respectives. Afin de pallier à ce manque d'informations locales nécessaires pour mieux orienter les actions de gestion en faveur de la biologie de la conservation, il faut d'ores et déjà rassembler toute les données microclimatiques disponibles à l'échelle d'un territoire (Table 2).

Table 2 – Métadonnées des sondes microclimatiques installées dans différents départements (Dept.) en France (FR) métropolitaine. La table indique le nombre de sondes (Nb.) au moment de l'installation, la période couverte en années, la fréquence (Fréq.) des mesures en minutes, la variable (Var.) mesurée (température ou humidité), le substrat (Sub.) analysé (air ou sol), la hauteur (H) d'installation des sondes par rapport au niveau du sol et enfin la marque des loggers de données qui sont associés aux sondes.

Zone d'étude (Dept.)	Nb.	Période	Fréq.	Var.	Sub.	H (cm)	Marque
Creuse de Gercy (02)	45	2014-2015	120	T (°C)	air	5	iButton
Creuse de Gercy (02)	45	2014-2015	120	Hum (%)	air	5	iButton
FD Compiègne (60)	178	2016-2018	30	T (°C)	air	150	HOBO
RENECOFOR (FR)	78	2018-2019	60	T (°C)	air	150	HOBO
OREF CNPF (HdF)	20	2020-2022	60	T (°C)	air	150	HOBO
FD Mormal (59)	60	2020-2022	60	T (°C)	air	150	HOBO
FD Mormal (59)	60	2020-2022	120	T (°C)	sol	-10	HOBO
FD Blois (41)	60	2020-2022	60	T (°C)	air	150	HOBO
FD Blois (41)	60	2020-2022	120	T (°C)	sol	-10	HOBO
FD Aigoual (30)	60	2020-2022	60	T (°C)	air	150	HOBO
FD Aigoual (30)	60	2020-2022	120	T (°C)	sol	-10	HOBO
RENECOFOR (FR)	118	2020-2022	15	T (°C)	air	15	TOMST
RENECOFOR (FR)	118	2020-2022	15	T (°C)	air	0	TOMST
RENECOFOR (FR)	118	2020-2022	15	T (°C)	sol	-8	TOMST
RENECOFOR (FR)	118	2020-2022	15	Hum (%)	sol	-8	TOMST
FD Montmorency (95)	12	2020-2022	60	T (°C)	air	300	Lascar
FD Montmorency (95)	12	2020-2022	60	T (°C)	sol	-5	Lascar
RN Chaudefour (63)	16	2021-2022	15	T (°C)	air	15	TOMST
RN Chaudefour (63)	16	2021-2022	15	T (°C)	air	0	TOMST
RN Chaudefour (63)	16	2021-2022	15	T (°C)	sol	-8	TOMST
RN Chaudefour (63)	16	2021-2022	15	Hum (%)	sol	-8	TOMST
CoolTree Amiens (80)	24	2022-2022	60	T (°C)	air	300	Lascar

Je propose donc de bancariser, au sein d'une géo-database unique, l'ensemble des mesures microclimatiques qui existent en France et ce dans un maximum d'habitats différents (forêts, ripisylves et milieux ouverts) et contrastés sur le plan macroclimatique (océanique, continental et méditerranéen) ou topoclimatique (plaines, plateaux et montagnes) (**objectif 4**). Pour cela, je compte m'appuyer sur les données microclimatiques collectées, sous ma supervision, dans plusieurs forêts domaniales (FD) à travers la France (cf. FD de l'Aigoual, Blois, Compiègne, Montmorency et Mormal) ainsi que sur plusieurs placettes du *Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers* (RENECOFOR), en partenariat avec l'*Office national des forêts* (ONF) (Table 2). Parmi les 102 placettes du réseau RENECOFOR, 13 sont appariées à des postes météorologiques classiques situés hors-couvert forestier, type Météo-France. Ces 13 placettes, pour lesquelles nous disposons d'une référence météorologique qui suit un protocole standard à l'échelle internationale, ont été équipées de plusieurs paires (sous-couvert *vs.* hors-couvert) de sondes microclimatiques, de marque HOBO, via le projet MORFO (financement CNRS) que j'ai coordonné entre 2018 et 2019. En 2020, via le projet IMPRINT (financement ANR), que je coordonne actuellement, ces 13 placettes ainsi que 46 autres placettes du réseau RENECOFOR dominées par des essences feuillues (hêtre, chêne pédonculé et chêne sessile) ont été équipées d'une nouvelle paire (sous-couvert *vs.* hors-couvert) de capteurs TMS4 (Wild et al. 2019), de marque TOMST, qui mesurent l'humidité du sol en plus de mesurer les températures à 15 cm au dessus du sol, à la surface du sol et à 8 cm dans le sol. A cela s'ajoute les données collectées depuis 2020 en partenariat avec le *Centre national de la propriété forestière* (CNPF) dans plusieurs forêts privées françaises intégrées à l'*Observatoire régional des écosystèmes forestiers* (OREF) de la région Hauts-de-France (HdF). Plus récemment, le *Conservatoire botanique national du Massif Central* (CBNMC) m'a contacté pour un partenariat de suivi des microclimats forestiers de la *Réserve naturelle nationale* (RNN) de la Vallée de Chaudefour, où 8 nouvelles paires (sous-couvert *vs.* hors-couvert) de capteurs TMS4 ont été installées. Enfin, je compte mobiliser les données microclimatiques que je sais existantes sur d'autres sites en France en me rapprochant de collègues scientifiques que j'ai déjà identifiés comme potentiels contributeurs de données sur les microclimats forestiers : Sylvain Pincebourde (IRBI, UMR CNRS 7261), Pep Serra-Diaz (SILVA, UMR INRAE 1434), Romain Bertrand (EDB, UMR CNRS 5174), Jérôme Chave (EDB, UMR CNRS 5174), Jérôme Ogée (ISPA, UMR INRAE 1391) et Éric Meineri (IMBE, UMR CNRS 7263, IRD 237).

En plus des données microclimatiques existantes pour les habitats forestiers, je compte ajouter d'autres données microclimatiques qui seront collectées (cf. Axe 1) ou qui ont déjà été collectées (cf. fédération de pêche de l'Aisnes) au sein d'habitats rivulaires en France. J'ambitionne également de me rapprocher des équipes de recherche françaises qui travaillent sur les microclimats aquatiques (Beaufort et al. 2020) et de l'*Office français de la biodiversité* (OFB) qui a mis en place en 2008 un *Réseau national de suivi des températures* (RNT) sur les cours d'eau français. Une proposition de projet pourra être rédigée en ce sens, dans le but de réunir un consortium national sur la modélisation des microclimats en France, en réponse, par exemple, à un futur appel à projet ***DataShare*** du *Centre de synthèse et d'analyse de la biodiversité* (CESAB) financé par la *Fondation pour la recherche sur la biodiversité* (FRB). L'originalité et la force de ce consortium sera de réunir des scientifiques et des gestionnaires des milieux forestiers (ONF) et aquatiques (OFB) pour travailler sur un objet commun, les microclimats à l'interface forêt-eau.

En parallèle de cet objectif de bancarisation des données microclimatiques locales à fine résolution spatiale et temporelle sur le territoire français, il est nécessaire de constituer un jeu de variables explicatives de la diversité des microclimats (**objectif 5**) qui soient également disponibles à fine résolution spatiale et temporelle pour la France. Pour cela, j'anticipe de pouvoir bénéficier de la future couverture en données issues de la télédétection par laser (LiDAR) haute densité (HD) sur l'ensemble du territoire métropolitain. Ce programme coordonné par l'*Institut national de l'information géographique et forestière* (IGN) permettra de bénéficier, à l'horizon 2025, d'un modèle numérique de terrain (MNT) d'une résolution plus fine encore, en dessous du mètre, que le MNT actuellement disponible à 25 m, via la BD ALTI ®. Mais surtout, cette couverture LiDAR HD de la France métropolitaine permettra de cartographier finement la structure verticale du couvert végétal pour en extraire un modèle numérique de canopée (MNC) ainsi que des variables clés pour modéliser le microclimat sous-couvert forestier : comme la hauteur maximale (m), l'indice de complexité verticale du couvert (VCI) et l'indice de surface foliaire (PAI) (Figure 76).

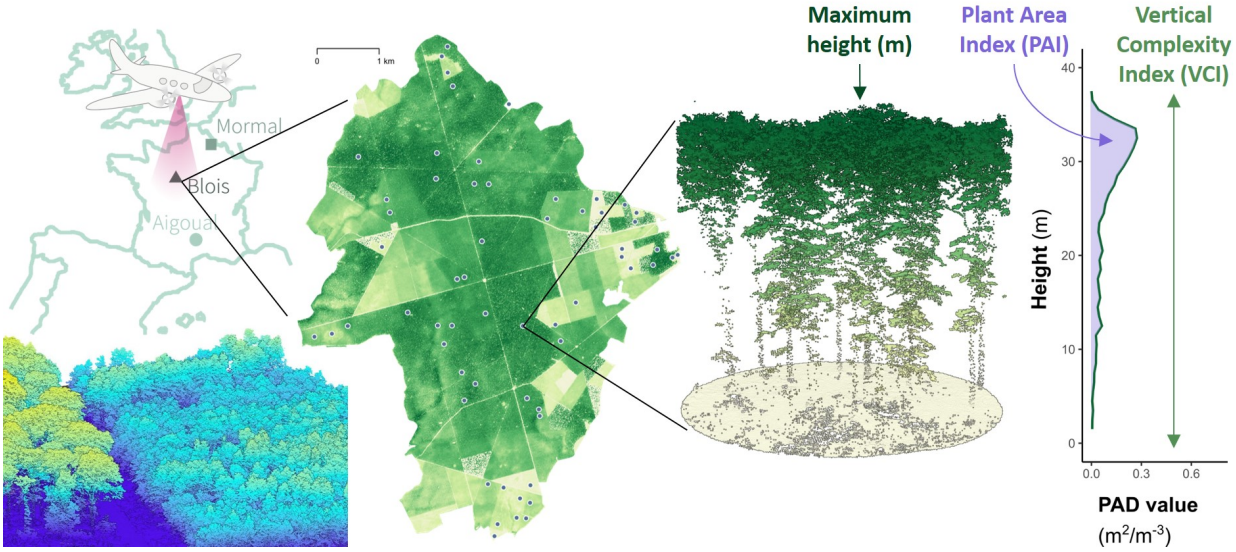

FIGURE 76 – Illustration de variables de description du couvert végétal extraites de données issues de la télédétection par laser (LiDAR) haute densité (HD), 70 à 86 points par mètre carré en moyenne, et acquises en juillet 2021 sur la forêt domaniale (FD) de Blois. Le dégradé de vert sur la carte de la FD de Blois donne la hauteur de canopée à une résolution spatiale de 50 cm. Le nuage de points 3D est affiché pour l'une des 60 placettes installées en FD de Blois, sur un rayon de 5 m autour du centre de la placette, ceci afin d'illustrer les différentes variables descriptives que l'on peut extraire d'un nuage de points LiDAR. Les différents éléments graphiques de cette figure ont été réalisés par Eva Gril, Marianne Laslier et Émilie Gallet-Moron.

D'autres métriques issues de la télédétection par satellite seront envisagées, comme l'indice de végétation par différence normalisée ou *Normalized Difference Vegetative Index* (NDVI) qui permet de capturer la dynamique temporelle d'évolution du couvert végétal en fonction des saisons (dynamique intra-annuelle) et des perturbations à plus ou moins long terme (dynamique interannuelle). Ce type de données acquises par satellite est très complémentaire

des données LiDAR HD car si elles sont disponibles à des résolutions spatiales certes plus grossières, elles sont néanmoins disponibles à des résolutions temporelles beaucoup plus fines que les données de télédétection qui sont acquises par avion. C'est le cas notamment des images acquises par la série de satellites Sentinel-2 déployés dès 2015 par l'*Agence spatiale européenne* ou *European Space Agency* (ESA) et développés dans le cadre du programme européen *Copernicus*. Les données issues de ces images permettent notamment de calculer le NDVI à une résolution temporelle presque hebdomadaire, quand les conditions de couverture nuageuse sont favorables, pour une résolution spatiale de 10 m (Figure 77), tandis que les données LiDAR aéroportées, permettant de descendre à une résolution spatiale inférieure au mètre, ne sont généralement acquises qu'une seule fois.

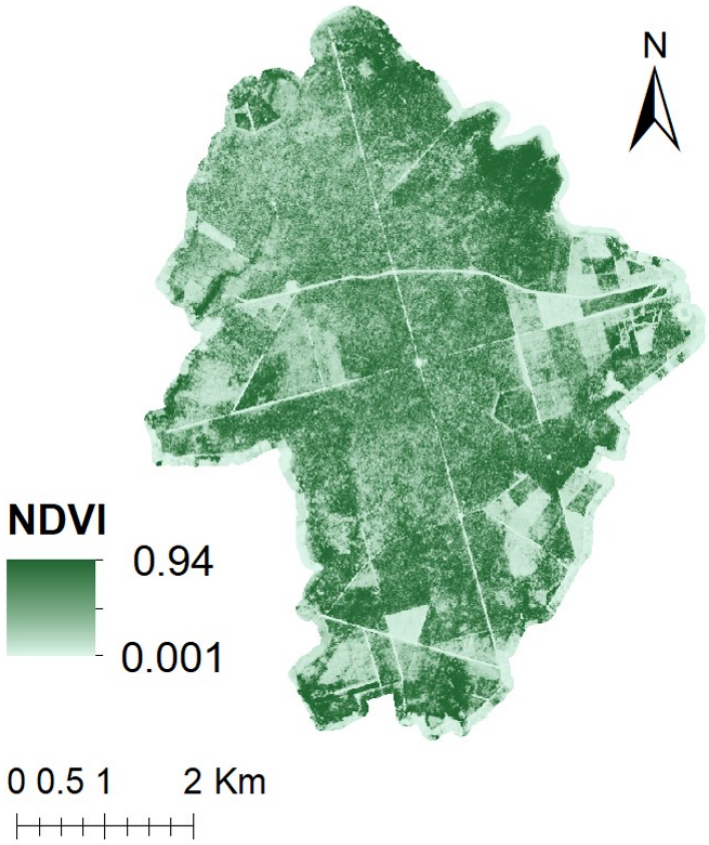

FIGURE 77 – Carte de l'indice de végétation par différence normalisée (NDVI) pour la forêt domaniale (FD) de Blois. Les valeurs de NDVI affichées sur la carte correspondent à la moyenne des valeurs brutes disponibles sur la période de mai à octobre 2021, soit entre 4 et 10 valeurs, suivant la qualité des images disponibles et la couverture nuageuse, par unité spatiale de 10 m sur 10 m. Figure réalisée par Marianne Laslier et Émilie Gallet-Moron.

En plus de ces données au format *raster*, issues de la télédétection par satellite et aéroportée, j'envisage de mobiliser des données paysagères, au format *vecteur*, sur l'occupation forestière du sol et le réseau dendritique des cours d'eau, via la BD Forêt ® et la BD CarTHAgE ®, respectivement. Ces cartes permettront, notamment, de calculer certaines métriques indispen-

sables pour spatialiser la variabilité des microclimats, comme la distance à la lisière forestière la plus proche ou au cours d'eau le plus proche.

Une fois les données microclimatiques bancarisées (cf. objectif 4) et les variables prédictives préparées (cf. objectif 5), s'en suit une étape de modélisation et de spatialisation des paramètres de pente et d'équilibre du couplage entre macroclimat et microclimat (Figure 78) (**objectif 6**). Pour atteindre ce dernier objectif, je compte d'abord apparier les températures journalières (maximales, minimales et moyennes) issues de chaque sonde microclimatique avec les statistiques journalières équivalentes, telles que mesurées par le standard international des postes météo classiques, standard imposé par l'*Organisation météorologique mondiale* (OMM). Ces données météorologiques (températures, précipitations, humidité relative, radiation solaire et vitesse du vent) journalières, qui sont homogénéisées et spatialisées à une résolution de 10 km sur toute l'Europe, sont disponibles depuis la base européenne E-OBS pour la période allant de 1950 à nos jours. Une fois les données appariées, il suffit de calibrer, par sonde et par saison, un modèle de régression linéaire et d'en extraire deux paramètres qui résument à eux seuls la relation de couplage entre macroclimat et microclimat : la pente et l'équilibre (Figure 78).

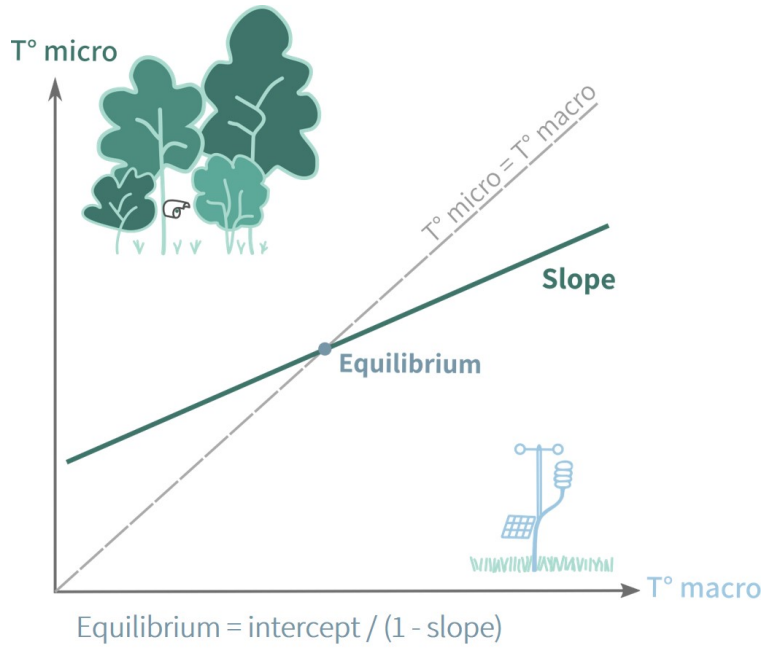

FIGURE 78 – Relation linéaire de couplage entre les températures de l'air à deux ou trois mètres de hauteur, telles que mesurées par des postes météo classiques situés dans des zones dégagées et hors-couvert forestier (cf. macroclimat en abscisse), et les températures de l'air proche de la surface du sol et sous-couvert forestier, telles que mesurées par des sondes microclimatiques (cf. microclimat en ordonné). La droite en tirets gris indique l'égalité absolue entre microclimat et macroclimat tandis que la droite en trait plein vert foncé indique la relation de couplage, généralement de pente inférieure à 1 en forêt. Le point d'équilibre ou *equilibrium* correspond à la position où les deux droites se croisent et dépend de la pente ou *slope* et de l'ordonnée à l'origine ou *intercept*. Figure réalisée par Eva Gril.

Ce sont ces deux paramètres qui seront ensuite modélisés et spatialisés, séparément, en fonction des variables prédictives décrites précédemment (cf. objectif 5) et disponibles à fines résolution spatiales (p.ex. hauteur maximale de canopée, PAI et VCI, dérivées d'un LiDAR HD) (Figure 79) ou temporelles (p.ex. NDVI, dérivée des images satellites Sentinel-2) (Figure 77). Une fois ces deux paramètres de pente et d'équilibre spatialisés, il suffit d'utiliser la fonction de couplage entre microclimat et macrolimat (Figure 78) pour spatialiser les conditions de températures microclimatiques en fonction des cartes : de conditions macroclimatiques, du paramètre de pente (Figure 79) et du paramètre d'équilibre. On obtient ainsi une carte des microclimats à fine résolution spatiale, entre 1 et 10 m en fonction de la précision spatiale des variables dérivées du LiDAR, mise à jour tous les mois, grâce au NDVI dérivé des images Sentinel-2. En utilisant des séries temporelles suffisamment longues, 10 ans au minimum, sur l'évolution des conditions macroclimatiques, obtenues via E-OBS, et l'évolution du couvert végétal, obtenues via les images satellites anciennes (Landsat) et plus récentes (Sentinel-2), il est alors possible de générer des microclimatologies longues et donc des cartes de vélocités microclimatiques (**objectif 7**) en utilisant la même approche de calcul que pour les cartes de vélocités macroclimatiques (Loarie et al. 2009 ; Burrows et al. 2011).

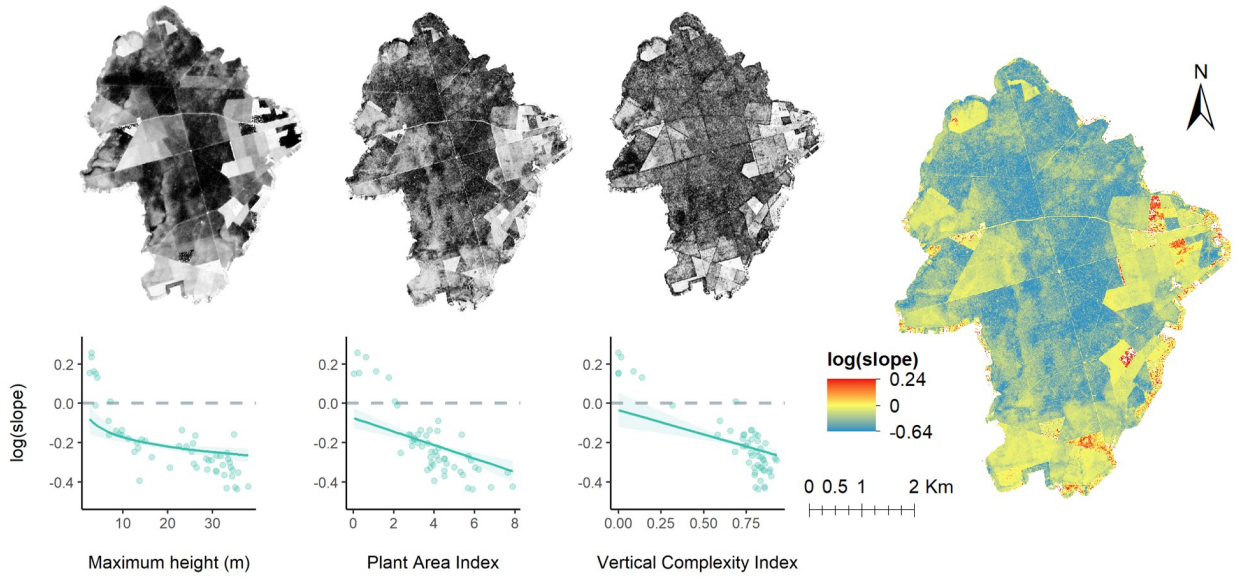

FIGURE 79 – Spatialisation du paramètre de pente ou *slope* (transformation *log*) sur l'ensemble de la forêt domaniale (FD) de Blois et à une résolution spatiale de 10 m sur 10 m. La spatialisation est issue d'un modèle multivarié de prédiction de la pente (échelle *log*) en fonction de plusieurs variables dérivées du LiDAR HD acquis en juillet 2021. Les variables prédictives utilisées sont la hauteur maximale de canopée (m), l'indice de complexité verticale du couvert (VCI) et l'indice de surface foliaire (PAI). Les valeurs négatives du *log* de la pente, en bleu sur la carte, indiquent un effet refroidissant des températures de l'air proche du sol (1 m) sous-couvert forestier tandis que les valeurs positives, en rouge sur la carte, indiquent un effet de réchauffement local des températures de l'air proche du sol (1 m) hors-couvert forestier. Les différents éléments graphiques de cette figure ont été réalisés par Eva Gril et Marianne Laslier.

Pour terminer, le dernier objectif sera de faire le lien entre ces nouvelles cartes de vélocités microclimatiques et les données de vélocités des déplacements d'espèces animales et végétales (cf. chapitre 1) qui existent déjà pour le territoire français (**objectif 8**) (P1) (Archaux 2004 ; Battisti et al. 2005 ; Bodin et al. 2013 ; Menéndez et al. 2014). L'hypothèse étant que la corrélation entre vélocités microclimatiques et vélocités des déplacements d'espèces animales et végétales devrait être supérieure à la corrélation déjà observée entre vélocités macroclimatiques et vélocités des déplacements d'espèces (P107) (voir chapitre 1). Si telle était le cas, alors cela validerait l'hypothèse plus générale selon laquelle il est impératif de tenir compte des conditions microclimatiques locales pour anticiper les changements futurs de biodiversité en contexte macroclimatique changeant à l'échelle globale. Pour satisfaire cet objectif ultime (cf. objectif 8), je compte m'appuyer sur les observations de déplacements des espèces animales et végétales qui sont déjà disponibles pour la France via la base de données **BioShits**, en libre accès sur *figshare* (P107). Cette base sera complétée de toutes les nouvelles études rapportant des déplacements d'espèces animales ou végétales en altitude ou en latitude en France.

Afin d'atteindre les cinq objectifs évoqués dans ce second axe de recherche, une offre de post-doctorat (24 mois) financé sur le projet MaCCMic sera publiée en 2023 pour le recrutement d'une personne spécialisée en télédétection. Le rôle de la personne recrutée sera de mettre en place la base de données des microclimats en France et de faire le lien avec les données issues de la télédétection (cf. données LiDAR aéroporté et données issues d'images satellite). Une autre personne sera recrutée en 2023, en appui de la précédente, pour travailler plus spécifiquement sur la région Hauts-de-France via un post-doctorat (13 mois) financé par le projet de *Contrat de plan État-Région* (CPER) *Environnement, climat, recherche et innovation* (ECRIN).

"The thing the ecologically illiterate don't realize about an ecosystem, is that it's a system. A system! A system maintains a certain fluid stability that can be destroyed by a misstep in just one niche. A system has order, a flowing from point to point. If something dams the flow, order collapses. The untrained might miss that collapse until it was too late. That's why the highest function of ecology is the understanding of consequences." — (Pardot Kynes' quote in Appendix I: The Ecology of Dune, Frank Herbert, 1965, Dune)

7 Références Bibliographiques

Aalto, J., H. Riihimäki, E. Meineri, K. Hylander, et M. Luoto. 2017. « Revealing topoclimatic heterogeneity using meteorological station data ». *International Journal of Climatology* 37 (S1): 544-56. https://doi.org/10.1002/joc.5020.

Abatzoglou, J. T., S. Z. Dobrowski, S. A. Parks, et K. C. Hegewisch. 2018. « TerraClimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from 1958–2015 ». *Scientific Data* 5 (1): 170191. https://doi.org/10.1038/sdata.2017.191.

Allen, D. C. 2016. « Microclimate modification by riparian vegetation affects the structure and resource limitation of arthropod communities ». *Ecosphere* 7 (2): e01200. https://doi.org/10.1002/ecs2.1200.

Amano, T., J. P. González-Varo, et W. J. Sutherland. 2016. « Languages are still a major barrier to global science ». *PLOS Biology* 14 (12): e2000933. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2000933.

Anderson, P. D., D. J. Larson, et S. S. Chan. 2007. « Riparian buffer and density management influences on microclimate of young headwater forests of Western Oregon. ». *Forest Science* 53 (2): 254-69. http://www.treesearch.fs.fed.us/pubs/29650.

Angert, A. L., L. G. Crozier, L. J. Rissler, S. E. Gilman, J. J. Tewksbury, et A. J. Chunco. 2011. « Do species' traits predict recent shifts at expanding range edges? ». *Ecology Letters* 14 (7): 677-89. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01620.x.

Archaux, F. 2004. « Breeding upwards when climate is becoming warmer: no bird response in the French Alps ». *Ibis* 146 (1): 138-44. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00246.x.

Arx, G. von, M. Dobbertin, et M. Rebetez. 2012. « Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland ». *Agricultural and Forest Meteorology* 166–167: 144-55. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2012.07.018.

Ashcroft, M. B., et J. R. Gollan. 2012. « Fine-resolution (25 m) topoclimatic grids of near-surface (5 cm) extreme temperatures and humidities across various habitats in a large (200 × 300 km) and diverse region ». *International Journal of Climatology* 32 (14): 2134-48. https://doi.org/10.1002/joc.2428.

Aussenac, G. 1973. « Climat, microclimat et production ligneuse ». *Annales des Sciences Forestières* 30 (3): 239-58. https://doi.org/10.1051/forest/19730303.

Austin, M. P., R. B. Cunningham, et P. M. Fleming. 1984. « New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures ». *Vegetatio* 55 (1): 11-27. https://doi.org/10.1007/BF00039976.

Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. U. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, et al. 2011. « Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? ». *Nature* 471 (7336): 51-57. https://doi.org/10.1038/nature09678.

Battisti, A., M. Stastny, S. Netherer, C. Robinet, A. Schopf, A. Roques, et S. Larsson. 2005.

« Expansion of geographic range in the pine processionary moth caused by increased winter temperatures ». *Ecological Applications* 15 (6): 2084-96. https://doi.org/10.1890/04-1903.

Beaufort, A., F. Moatar, E. Sauquet, P. Loicq, et D. M. Hannah. 2020. « Influence of landscape and hydrological factors on stream–air temperature relationships at regional scale ». *Hydrological Processes* 34 (3): 583-97. https://doi.org/10.1002/hyp.13608.

Becker-Scarpitta, A., S. Vissault, et M. Vellend. 2019. « Four decades of plant community change along a continental gradient of warming ». *Global Change Biology* 25 (5): 1629-41. https://doi.org/10.1111/gcb.14568.

Beissinger, S. R., et E. A. Riddell. 2021. « Why are species' traits weak predictors of range shifts? ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 52 (1): 47-66. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-012021-092849.

Bergamini, A., S. Ungricht, et H. Hofmann. 2009. « An elevational shift of cryophilous bryophytes in the last century - an effect of climate warming? ». *Diversity and Distributions* 15 (5): 871-79. https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00595.x.

Bergandi, D. 1999. « Les métamorphoses de l'organicisme en écologie : De la communauté végétale aux écosystèmes ». *Revue d'histoire des sciences* 52 (1): 5-32. https://doi.org/10.3406/rhs.1999.1341.

Bergström, A., D. W. G. Stanton, U. H. Taron, L. Frantz, M.-H.S. Sinding, E. Ersmark, S. Pfrengle, et al. 2022. « Grey wolf genomic history reveals a dual ancestry of dogs ». *Nature*, juin, 1-8. https://doi.org/10.1038/s41586-022-04824-9.

Beringer, J., A. H. Lynch, F. S. Chapin, M. Mack, et G. B. Bonan. 2001. « The representation of arctic soils in the land surface model: the importance of mosses ». *Journal of Climate* 14 (15): 3324-35. https://doi.org/10.1175/1520-0442(2001)014%3C3324:TROASI%3E2.0.CO;2.

Bodin, J., V. Badeau, E. Bruno, C. Cluzeau, J. M. Moisselin, G. R. Walther, et J. L. Dupouey. 2013. « Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeast France: climate change or stand maturation? ». *Journal of Vegetation Science* 24 (2): 269-83. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01456.x.

Braak, C. J. F. ter, et S. Juggins. 1993. « Weighted averaging partial least squares regression (WA-PLS): an improved method for reconstructing environmental variables from species assemblages ». *Hydrobiologia* 269 (1): 485-502. https://doi.org/10.1007/BF00028046.

Brice, M.-H., K. Cazelles, P. Legendre, et M.-J. Fortin. 2019. « Disturbances amplify tree community responses to climate change in the temperate–boreal ecotone ». *Global Ecology and Biogeography* 28 (11): 1668-81. https://doi.org/10.1111/geb.12971.

Brosofske, K. D., J. Chen, R. J. Naiman, et J. F. Franklin. 1997. « Harvesting effects on microclimatic gradients from small streams to uplands in western Washington ». *Ecological Applications* 7 (4): 1188-1200. https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007%5B1188:HEOMGF%5D2.0.CO;2.

Brown, C. J., M. I. O'Connor, E. S. Poloczanska, D. S. Schoeman, L. B. Buckley, M. T. Burrows, C. M. Duarte, et al. 2016. « Ecological and methodological drivers of species' distribution and phenology responses to climate change ». *Global Change Biology* 22 (4): 1548-60. https://doi.org/10.1111/gcb.13184.

Burke, K. D., J. W. Williams, M. A. Chandler, A. M. Haywood, D. J. Lunt, et B. L. Otto-Bliesner. 2018. « Pliocene and Eocene provide best analogs for near-future climates ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115 (52): 13288-93. https://doi.org/10.1073/pnas.1809600115.

Burrows, M. T., D. S. Schoeman, L. B. Buckley, P. Moore, E. S. Poloczanska, K. M. Brander, C. Brown, et al. 2011. « The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems ». *Science* 334 (6056): 652-55. https://doi.org/10.1126/science.1210288.

Carvalho, M. R., C. Jaramillo, F. de la Parra, D. Caballero-Rodríguez, F. Herrera, S. Wing, B. L. Turner, et al. 2021. « Extinction at the end-Cretaceous and the origin of modern Neotropical rainforests ». *Science* 372 (6537): 63-68. https://doi.org/10.1126/science.abf1969.

Chen, I.-C., J. K. Hill, R. Ohlemüller, D. B. Roy, et C. D. Thomas. 2011. « Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming ». *Science* 333 (6045): 1024-26. https://doi.org/10.1126/science.1206432.

Chen, I.-C., J. K. Hill, H. J. Shiu, J. D. Holloway, S. Benedick, V. K. Chey, H. S. Barlow, et C. D. Thomas. 2011. « Asymmetric boundary shifts of tropical montane Lepidoptera over four decades of climate warming ». *Global Ecology and Biogeography* 20 (1): 34-45. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00594.x.

Chen, J., J. F. Franklin, et T. A. Spies. 1995. « Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth douglas-fir forests ». *Ecological Applications* 5 (1): 74-86. https://doi.org/10.2307/1942053.

Chen, J., S. C. Saunders, T. R. Crow, R. J. Naiman, K. D. Brosofske, G. D. Mroz, B. L. Brookshire, et J. F. Franklin. 1999. « Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology: variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes ». *BioScience* 49 (4): 288-97. https://doi.org/10.2307/1313612.

Cheung, W. W. L., R. Watson, et D. Pauly. 2013. « Signature of ocean warming in global fisheries catch ». *Nature* 497 (7449): 365-68. https://doi.org/10.1038/nature12156.

Cochard, H. 2006. « Cavitation in trees ». *Comptes Rendus Physique* 7 (9): 1018-26. https://doi.org/10.1016/j.crhy.2006.10.012.

Colwell, R. K., et T. F. Rangel. 2009. « Hutchinson's duality: The once and future niche ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (novembre): 19651-58. https://doi.org/10.1073/pnas.0901650106.

Comte, L., L. Buisson, M. Daufresne, et G. Grenouillet. 2013. « Climate-induced changes in the distribution of freshwater fish: observed and predicted trends ». *Freshwater Biology*

58 (4): 625-39. https://doi.org/10.1111/fwb.12081.

Comte, L., et G. Grenouillet. 2013. « Do stream fish track climate change? Assessing distribution shifts in recent decades ». *Ecography* 36 (11): 1236-46. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00282.x.

———. 2015. « Distribution shifts of freshwater fish under a variable climate: comparing climatic, bioclimatic and biotic velocities ». *Diversity and Distributions* 21 (9): 1014-26. https://doi.org/10.1111/ddi.12346.

Comte, L., et J. D. Olden. 2017. « Climatic vulnerability of the world's freshwater and marine fishes ». *Nature Climate Change* 7 (10): 718-22. https://doi.org/10.1038/nclimate3382.

Comte, L., J. D. Olden, P. A. Tedesco, A. Ruhi, et X. Giam. 2021. « Climate and land-use changes interact to drive long-term reorganization of riverine fish communities globally ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118 (27): e2011639118. https://doi.org/10.1073/pnas.2011639118.

Condamine, F. L., D. Silvestro, E. B. Koppelhus, et A. Antonelli. 2020. « The rise of angiosperms pushed conifers to decline during global cooling ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117 (46): 28867-75. https://doi.org/10.1073/pnas.2005571117.

Cruz-Alonso, V., C. Pucher, S. Ratcliffe, P. Ruiz-Benito, J. Astigarraga, M. Neumann, H. Hasenauer, et F. Rodríguez-Sánchez. 2023. « The easyclimate R package: Easy access to high-resolution daily climate data for Europe ». *Environmental Modelling & Software* 161 (mars): 105627. https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2023.105627.

De Frenne, P., F. Rodríguez-Sánchez, D. A. Coomes, L. Baeten, G. Verstraeten, M. Vellend, M. Bernhardt-Römermann, et al. 2013. « Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110 (46): 18561-65. https://doi.org/10.1073/pnas.1311190110.

De Frenne, P., et K. Verheyen. 2016. « Weather stations lack forest data ». *Science* 351 (6270): 234-34. https://doi.org/10.1126/science.351.6270.234-a.

Delzon, S., C. Douthe, A. Sala, et H. Cochard. 2010. « Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding ». *Plant, Cell & Environment* 33 (12): 2101-11. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02208.x.

Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, R. B. Huey, K. S. Sheldon, C. K. Ghalambor, D. C. Haak, et P. R. Martin. 2008. « Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (18): 6668-72. https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105.

Devictor, V., R. Julliard, D. Couvet, et F. Jiguet. 2008. « Birds are tracking climate warming, but not fast enough ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275 (1652): 2743-48. https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0878.

Devictor, V., C. van Swaay, T. Brereton, L. Brotons, D. Chamberlain, J. Heliölä, S. Herrando, et al. 2012. « Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental

scale ». *Nature Climate Change* 2 (2): 121-24. https://doi.org/10.1038/nclimate1347.

Diez, J., H. Kauserud, C. Andrew, E. Heegaard, I. Krisai-Greilhuber, B. Senn-Irlet, K. Høiland, S. Egli, et U. Büntgen. 2020. « Altitudinal upwards shifts in fungal fruiting in the Alps ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287 (1919): 20192348. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2348.

Dobrowski, S. Z. 2011. « A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate ». *Global Change Biology* 17 (2): 1022-35. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02263.x.

Dugdale, S. J., I. A. Malcolm, K. Kantola, et D. M. Hannah. 2018. « Stream temperature under contrasting riparian forest cover: Understanding thermal dynamics and heat exchange processes ». *Science of The Total Environment* 610-611 (1): 1375-89. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.198.

Dulvy, N. K., S. I. Rogers, S. Jennings, V. Stelzenmüller, S. R. Dye, et H. R. Skjoldal. 2008. « Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas ». *Journal of Applied Ecology* 45 (4): 1029-39. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01488.x.

Dwire, K. A., S. Mellmann-Brown, et J. T. Gurrieri. 2018. « Potential effects of climate change on riparian areas, wetlands, and groundwater-dependent ecosystems in the Blue Mountains, Oregon, USA ». *Climate Services* 10 (4): 44-52. https://doi.org/10.1016/j.cliser.2017.10.002.

Ellenberg, H., H. E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner, et D. Paulißen. 1992. « Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa ». *Scripta Geobotanica* 18: 1-248.

Ellis, C. J. 2020. « Microclimatic refugia in riparian woodland: A climate change adaptation strategy ». *Forest Ecology and Management* 462 (4): 118006. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118006.

Engelhard, G. H., D. A. Righton, et J. K. Pinnegar. 2014. « Climate change and fishing: a century of shifting distribution in North Sea cod ». *Global Change Biology* 20 (8): 2473-83. https://doi.org/10.1111/gcb.12513.

Estrada, A., I. Morales-Castilla, P. Caplat, et R. Early. 2016. « Usefulness of species traits in predicting range shifts ». *Trends in Ecology & Evolution* 31 (3): 190-203. https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.12.014.

Fadrique, B., S. Báez, Á. Duque, A. Malizia, C. Blundo, J. Carilla, O. Osinaga-Acosta, et al. 2018. « Widespread but heterogeneous responses of Andean forests to climate change ». *Nature* 564 (7735): 207-12. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0715-9.

Feeley, K. J., et E. M. Rehm. 2015. « Downward shift of montane grasslands exemplifies the dual threat of human disturbances to cloud forest biodiversity ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (45): E6084-84. https://doi.org/10.1073/pnas.1518708112.

Feeley, K. J., J. T. Stroud, et T. M. Perez. 2017. « Most "global" reviews of species' responses to climate change are not truly global ». *Diversity and Distributions* 23 (3): 231-34. https://doi.org/10.1111/ddi.12517.

Fick, S. E., et R. J. Hijmans. 2017. « WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas ». *International Journal of Climatology* 37 (12): 4302-15. https://doi.org/10.1002/joc.5086.

Freeman, B. G., J. A. Lee-Yaw, J. M. Sunday, et A. L. Hargreaves. 2018. « Expanding, shifting and shrinking: The impact of global warming on species' elevational distributions ». *Global Ecology and Biogeography* 27 (0): 1268-76. https://doi.org/10.1111/geb.12774.

Gastner, M. T., et M. E. J. Newman. 2004. « Diffusion-based method for producing density-equalizing maps ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101 (20): 7499-7504. https://doi.org/10.1073/pnas.0400280101.

Gaüzère, P., K. Princé, et V. Devictor. 2017. « Where do they go? The effects of topography and habitat diversity on reducing climatic debt in birds ». *Global Change Biology* 23 (6): 2218-29. https://doi.org/10.1111/gcb.13500.

Geiger, R., R. H. Aron, et P. Todhunter. 1995. *The Climate Near the Ground*. Wiesbaden: Vieweg+Teubner Verlag. https://doi.org/10.1007/978-3-322-86582-3.

Gégout, J.-C., C. Coudun, G. Bailly, et B. Jabiol. 2005. « EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables ». *Journal of Vegetation Science* 16 (2): 257-60. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02363.x.

Gleason, H. A. 1926. « The individualistic concept of the plant association ». *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53 (1): 7-26. https://doi.org/10.2307/2479933.

Gottfried, M., H. Pauli, A. Futschik, M. Akhalkatsi, P. Barančok, José L. Benito A., G. Coldea, et al. 2012. « Continent-wide response of mountain vegetation to climate change ». *Nature Climate Change* 2 (2): 111-15. https://doi.org/10.1038/nclimate1329.

Grabherr, G., M. Gottfried, et H. Pauli. 1994. « Climate effects on mountain plants ». *Nature* 369 (6480): 448-48. https://doi.org/10.1038/369448a0.

Grimmond, C. S. B., S. M. Robeson, et J. T. Schoof. 2000. « Spatial variability of micro-climatic conditions within a mid-latitude deciduous forest ». *Climate Research* 15 (2): 137-49. https://doi.org/10.3354/cr015137.

Groom, Q. J. 2013. « Some poleward movement of British native vascular plants is occurring, but the fingerprint of climate change is not evident ». *PeerJ* 1 (2001): e77. https://doi.org/10.7717/peerj.77.

Guisan, A., B. Petitpierre, O. Broennimann, C. Daehler, et C. Kueffer. 2014. « Unifying niche shift studies: insights from biological invasions ». *Trends in Ecology & Evolution* 29 (5): 260-69. https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.02.009.

Guisan, A., et N. E. Zimmermann. 2000. « Predictive habitat distribution models in ecology ». *Ecological Modelling* 135 (2): 147-86. https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9.

Halpern, B. S., S. Walbridge, K. A. Selkoe, C. V. Kappel, F. Micheli, C. D'Agrosa, J. F. Bruno, et al. 2008. « A global map of human impact on marine ecosystems ». *Science* 319 (5865): 948-52. https://doi.org/10.1126/science.1149345.

Harwood, T. D., K. Mokany, et D. R. Paini. 2014. « Microclimate is integral to the modeling of plant responses to macroclimate ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (13): E1164-65. https://doi.org/10.1073/pnas.1400069111.

Hirzel, A. H., G. Le Lay, V. Helfer, C. Randin, et A. Guisan. 2006. « Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences ». *Ecological Modelling* 199 (2): 142-52. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.05.017.

Honnay, O., K. Verheyen, J. Butaye, H. Jacquemyn, B. Bossuyt, et M. Hermy. 2002. « Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species ». *Ecology Letters* 5 (4): 525-30. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00346.x.

IPBES. 2019. « Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services ». Édité par E. S. Brondizio, J. Settele, S. Díaz, et H. T. Ngo. IPBES secretariat, Bonn, Germany. https://doi.org/10.5281/zenodo.6417333.

IPCC. 2021. « Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change ». Édité par V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, et al. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. https://doi.org/10.1017/9781009157896.001.

Jackson, S. T., et J. T. Overpeck. 2000. « Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary ». *Paleobiology* 26 (S4): 194-220. https://doi.org/10.1017/S0094837300026932.

Joly, D. 2014. « Etude comparative de la température en forêt et en espace ouvert dans le parc naturel régional du Haut-Jura ». *Climatologie* 11: 19-33. https://doi.org/10.4267/climatologie.562.

Karger, D. N., D. R. Schmatz, G. Dettling, et N. E. Zimmermann. 2020. « High-resolution monthly precipitation and temperature time series from 2006 to 2100 ». *Scientific Data* 7 (1): 248. https://doi.org/10.1038/s41597-020-00587-y.

Kattel, D. B., T. Yao, W. Yang, Y. Gao, et L. Tian. 2015. « Comparison of temperature lapse rates from the northern to the southern slopes of the Himalayas ». *International Journal of Climatology* 35 (15): 4431-43. https://doi.org/10.1002/joc.4297.

Kearney, M. R. 2019. « MicroclimOz – A microclimate data set for Australia, with example applications ». *Austral Ecology* 44 (3): 534-44. https://doi.org/10.1111/aec.12689.

Kivilaan, A., et R. S. Bandurski. 1981. « The one hundred-year period for Dr. Beal's seed viability experiment ». *American Journal of Botany* 68 (9): 1290-92. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1981.tb07838.x.

Larter, M., S. Pfautsch, J.-C. Domec, S. Trueba, N. Nagalingum, et S. Delzon. 2017. « Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus Callitris ». *New Phytologist* 215 (1): 97-112. https://doi.org/10.1111/nph.14545.

Lima, F. P., P. A. Ribeiro, N. Queiroz, S. J. Hawkins, et A. M. Santos. 2007. « Do distributional shifts of northern and southern species of algae match the warming pattern? ». *Global Change Biology* 13 (12): 2592-2604. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01451.x.

Loarie, S. R., P. B. Duffy, H. Hamilton, G. P. Asner, C. B. Field, et D. D. Ackerly. 2009. « The velocity of climate change ». *Nature* 462 (7276): 1052-55. https://doi.org/10.1038/nature08649.

Maiorano, L., R. Cheddadi, N. E. Zimmermann, L. Pellissier, B. Petitpierre, J. Pottier, H. Laborde, et al. 2013. « Building the niche through time: using 13,000 years of data to predict the effects of climate change on three tree species in Europe ». *Global Ecology and Biogeography* 22 (3): 302-17. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00767.x.

Mallen-Cooper, M., B. J. Graae, et W. K. Cornwell. 2021. « Lichens buffer tundra microclimate more than the expanding shrub Betula nana ». *Annals of Botany* 128 (4): 407. https://doi.org/10.1093/aob/mcab041.

Mann, M. E., R. S. Bradley, et M. K. Hughes. 1999. « Northern hemisphere temperatures during the past millennium: Inferences, uncertainties, and limitations ». *Geophysical Research Letters* 26 (6): 759-62. https://doi.org/10.1029/1999GL900070.

McLaughlin, B. C., D. D. Ackerly, P. Z. Klos, J. Natali, T. E. Dawson, et S. E. Thompson. 2017. « Hydrologic refugia, plants, and climate change ». *Global Change Biology* 23 (8): 2941-61. https://doi.org/10.1111/gcb.13629.

Melles, S. J., M. J. Fortin, K. Lindsay, et D. Badzinski. 2011. « Expanding northward: influence of climate change, forest connectivity, and population processes on a threatened species' range shift ». *Global Change Biology* 17 (1): 17-31. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02214.x.

Menéndez, R., A. González-Megías, P. Jay-Robert, et R. Marquéz-Ferrando. 2014. « Climate change and elevational range shifts: evidence from dung beetles in two European mountain ranges ». *Global Ecology and Biogeography* 23 (6): 646-57. https://doi.org/10.1111/geb.12142.

Moore, R. D., D. L. Spittlehouse, et A. Story. 2005. « Riparian microclimate and stream temperature response to forest harvesting: A review ». *Journal of the American Water Resources Association* 41 (4): 813-34. https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.2005.tb03772.x.

Morecroft, M. D., M. E. Taylor, et H. R. Oliver. 1998. « Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site ». *Agricultural and Forest Meteorology* 90 (1–2): 141-56. https://doi.org/10.1016/S0168-1923(97)00070-1.

Moret, P., P. Muriel, R. Jaramillo, et O. Dangles. 2019. « Humboldt's Tableau Physique revisited ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116 (26): 12889-94. https://doi.org/10.1073/pnas.1904585116.

Morin, X., L. Fahse, H. Jactel, M. Scherer-Lorenzen, R. García-Valdés, et H. Bugmann. 2018. « Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in

tree species composition ». *Scientific Reports* 8 (1): 5627. https://doi.org/10.1038/s41598-018-23763-y.

Moritz, C., J. L. Patton, C. J. Conroy, J. L. Parra, G. C. White, et S. R. Beissinger. 2008. « Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA ». *Science* 322 (5899): 261-64. https://doi.org/10.1126/science.1163428.

Morueta-Holme, N., K. Engemann, P. Sandoval-Acuña, J. D. Jonas, R. M. Segnitz, et J.-C. Svenning. 2015. « Strong upslope shifts in Chimborazo's vegetation over two centuries since Humboldt ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (41): 12741-45. https://doi.org/10.1073/pnas.1509938112.

Mottl, O., S. G. A. Flantua, K. P. Bhatta, V. A. Felde, T. Giesecke, S. Goring, E. C. Grimm, et al. 2021. « Global acceleration in rates of vegetation change over the past 18,000 years ». *Science* 372 (6544): 860-64. https://doi.org/10.1126/science.abg1685.

Muscarella, R., P. J. Galante, M. Soley-Guardia, R. A. Boria, J. M. Kass, M. Uriarte, et R. P. Anderson. 2014. « ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models ». *Methods in Ecology and Evolution* 5 (11): 1198-1205. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12261.

Napper, I. E., B. F. R. Davies, H. Clifford, S. Elvin, H. J. Koldewey, P. A. Mayewski, K. R. Miner, et al. 2020. « Reaching new heights in plastic pollution — Preliminary findings of microplastics on Mount Everest ». *One Earth* 3 (5): 621-30. https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.10.020.

Noetzli, J., et S. Gruber. 2009. « Transient thermal effects in Alpine permafrost ». *The Cryosphere* 3 (1): 85-99. https://doi.org/10.5194/tc-3-85-2009.

Nuñez, M. A., et T. Amano. 2021. « Monolingual searches can limit and bias results in global literature reviews ». *Nature Ecology & Evolution* 5 (3): 264-64. https://doi.org/10.1038/s41559-020-01369-w.

Oldén, A., M. Peura, S. Saine, J. S. Kotiaho, et P. Halme. 2019. « The effect of buffer strip width and selective logging on riparian forest microclimate ». *Forest Ecology and Management* 453 (décembre): 117623. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117623.

Paaijmans, K. P., R. L. Heinig, R. A. Seliga, J. I. Blanford, S. Blanford, C. C. Murdock, et M. B. Thomas. 2013. « Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change ». *Global Change Biology* 19 (8): 2373-80. https://doi.org/10.1111/gcb.12240.

Parmesan, C., N. Ryrholm, C. Stefanescu, J. K. Hill, C. D. Thomas, H. Descimon, B. Huntley, et al. 1999. « Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming ». *Nature* 399 (6736): 579-83. https://doi.org/10.1038/21181.

Parmesan, C., et G. Yohe. 2003. « A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems ». *Nature* 421 (6918): 37-42. https://doi.org/10.1038/nature01286.

Peng, X., M. Chen, S. Chen, S. Dasgupta, H. Xu, K. Ta, M. Du, J. Li, Z. Guo, et S. Bai. 2018. « Microplastics contaminate the deepest part of the world's ocean ». *Geochemical Perspectives Letters* 9: 1-5. https://doi.org/10.7185/geochemlet.1829.

Perry, A. L., P. J. Low, J. R. Ellis, et J. D. Reynolds. 2005. « Climate change and distribution shifts in marine fishes ». *Science* 308 (5730): 1912-15. https://doi.org/10.1126/science.1111322.

Pinsky, M. L., B. Worm, M. J. Fogarty, J. L. Sarmiento, et S. A. Levin. 2013. « Marine taxa track local climate velocities ». *Science* 341 (6151): 1239-42. https://doi.org/10.1126/science.1239352.

Plue, J., H. Van Calster, I. Auestad, S. Basto, R. M. Bekker, H. H. Bruun, R. Chevalier, et al. 2021. « Buffering effects of soil seed banks on plant community composition in response to land use and climate ». *Global Ecology and Biogeography* 30 (1): 128-39. https://doi.org/10.1111/geb.13201.

Poloczanska, E. S., C. J. Brown, W. J. Sydeman, W. Kiessling, D. S. Schoeman, P. J. Moore, K. Brander, et al. 2013. « Global imprint of climate change on marine life ». *Nature Climate Change* 3 (10): 919-25. https://doi.org/10.1038/nclimate1958.

Potter, K. A., H. A. Woods, et S. Pincebourde. 2013. « Microclimatic challenges in global change biology ». *Global Change Biology* 19 (10): 2932-39. https://doi.org/10.1111/gcb.12257.

Purugganan, M. D., et D. Q. Fuller. 2009. « The nature of selection during plant domestication ». *Nature* 457 (7231): 843-48. https://doi.org/10.1038/nature07895.

R Core Team. 2020. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. https://www.R-project.org/.

Raja, N. B., E. M. Dunne, A. Matiwane, T. M. Khan, P. S. Nätscher, A. M. Ghilardi, et D. Chattopadhyay. 2022. « Colonial history and global economics distort our understanding of deep-time biodiversity ». *Nature Ecology & Evolution* 6 (2): 145-54. https://doi.org/10.1038/s41559-021-01608-8.

Randin, C. F., R. Engler, S. Normand, M. Zappa, N. E. Zimmermann, P. B. Pearman, P. Vittoz, W. Thuiller, et A. Guisan. 2009. « Climate change and plant distribution: local models predict high-elevation persistence ». *Global Change Biology* 15 (6): 1557-69. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01766.x.

Raup, D. M., et J. J. Sepkoski. 1982. « Mass extinctions in the marine fossil record ». *Science* 215 (4539): 1501-3. https://doi.org/10.1126/science.215.4539.1501.

Renaud, V., et M. Rebetez. 2009. « Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland during the exceptionally hot summer of 2003 ». *Agricultural and Forest Meteorology* 149 (5): 873-80. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2008.11.006.

Rogers, J. B., E. D. Stein, M. W. Beck, et R. F. Ambrose. 2020. « The impact of climate change induced alterations of streamflow and stream temperature on the distribution of riparian species ». *PLOS ONE* 15 (11): e0242682. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0242682.

Rolland, C. 2003. « Spatial and seasonal variations of air temperature lapse rates in alpine regions ». *Journal of Climate* 16 (7): 1032-46. https://doi.org/10.1175/1520-0442(2003)016%3C1032:SASVOA%3E2.0.CO;2.

Rull, V. 2010. « On microrefugia and cryptic refugia ». *Journal of Biogeography* 37 (8): 1623-25. https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02340.x.

Rumpf, S. B., K. Hülber, N. E. Zimmermann, et S. Dullinger. 2019. « Elevational rear edges shifted at least as much as leading edges over the last century ». *Global Ecology and Biogeography* 28 (4): 533-43. https://doi.org/10.1111/geb.12865.

Rykken, J. J., S. S. Chan, et A. R. Moldenke. 2007. « Headwater riparian microclimate patterns under alternative forest management treatments ». *Forest Science* 53 (2): 270-80. https://doi.org/10.1093/forestscience/53.2.270.

Sabo, J. L., R. Sponseller, M. Dixon, K. Gade, T. Harms, J. Heffernan, A. Jani, et al. 2005. « Riparian zones increase regional species richness by harboring different, not more, species ». *Ecology* 86 (1): 56-62. https://doi.org/10.1890/04-0668.

Savage, J., et M. Vellend. 2015. « Elevational shifts, biotic homogenization and time lags in vegetation change during 40 years of climate warming ». *Ecography* 38 (6): 546-55. https://doi.org/10.1111/ecog.01131.

Seavy, N. E., T. Gardali, G. H. Golet, F. T. Griggs, C. A. Howell, R. Kelsey, S. L. Small, J. H. Viers, et J. F. Weigand. 2009. « Why climate change makes riparian restoration more important than ever: Recommendations for practice and research ». *Ecological Restoration* 27 (3): 330-38. https://www.jstor.org/stable/43441301.

Sklenář, P. 2016. « Advance of plant species on slopes of the Chimborazo volcano (Ecuador) calculated based on unreliable data ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (4): E407-8. https://doi.org/10.1073/pnas.1522531113.

Skoglund, P., E. Ersmark, E. Palkopoulou, et L. Dalén. 2015. « Ancient wolf genome reveals an early divergence of domestic dog ancestors and admixture into high-latitude breeds ». *Current Biology* 25 (11): 1515-19. https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.04.019.

Soberón, J., et M. Nakamura. 2009. « Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (novembre): 19644-50. https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106.

Soudzilovskaia, N. A., P. M. van Bodegom, et J. H. C. Cornelissen. 2013. « Dominant bryophyte control over high-latitude soil temperature fluctuations predicted by heat transfer traits, field moisture regime and laws of thermal insulation ». *Functional Ecology* 27 (6): 1442-54. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12127.

Soudzilovskaia, N. A., B. J. Graae, J. C. Douma, O. Grau, A. Milbau, A. Shevtsova, L. Wolters, et J. H. C. Cornelissen. 2011. « How do bryophytes govern generative recruitment of vascular plants? ». *New Phytologist* 190 (4): 1019-31. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03644.x.

Steele, J. H., K. H. Brink, et B. E. Scott. 2019. « Comparison of marine and terrestrial ecosystems: suggestions of an evolutionary perspective influenced by environmental variation ». *ICES Journal of Marine Science* 76 (1): 50-59. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy186.

Steffen, W., W. Broadgate, L. Deutsch, O. Gaffney, et C. Ludwig. 2015. « The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration ». *The Anthropocene Review* 2 (1): 81-98. https://doi.org/10.1177/2053019614564785.

Stevens, J. T., H. D. Safford, S. Harrison, et A. M. Latimer. 2015. « Forest disturbance accelerates thermophilization of understory plant communities ». *Journal of Ecology* 103 (5): 1253-63. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12426.

Tansley, A. G. 1935. « The use and abuse of vegetational concepts and terms ». *Ecology* 16 (3): 284-307. https://doi.org/10.2307/1930070.

Telewski, F. W., et J. A. D. Zeevaart. 2002. « The 120-yr period for Dr. Beal's seed viability experiment ». *American Journal of Botany* 89 (8): 1285-88. https://doi.org/10.3732/ajb.89.8.1285.

Tewksbury, J. J., R. B. Huey, et C. A. Deutsch. 2008. « Putting the heat on tropical animals ». *Science* 320 (5881): 1296-97. https://doi.org/10.1126/science.1159328.

Thomas, C. D., et J. J. Lennon. 1999. « Birds extend their ranges northwards ». *Nature* 399 (6733): 213-13. https://doi.org/10.1038/20335.

Troudet, J., P. Grandcolas, A. Blin, R. Vignes-Lebbe, et F. Legendre. 2017. « Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences ». *Scientific Reports* 7 (1): 1-14. https://doi.org/10.1038/s41598-017-09084-6.

VanDerWal, J., H. T. Murphy, A. S. Kutt, G. C. Perkins, B. L. Bateman, J. J. Perry, et A. E. Reside. 2013. « Focus on poleward shifts in species' distribution underestimates the fingerprint of climate change ». *Nature Climate Change* 3 (3): 239-43. https://doi.org/10.1038/nclimate1688.

Venter, O., E. W. Sanderson, A. Magrach, J. R. Allan, J. Beher, K. R. Jones, H. P. Possingham, et al. 2016. « Global terrestrial human footprint maps for 1993 and 2009 ». *Scientific Data* 3 (août): 160067. https://doi.org/10.1038/sdata.2016.67.

Warren, M. S., J. K. Hill, J. A. Thomas, J. Asher, R. Fox, B. Huntley, D. B. Roy, et al. 2001. « Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change ». *Nature* 414 (6859): 65. https://doi.org/10.1038/35102054.

Waters, C. N., J. Zalasiewicz, C. Summerhayes, A. D. Barnosky, C. Poirier, A. Gałuszka, A. Cearreta, et al. 2016. « The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene ». *Science* 351 (6269): aad2622. https://doi.org/10.1126/science.aad2622.

Wild, J., M. Kopecký, M. Macek, M. Šanda, J. Jankovec, et T. Haase. 2019. « Climate at ecologically relevant scales: A new temperature and soil moisture logger for long-term microclimate measurement ». *Agricultural and Forest Meteorology* 268 (avril): 40-47. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.12.018.

Wilkerson, E., J. M. Hagan, D. Siegel, et A. A. Whitman. 2006. « The effectiveness of different buffer widths for protecting headwater stream temperature in Maine ». *Forest Science* 52 (3): 221-31. https://doi.org/10.1093/forestscience/52.3.221.

Williamson, J., E. M. Slade, S. H. Luke, T. Swinfield, A. Y. C. Chung, D. A. Coomes, H. Heroin, et al. 2021. « Riparian buffers act as microclimatic refugia in oil palm landscapes ». *Journal of Applied Ecology* 58 (2): 431-42. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13784.

Wilson, R. J., D. Gutiérrez, J. Gutiérrez, D. Martínez, R. Agudo, et V. J. Monserrat. 2005. « Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change ». *Ecology Letters* 8 (11): 1138-46. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00824.x.

Woodward, G., D. M. Perkins, et L. E. Brown. 2010. « Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization ». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1549): 2093-2106. https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0055.

Zimov, S. A. 2005. « Pleistocene park: return of the mammoth's ecosystem ». *Science* 308 (5723): 796-98. https://doi.org/10.1126/science.1113442.

"Beyond a critical point within a finite space, freedom diminishes as numbers increase. This is as true of humans in the finite space of a planetary ecosystem as it is of gas molecules in a sealed flask. The human question is not how many can possibly survive within the system, but what kind of existence is possible for those who do survive." — (Pardot Kynes' quote in Appendix I: The Ecology of Dune, Frank Herbert, 1965, Dune)

8 Annexes

Les annexes de ce document contiennent : (i) la liste des articles scientifiques (soumis, en révision, édités et publiés), (ii) la liste des communications sur invitation à des congrés (internationaux et nationaux) ou des séminaires (webinaires inclus) et (iii) la liste des activités de médiations (cf. articles de vulgarisation, interventions en milieu scolaire et dans les médias).

8.1 Annexe I : Liste des Publications

Ci-dessous, je liste de manière exhaustive l'ensemble des articles scientifiques que j'ai écrit ou co-écrit dans des revues à comité de lecture ainsi que quelques chapitres d'ouvrages, des articles éditoriaux ou des commentaires d'articles non soumis à un comité de lecture. Pour information, et quand cela est disponible, pour les articles publiés notamment, des liens hypertextes qui renvoient aux articles complets sur le site de la revue sont associés à chaque titre d'article, indiqué en italique dans le texte.

8.1.1 Articles Soumis dans des Revues à Comité de Lecture

S11 – De Pauw K., Depauw L., Caluwaerts S., Cousins S.A.O., De Lombaerde E., Diekmann M., Frey D., **Lenoir J.**, Meeussen C., Orczewska A., Plue J., Spicher F., Zellweger F., Vangansbeke P., Verheyen K., De Frenne P. (in review). *Urban forest microclimates across Europe are shaped by deep edge effects and forest structure.* ***Agricultural and Forest Meteorology***

S10 – De Pauw K., Depauw L., Cousins S.A.O., De Lombaerde E., Diekmann M., Frey D., Kwietniowska K., **Lenoir J.**, Meeussen C., Orczewska A., Plue J., Spicher F., Vanneste T., Zellweger F., Verheyen K., Vangansbeke P., De Frenne P. (in review). *The urban heat island accelerates litter decomposition through microclimatic warming in temperate urban forests.* ***Urban Ecology***

S9 – Gril E., Laslier M., Gallet-Moron E., Durieu S., Spicher F., Le Roux V., Brasseur B., Haesen S., Van Meerbeek K., Decocq G., Marrec M., **Lenoir J.** (in review). *Using airborne LiDAR to map forest microclimate temperature buffering or amplification.* ***Remote Sensing of Environment***

S8 – Klinges D.H., Baecher A.J., Lembrechts J.J., Maclean I.M.D., **Lenoir J.**, Ashcroft M., Greiser C., Evans L.J., Kearney M.R., Aalto J., Barrio I., De Frenne P., Guillemot J., Hylander K., Jucker T., Kopecký M., Luoto M., Macek M., Nijs I., Urban J., van den Brink L., Vangansbeke P., Von Oppen J., Wild J., Boike j., Canessa R., Nosetto M., Rubtsov A., Sallo-Bravo J., Scheffers B. (in review). *Proximal microclimate: moving beyond spatiotemporal scale improves biological predictions.* ***Global Change Biology***

S7 – Midolo G., Axmanová I., Divíšek J., Dřevojan P., Lososová Z., Večeřa M., Karger, D.N., Thuiller W., Bruelheide H., Aćić S., Attore F., Biurrun I., Boch S., Bonari G., Čarni A., Chiarucci A., Ćušterevska R., Dengler J., Dziuba T., Garbolino E., Jandt U., **Lenoir J.**, Marcenò C., Rūsiņa S., Šibík J., Škvorc Ž., Stančić Z., Stanisic-Vujacic M., Svenning J.C., Swacha G., Vassilev K., Chytrý M. (in review). *Diversity and distribution of Raunkiær's life forms in European vegetation.* ***Journal of Biogeography***

S6 – Moreira X., Abdala-Roberts L., Lago-Núñez B., Cao A., De Pauw K., De Ro A., Gasperini C., Hedwall P.O., Iacopett G., **Lenoir J.**, Meeussen C., Plue J., Sanczuk P., Selvi F., Spicher F., Vanden Broeck A., De Frenne P. (in review). *Effects of microhabitat-level warming on oak leaf defences and insect herbivory across latitudes.* ***Journal of Ecology***

S5 – Pecl G.T., Kelly R., Lucas C., van Putten I., Badhe R., Champion C., Chen I.C., Defeo O., Gaitan-Espitia J.D., Evengård B., Fordham D., Guo F., Henriques R., Henry S., **Lenoir J.**, McGhie H., Mustonen T., Olivier S., Pettorelli N., Pinsky M.L., Potts W., Santana-Garcon J., Sauer W., Stensgaard A.S., Tingley M.W., Verges A. (in review). *Climate-driven species on the move provide tangible anchors to engage the public on climate change.* ***People and Nature***

S4 – Peyre G., Lopez C., Daniela M., **Lenoir J.** (in review). *Climatic refugia in the coldest neotropical hotspot, the Andean páramo.* ***Journal of Vegetation Science***

S3 – Vanneste T., Depauw L., De Lombaerde E., Meeussen C., Govaert S., De Pauw K., Sanczuk P., Bollmann K., Brunet J., Calders K., Cousins S.A.O., Diekmann M., Gasparini C., Graae B.J., Hedwall P.O., Iacopetti G., **Lenoir J.**, Lindmo S., Orczewska A., Ponette Q., Plue J., Selvi F., Spicher F., Verbeeck H., Zellweger F., Verheyen K., Vangansbeke P., De Frenne P. (in review). *Trade-offs of biodiversity and ecosystem services in European forest edges vs interiors.* ***Nature Ecology and Evolution***

S2 – Wei L., Liira J., Ehrmann S., **Lenoir J.**, Decocq G., Brunet J., Wulf M., Diekmann M., Naaf T., Scherer-Lorenzen M., Hansen K., De Smedt P., Valdés A., Verheyen K., De Frenne P. (in review). *Impact of patch age and size on forest soil characteristics in European agricultural landscapes.* ***Science of the Total Environment***

S1 – Zu K., **Lenoir J.**, Fang J., Tang Z., Shen Z., Ji C., Zheng C., Luo A., Song W., Zimmermann N.E., Pellissier L., Wang Z. (in review). *Elevational shift in seed plant distributions in China's mountains over the last 70 years.* ***Global Ecology and Biogeography***

8.1.2 Articles en Révision dans des Revues à Comité de Lecture

R9 – Bazzichetto M., **Lenoir J.**, Da Re D., Tordoni E., Rocchini D., Malavasi M., Votjtech B., Sperandii M.G. (in revision). *Effect of sampling strategies on the response curves estimated by plant species distribution models.* ***Global Ecology and Biogeography***

R8 – Da Re D., Tordoni E., **Lenoir J.**, Vanwambeke S.O., Rubin S. (in revision). *Towards a causality-based framework for modelling species distribution.* ***Journal of Biogeography***

R7 – Da Re D., Tordoni E., **Lenoir J.**, Lembrechts J.J., Vanwambeke S.O., Rocchini D., Bazzichetto M. (in revision). *USE it: uniformly sampling pseudo-absences within the environmental space for applications in habitat suitability models.* ***Methods in Ecology and Evolution***

R6 – Decocq G., Regnault P. **Lenoir J.**, Paccaut F., di Menza L., Delvoye G., Janvresse E., Closset D., Goubet O. (in revision). *Modelling plant community dynamics in changing forest ecosystems: a review.* ***Botany Letters***

R5 – Flantua S., Mottl O., Felde V.A., Giesecke T., Hooghiemstra H., Irl S., **Lenoir J.**, Mathes G., McMichael C., Seddon A., Steinbauer M., Tovar C., Vetaas O.R., Birks H.J.B., Grytnes J.A. (in revision). *The joint world of macroecology and terrestrial palaeoecology.* ***Global Ecology and Biogeography***

R4 – Govaert S., Meeussen C., Vanneste T., Bollmann K., Brunet J., Calders K., Cousins S.A.O., De Pauw K., Diekmann M., Graae B.J., Hedwall P.O., Heinken T., Iacopetti G., **Lenoir J.**, Lindmo S., Orczewska A., Ponette Q., Plue J., Sanczuk P., Selvi F., Spicher F., Verheyen K., Vangansbeke P., De Frenne P. (in review). *Trait – micro-environment relationships of forest herb communities across Europe.* ***Global Ecology and Biogeography***

R3 – Hostens L., Van Meerbeek K., Wiegmans D., Larsson K., **Lenoir J.**, Clavel J., Wedegärtner R., Pirée A., Nijs I., Lembrechts J.J. (in review). *The drivers of dark diversity in the Scandinavian tundra are metric-dependent.* ***Journal of Vegetation Science***

R2 – Sanczuk P., De Pauw K., De Lombaerde ., Luoto M., Meeussen C., Govaert S., Vanneste T., Depauw L., Brunet J., Cousins S.A.O., Gasperini C., Hedwall P.O., Iacopetti G., **Lenoir J.**, Plue J., Selvi F., Spicher F., Uria-Diez J., Verheyen K., Vangansbeke P., De Frenne P. (in revision). *Microclimate drives forest plant population dynamics under climate change.* ***Nature Climate Change***

R1 – Semboli O., Closset-Kopp D., **Lenoir J.**, Baya F., Yongo O.D., Gourlet-Fleury S., Decocq G. (in revision). *Species interactions little contribute to the spatial distribution of trees in a primary afro-tropical forest.* ***Journal of Vegetation Science***

8.1.3 Articles Récemment Edités dans des Revues à Comité de Lecture

E4 – Rocchini D., Tordoni E., Marchetto E., Marcantonio M., Barbosa A.M., Bazzichetto M., Beierkuhnlein C., Castelnuovo E., Cazzolla Gatti R., Chiarucci A., Chieffallo L., Da Re D., Di Musciano M., Foody G.M., Gabor L., Garzon-Lopez C.X., Guisan A., Hattab T., Hortal J., Kunin W.E., Jordan F., **Lenoir J.**, Mirri S., Moudrý V., Naimi B., Nowosad J., Sabatini F.M., Schweiger A.H., Ŝímová P., Tessarolo G., Zannini P., Malavasi M. (2023). *A quixotic view of spatial bias in modelling the distribution of species and their diversity.* ***npj Biodiversity***, *accepted*

E3 – Rubenstein M., Weiskopf S., Bertrand R., Carter S.L., Comte L., Eaton M.J., Johnson C., **Lenoir J.**, Lynch A.J., Miller B.W., Morelli T.L., Rodriguez M., Terando A., Thompson L.M. (2023). *Climate change and the global redistribution of biodiversity: are expected range shifts supported by the evidence?.* ***Environmental Evidence***, *accepted*

E2 – Haesen S., Lembrechts J.J., De Frenne P., **Lenoir J.**, Aalto J., Ashcroft M.B., Kopecký M., Luoto M., Maclean I.M.D., Nijs I., Niittynen P., van den Hoogen J., Arriga N., Brůna J., Buchmann N., Čiliak M., Collalti A., De Lombaerde E., Descombes P., Gharun M., Goded I., Govaert S., Greiser C., Grelle A., Gruening C., Hederová L., Hylander K., Kreyling J., Kruijt B., Macek M., Máliš F., Man M., Manca G., Matula R., Meeussen C., Merinero S., Minerbi S., Montagnani L., Muffler L., Ogaya R., Penuelas J., Plichta R., Portillo-Estrada M., Schmeddes J., Shekhar A., Spicher F., Ujházyová M., Vangansbeke P., Weigel R., Wild J., Zellweger F., Van Meerbeek K. (2023). ForestClim—Bioclimatic variables for microclimate temperatures of European forests*. ***Global Change Biology***, *early view*

E1 – Engel T., Bruelheide H., Hoss D., Sabatini F.M., Altmann J., Arfin-Khan M.A.S., Aubin I., Bergmeier E., Černý T., Chytrý M., Dainese M., Dengler J., Dolezal J., Field R., Fischer

F.M., Huygens D., Jandt U., Jansen F., Jentsch A., Karger D.N., Kattge J., **Lenoir J.**, Lens F., Loos J., Niinemets Ü., Overbeck G.E., Ozinga W.A., Penuelas J., Peyre G., Phillips O., Reich P.B., Römermann C., Sandel B., Schmidt M., Schrodt F., Velez-Martin E., Viole C., Pillar V. (2023). *Traits of dominant plant species drive primary productivity in grasslands globally.* ***Global Ecology and Biogeography***, *early view*

8.1.4 Articles Publiés dans des Revues à Comité de Lecture

P180 – **Gril E.** [15], Spicher F., Greiser C., Ashcroft M., Pincebourde S., Durrieu S., Nicolas M., Richard B., **Decocq G.**, Marrec R., **Lenoir J.**, (2023). *Slope & equilibrium: A parsimonious and flexible approach to model microclimate.* ***Methods in Ecology and Evolution***, 14, 885-897

P179 – Mohieddinne H., Brasseur B., Gallet-Moron E., **Lenoir J.**, Spicher F., Kobaissi A., Horen H. (2023). *Assessment of soil compaction and rutting due to forest management through remote sensing airborne LiDAR technique.* ***Land Degradation and Development***, 34, 1558-1569

P178 – Jaroszynska F., Rixen C., Woodin S., **Lenoir J.**, Wipf S. (2023). *Resampling alpine herbarium records reveals changes in plant traits over space and time.* ***Journal of Ecology***, 111, 338-355

P177 – Rantanen M., Kämäräinen M., Niittynen P., Phoenix G.K., **Lenoir J.**, Maclean I.M.D., Luoto M., Aalto J., (2023). *Bioclimatic atlas of the terrestrial Arctic.* ***Scientific Data***, 10, 40

P176 – Tichý L., Axmanová I., Dengler J., Guarino R., Jansen F., Midolo G., Nobis M.P., Van Meerbeek K., Aćić S., Attorre F., Bergmeier E., Biurrun I., Bonari G., Bruelheide H., Campos J.A., Čarni A., Chiarucci A., Ćuk M., Ćušterevska R., Didukh Y., Dítě D., Dítě Z., Dziuba T., Fanelli G., Fernández-Pascual E., Garbolino E., Gavilán R.G., Gégout J.C., Graf U., Güler B., Hájek M., Hennekens S.M., Jandt U., Jašková A., Jiménez-Alfaro B., Julve P., Kambach S., Karger D.N., Karrer G., Kavgacı A., Knollová I., Kuzemko A., Küzmič F., Landucci F., Lengyel A., **Lenoir J.**, Marcenò C., Moeslund J.E., Novák P., Pérez-Haase A., Peterka T., Pielech R., Pignatti A., Rašomavičius V., Rūsiņa S., Saatkamp A., Šilc U., Škvorc Ž., Theurillat J.P., Wohlgemuth T., Chytrý M. (2023). *Ellenberg-type indicator values for European vascular plant species.* ***Journal of Vegetation Science***, 34, e13168

P175 – Iseli E., Chisholm C., **Lenoir J.**, Haider S., Seipel T., Barros A., Hargreaves A.L., Kardol P., Lembrechts J.J., McDougall K., Rashid I., Rumpf S.B., Arévalo J.R., Cavieres L., Daehler C., Dar P.A., Endress B., Jakobs G., Jiménez A., Küffer C., Mihoc M., Milbau Ann, Morgan J.w., Naylor B.J., Pauchard A., Ratier Backes A., Reshi Z.A., Rew L., Righetti D., Shannon J.M., Valencia G., Walsh N., Wright G.T., Alexander J. (2023). *Rapid upwards spread of non-native plants in mountains across continents.* ***Nature Ecology and Evolution***, 7, 405-413

15. Thèse en codirection avec Prof. Guillaume Decocq.

P174 – Midolo G., Herben T., Axmanová I., Marcenò C., Pätsch R., Bruelheide H., Karger D.N., Aćić S., Bergamini A., Bergmeier E., Biurrun I., Bonari G., Čarni A., Chiarucci A., De Sanctis M., Demina O., Dengler J., Dziuba T., Fanelli G., Garbolino E., Giusso del Galdo G., Goral F., Güler B., Hinojos-Mendoza G., Jansen F., Jiménez-Alfaro B., Lengyel A., **Lenoir J.**, Pérez-Haase A., Pielech R., Prokhorov V., Rašomavičius V., Ruprecht E., Rūsiņa S., Šilc U., Škvorc Ž., Stančić Z., Tatarenko I., Milan C. (2023). *Disturbance indicator values for European plants.* ***Global Ecology and Biogeography***, 32, 24-34

P173 – Thouverai E., Marcantonio M., **Lenoir J.**, Galfré M., Marchetto E., Bacaro G., Cazzolla Gatti R., Da Re D., Di Musciano M., Furrer R., Malavasi M., Moudrý V., Nowosad J., Pedrotti F., Pelorosso R., Pezzi G., Ŝímová P., Ricotta C., Silvestri S., Tordoni E., Torresani M., Vacchiano G., Zannini P., Rocchini D. (2023). *Integrals of life: Tracking ecosystem spatial heterogeneity from space through the area under the curve of the parametric Rao's Q index.* ***Ecological Complexity***, 52, 101029

P172 – Segar J., Pereira H.M., Baeten L., Bernhardt-Römermann M., De Frenne P., Fernández N., Gilliam F.S., **Lenoir J.**, Ortmann-Ajkai A., Verheyen K., Waller D., Teleki B., Brunet J., Chudomelová M., Decocq G., Dirnböck T., Hédl R., Heinken T., Jaroszewicz B., Kopecký M., Macek M., Máliš F., Naaf T., Orczewska A., Reczynska K., Schmidt W., Šebesta J., Stachurska-Swakoń A., Standovár T., Swierkosz K., Vild O., Wulf M., Staude I.R. (2022). *Divergent roles of herbivory in eutrophying forests.* ***Nature Communications***, 13, 7837

P171 – Au T.F., Maxwell J.T., Robeson S.M., Li J., Siani S.M.O., Novick K., Dannenberg M.P., Phillips R., Li T., Chen Z., **Lenoir J.** (2022). *Younger trees in the upper canopy layer are more sensitive but also more resilient to drought: age matters.* ***Nature Climate Change***, 12, 1168-1174

P170 – Yang J., Blondeel H., Meeussen C., Govaert S., Vangansbeke P., Boeckx P., **Lenoir J.**, Orczewska A., Ponette Q., Hedwall P.O., Iacopetti G., Brunet J., De Frenne P., Verheyen K. (2022). *Forest density and edge effects on soil microbial communities in deciduous forests across Europe.* ***Applied Soil Ecology***, 179, 104586

P169 – Rocchini D., Torresani M., Beierkuhnlein C., Feoli E, Foody G.M., **Lenoir J.**, Malavasi M., Moudrý V., Šímová P., Ricotta C. (2022). *Double down on remote sensing for biodiversity estimation: a biological mindset.* ***Community Ecology***, 23, 267-276

P168 – Esperon-Rodriguez M., Tjoelker M.G., **Lenoir J.**, Baumgartner J.B., Beaumont L.J., Nipperess D.A., Power S.A., Richard B., Rymer P.D., Gallagher R.V. (2022). *Climate change increases global risk to urban forests.* ***Nature Climate Change***, 12, 950-955

P167 – Sabatini F.M., Jiménez-Alfaro B., Jandt U., Chytrý M., Field R., Kessler M., **Lenoir J.**, Schrodt F., Wiser S.K., Arfin Khan M.A.S., Attorre F., Cayuela L., De Sanctis M., Dengler J., Haider S., Hatim M.Z., Indreica A., Jansen F., Pauchard A., Peet R.K., Petřík P., Pillar V.D., Sandel B., Schmidt M., Tang Z., van Bodegom P.M., Vassilev K., Violle C., Bruelheide H. (2022). *Global patterns of vascular plant alpha diversity.* ***Nature Communications***, 13, 4683

P166 – Rocchini D., Féret J.B., Asner G.P., Beierkuhnlein C., Dalponte M., Feilhauer H., Foody G.M., Geller G.N., Gillespie T.W., He K.S., Kleijn D., Leitão P.J., Malavasi M.,

Vítězslav M., Müllerová J., Nagendra H., Normand S., Ricotta C., Santos M.J., Schaepman M.E., Schmidtlein S., Skidmore A.K., Šímová P., Townsend P.A., Turner W., Ustin S.L., Vihervaara P., Wegmann M., **Lenoir J.** (2022). *The spectral species concept in living color*. ***Journal of Geophysical Research: Biogeosciences***, 127, e2022JG007026

P165 – Gasperini C., Vanneste t., Bollmann K., Brunet J., Cousins S.A.O., Decocq G., De Pauw K., Diekmann M., Govaert S., Graae B., Hedwall P.O., Iacopetti G., **Lenoir J.**, Lindmo S., Meeussen C., Orczewska A., Ponette Q., Plue J., Sanczuk P., Spicher F., Vangansbeke P., Selvi F., De Frenne P. (2022). *Soil seed bank responses to edge effects in temperate European forests*. ***Global Ecology and Biogeography***, 31, 1877-1893

P164 – Meeussen C., De Pauw K., Sanczuk P., Brunet J., Cousins S.A.O., Gasperini C., Hedwall P.O., Iacopetti G., Johansson U., **Lenoir J.**, Moreira X., Plue J., Selvi F., Spicher F., Uria Diez J., Verheyen K., Vangansbeke P., De Frenne P. (2022). *Initial oak regeneration responses to experimental warming along microclimatic and macroclimatic gradients*. ***Plant Biology***, 24, 745-757

P163 – Heinken T., Diekmann M., Liira J., Orczewska A., Schmidt M., Brunet J., Chytrý M., Chabrerie O., Decocq G., De Frenne P., Dřevojan P., Dzwonko Z., Ewald J., Feilberg J., Graae B.J., Grytnes J.A., Hermy M., Kriebitzsch W.U., Laiviņš M., **Lenoir J.**, Lindmo S., Marage D., Marozas V., Niemeyer T., Paal J., Pyšek P., Roosaluste E., Sadlo J., Schaminée J.H.J., Tyler T., Verheyen K., Wulf M., Vanneste T. (2022). *The European Forest Plant Species List (EuForPlant): Concept and applications*. ***Journal of Vegetation Science***, 33, e13132

P162 – Lopez B., Allen J.M., Dukes J.S., **Lenoir J.**, Vilà M., Blumenthal D.M., Beaury E.M., Fusco E.J., Laginhas B.B., Morelli T.L., O'Neill M.W., Sorte C.J.B., Maceda-Veiga A., Whitlock R., Bradley B. (2022). *Global environmental changes more frequently offset than intensify detrimental effects of biological invasions*. ***Proceedings of the National Academy of Sciences***, 119, e2117389119

P161 – Jiroušek M., Peterka T., Chytrý M., Schaminée J.H.J., Kuznetsov O.L., Jiménez-Alfaro B., Pérez-Haase A., Aunina L., Biurrun I., Dítě D., Goncharova N., Hájková P., Jansen F., Koroleva N.E., Lapshina E.D., Lavrinenko I.A., Lavrinenko O.V., Napreenko M.G., Pawlikowski P., Rašomavičius V., Rodwell J., Romero Pedreira D., Sahuquillo Balbuena E., Smagin V.A., Tahvanainen T., Biţă-Nicolae C., Brisse H., De Bie E., Felbaba-Klushyna L., FitzPatrick Ú., Graf U., Ivchenko T.G., Jandt U., Jiroušková J., Kącki Z., Košuthová A., **Lenoir J.**, Moen A., Onyshchenko V., Plášek V., Plesková Z., Shirokikh P.S., Šilc U., Šímová A., Šmerdová E., Thiele A., Tichý L., Tokarev P.N., Wohlgemuth T., Hájek M. (2022). *Classification of European bog vegetation (Oxycocco-Sphagnetea)*. ***Applied Vegetation Science***, 25, e12646

P160 – **Lenoir J.**, **Gril E.**[16], Durrieu S., Horen H., Laslier M., Lembrechts J.J., Zellweger F., Alleaume S., Brasseur B., Buridant J., Dayal K., De Frenne P., Gallet-Moron E., Marrec R., Van Meerbeek K., Meeussen C., Rocchini D., **Decocq G.** (2022). *Unveil the unseen: Using LiDAR to capture time-lag dynamics in the herbaceous layer of European temperate*

16. Thèse en codirection avec Prof. Guillaume Decocq.

forests. ***Journal of Ecology***, 110, 282-300

P159 – Haider S., Lembrechts J.J., McDougall K., Pauchard A., Alexander J.M., Barros A., Cavieres L., Rashid I., Rew L., Aleksanyan A., Arevalo Sierra J., Aschero V., Chisholm C., Clark V.R., Clavel J., Daehler C., Dar P., Dietz H., Dimarco R., Edwards P., Essl F., Fuentes-Lillo E., Guisan A., Gwate O., Hargreaves A., Jakobs G., Jiménez A., Kardol P., Küffer C., Larson C., **Lenoir J.**, Lenzner B., Mederos M.P., Mihoc M., Milbau A., Morgan J., Müllerová J., Naylor B., Nijs I., Nuñez M., Otto R., Payne D., Preuk N., Ratier Backes A., Reshi Z.A., Rumpf S., Sandoya V., Schroder M., Speziale K., Valencia G., Vandvik V., Vítková M., Vorstenbosch T., Walker T., Walsh N., Wright G., Zong S., Seipel T. (2022). *Think globally, measure locally: The MIREN standardized protocol for monitoring species distributions along elevation gradients.* ***Ecology and Evolution***, 12, e8590

P158 – Lembrechts J.J., van den Hoogen J., Aalto J., Ashcroft M.B., De Frenne P., Kemppinen J., Kopecký M., Luoto M., Maclean I.M.D., Crowther T.W., Bailey J.J., Haesen S., Klinges D.H., Niittynen P., Scheffers B., Van Meerbeek K., Aartsma P., Abdalaze O., Abedi M., Aerts R., Ahmadian N., Ahrends A., Alatalo J.M., Alexander J.M., Allonsius C.N., Altman J., Ammann C., Andres C., Andrews C., Ardö J., Arriga N., Arzac A., Aschero V., Assis R.L., Assmann J.J., Bader M.Y., Bahalkeh K., Barancok P., Barrio I.C., Barros A., Barthel M., Basham E.W., Bauters M., Bazzichetto M., Belelli Marchesini L., Bell M.C., Benavides J.C., Benito Alonso J.L., Berauer B.J., Bjerke J.W., Björk R.G., Björkman M.P., Bjornsdottir K., Blonder B., Boeckx P., Boike J., Bokhorst S., Brum B.N.S., Bruna J., Buchmann N., Buysse P., Camargo J.L., Campoe O.C., Candan O., Canessa R., Cannone N., Carbognani C., Carnicer J., Casanova-Katny A., Cesarz S., Chojnicki B., Choler P., Chown S.L., Cifuentes E.F., Čiliak M., Contador T., Convey P., Cooper E., Cremonese E., Curasi S.R., Curtis R., Cutini M., Dahlberg C.J., Daskalova G.N., de Pablo M.A., Della Chiesa S., Dengler J., Deronde B., Descombes P., Di Cecco V., Di Musciano M., Dick J., Dimarco R.D., Dolezal J., Dorrepaal E., Dušek J., Eisenhauer N., Ejtehadi H., Eklundh L., Enquist B.J., Erfanian M.B., Erickson T.E., Erschbamer B., Eugster W., Ewers R.M., Exton D.A., Fanin N., Fazlioglu F., Feigenwinter I., Fenu G., Ferlian O., Fernández Calzado M.R., Fernández-Pascual E., Finckh M., Finger R., Forte H.G.W., Freeman E.C., Frei E.R., Fuentes-Lillo E., García R.A., García M.B., Géron C., Gharun M., Ghosn D., Gigauri K., Gobin A., Goded I., Goeckede M., Gottschall F., Goulding K., Govaert S., Graae B.J., Greenwood S., Greiser C., Grelle A., Guénard B., Guglielmin M., Guillemot J., Haase P., Haider S., Halbritter A.H., Hamid M., Hammerle A., Hampe A., Haugum S.V., Hederová L., Heinesch B., Helfter C., Hepenstrick D., Herberich M., Herbst M., Hermanutz L., Hik D.S., Hoffrén R., Homeier J., Hörtnagl L., Høye T.T., Hrbacek F., Hylander K., Iwata H., Jackowicz-Korczynski M.A., Jactel H., Järveoja J., Olejnik J., Jastrzebowski S., Jentsch A., Jimenez J.J., Jónsdóttir I.S., João Souza J., Jucker T., Jump A.S., Juszczak R., Kanka R., Kašpar V., Kazakis G., Kelly L., Khuroo A.A., Klemedtsson L., Klisz M., Kljun N., Knohl A., Kobler J., Kollár J., Kolle O., Kotowska M.M., Kovács B., Kreyling J., Lamprecht A., Lang S.I., Larson C., Larson K., Laska K., le Maire G., Leihy R.I., Lens L., Liljebladh B., Lohila A., Lorite J., Loubet B., Lynn J., Macek M., Mackenzie R., Magliulo E., Maier R., Malfasi F., Máliš F., Man M., Manca G., Manco A., Manise T., Manolaki P., Marciniak F., Nardino M., Matula R., Mazzolari A.C., Medinets S., Medinets V., Meeussen C., Merinero S., Mesquita R.C.G., Meusburger K., Meysman F., Michaletz S.T., Milbau A., Moiseev D., Moiseev P., Mondoni

A., Montagnani L., Moriana-Armendariz M., Morra di Cella U., Mörsdorf M., Mosedale J.R., Muffler L., Munoz-Rojas M., Myers J.A., Myers-Smith I., Nagy L., Naujokaitis-Lewis I., Newling E., Nicklas L., Niedrist G., Niessner A., Nilsson M.B., Normand S., Nosetto M.D., Nouvellon Y., Nuñez M.A., Ogaya R., Ogée J., Okello J., Olesen J.E., Opedal Ø., Orsenigo S., Palaj A., Pampuch T., Panov A.V., Pärtel M., Pastor A., Pauchard A., Pauli H., Pavelka M., Pearse W.D., Peichl M., Pellissier L., Penczykowski R.M., Penuelas J., Petit Bon M., Petraglia A., Phartyal S.S., Phoenix G.K., Pio C., Pitacco A., Pitteloud C., Plichta R., Porro F., Portillo-Estrada M., Poulenard J., Poyatos R., Prokushkin A.S., Puchalka R., Pușcaș M., Radujković D., Randall K., Ratier Backes A., Remmele S., Remmers W., Renault D., Risch A.C., Rixen C., Robinson S., Robroek B.J.M., Rocha A.V., Rossi C., Rossi G., Roupsard O., Rubtso A.V., Saccone P., Sagot C., Sallo Bravo J., Santos C.C., Sarneel J.M., Scharnweber T., Schmeddes J., Schmidt M., Scholten T., Schuchardt M., Schwartz N., Scott T., Seeber J., Segalin de Andrade A.C., Seipel T., Semenchuk P.R., Senior R.A., Serra-Diaz J.M., Sewerniak P., Shekhar A., Sidenko N.V., Siebicke L., Siegwart Collier L., Simpson E., Siqueira D., Sitková Z., Six J., Smiljanic M., Smith S.W., Smith-Tripp S., Somers B., Sørensen M.V., Souza B.I., Souza Dias A., Spasojevic M.J., Speed J.D.M., Spicher F., Stanisci A., Steinbauer K., Steinbrecher R., Steinwandter M., Stemkovski M., Stephan J.G., Stiegler C., Stoll S., Svátek M., Svoboda M., Tagesson T., Tanentzap A.J., Tanneberger F., Theurillat J.P., Thomas H., Thomas A., Tielbörger K., Tomaselli M., Treier U.A., Trouillier M., Turtureanu P.D., Tutton R., Tyystjärvi V.A., Ueyama M., Ujházy K., Ujházyová M., Uogintas D., Urban A.V., Urban J., Urbaniak M., Ursu T.M., Vaccari F.P., Van de Vondel S., van den Brink L., Van Geel M., Vandvik V., Vangansbeke P., Varlagin A., Veen G.F., Veenendaal E., Venn S.E., Verbeeck H., Verbruggen E., Verheijen F.G.A., Villar L., Vitale L., Vittoz P., Vives-Ingla M., von Oppen J., Walz J., Wang R., Wang Y., Way R.G., Wedegärtner R.E.M., Weigel R., Wild J., Wilkinson M., Wilmking M., Wingate L., Winkler M., Wipf S., Wohlfahrt G., Xenakis G., Yang Y., Yu Z., Yu K., Zellweger F., Zhang J., Zhang Z., Zhao P., Ziemblińska K., Zimmermann R., Zong S., Zyryanov V.I., Nijs I.[17], **Lenoir J.** (2022). *Global maps of soil temperature*. ***Global Change Biology***, 28, 3110-3144

P157 – **Poli P.**[18], **Guiller A.**, **Lenoir J.** (2022). *Coupling fossil records and traditional metrics to test how genetic information improves species distribution models of the European beech Fagus sylvatica*. ***European Journal of Forest Research***, 141, 253–265

P156 – Naaf T., Till Feigs J., Huang S., Brunet J., Cousins S.A.O., Decocq G., De Frenne P., Diekmann M., Govaert S., Hedwall P.O., **Lenoir J.**, Liira J., Meeussen C., Plue J., Vangansbeke P., Vanneste T., Verheyen K., Holzhauer S.I.J., Kramp K. (2022). *Context matters: the landscape matrix determines the population genetic structure of temperate forest herbs across Europe*. ***Landscape Ecology***, 37, 1365–1384

P155 – De Lombaerde E., Vangansbeke P., **Lenoir J.**, Van Meerbeek K., Lembrechts J.J., Rodríguez-Sánchez F., Luoto M., Scheffers B., Haesen S., Aalto J., Christiansen D.M., De Pauw K., Depauw L., Govaert S., Greiser C., Hampe A., Hylander K., Klinges D., Koelemeijer I., Meeussen C., Ogée J., Sanczuk P., Vanneste T., Zellweger F., Baeten L., De Frenne P. (2022). *Maintaining forest cover to enhance temperature buffering under future climate change*.

17. Contribution égale avec le dernier auteur.
18. Thèse en codirection avec Prof. Annie Guiller.

Science of the Total Environment, 810, 151338

P154 – Staude I.R., Pereira H.M., Daskalova G., Bernhardt-Römermann M., Diekmann M., Pauli H., Van Calster H., Vellend M., Bjorkman1 A.D., Brunet J., De Frenne P., Hédl R., Jandt U., **Lenoir J.**, Myers-Smith I.H., Verheyen K., Wipf S., Wulf M., Andrews C., Barančok P., Barni E., Benito-Alonso J.L., Bennie J., Berki I., Blüml V., Chudomelová M., Decocq G., Dick J., Dirnböck T., Durak T., Eriksson O., Erschbamer B., Graae B.J., Heinken T., Høistad Schei F., Jaroszewicz B., Kopecký M., Kudernatsch T., Macek M., Malicki M., Máliš F., Michelsen O., Naaf T., Nagel T.A., Newton A.C., Nicklas L., Oddi L., Ortmann-Ajkai A., Palaj A., Petraglia A., Petřík P., Pielech R., Porro F., Pușcaș M., Reczyńska K., Rixen C., Schmidt W., Standovár T., Steinbauer K., Świerkosz K., Teleki B., Theurillat J.P., Turtureanu P.D., Ursu T.M., Vanneste T., Vergeer P., Vild O., Villar L., Vittoz P., Winkler M., Baeten L. (2022). *Directional temporal turnover toward plant species with larger ranges across habitats*. ***Ecology Letters***, 25, 466-482

P153 – De Pauw K., Sanczuk P., Meeussen C., Depauw L., De Lombaerde E., Govaert S., Vanneste T., Brunet J., Cousins S.A.O., Gasperini C., Hedwall P.O., Iacopetti G., **Lenoir J.**, Plue J., Selvi F., Spicher F., Uria-Diez J., Verheyen K., Vangansbeke P., De Frenne P. (2022). *Forest understorey communities respond strongly to light in interaction with forest structure, but not to microclimate warming*. ***New Phytologist***, 233, 219-235

P152 – Meeussen C., Govaert S., Vanneste T., Bollmann K., Brunet J., Calders K., Cousins S.A.O., De Pauw K., Diekmann M., Gasperini C., Graae B.J., Hedwall P.O., Hylander K., Iacopetti G., **Lenoir J.**, Lindmo S., Orczewska A., Ponette Q., Plue J., Sanczuk P., Selvig F., Spicher F., Verbeeck H., Vermeir P., Zellweger F., Verheyen K., Vangansbeke P., De Frenne P. (2021). *Microclimatic edge-to-interior gradients of European deciduous forests*. ***Agricultural and Forest Meteorology***, 311, 108699

P151 – Haesen S., Lembrechts J.J., De Frenne P., **Lenoir J.**, Aalto J., Ashcroft M.B., Kopecký M., Luoto M., Maclean I.M.D., Nijs I., Niittynen P., van den Hoogen J., Arriga N., Brůna J., Buchmann N., Čiliak M., Collalti A., De Lombaerde E., Descombes P., Gharun M., Goded I., Govaert S., Greiser C., Grelle A., Gruening C., Hederová L., Hylander K., Kreyling J., Kruijt B., Macek M., Máliš F., Man M., Manca G., Matula R., Meeussen C., Merinero S., Minerbi S., Montagnani L., Muffler L., Ogaya R., Penuelas J., Plichta R., Portillo-Estrada M., Schmeddes J., Shekhar A., Spicher F., Ujházyová M., Vangansbeke P., Weigel R., Wild J., Zellweger F., Van Meerbeek K. (2021). *ForestTemp – sub-canopy microclimate temperatures of European forests*. ***Global Change Biology***, 27, 6307-6319

P150 – Tagliari M.M., Danthu P., Leong Pock Tsy J.M., Cornu C., **Lenoir J.**, Carvalho-Rocha V., Vieilledent G. (2021). *Not all species will migrate poleward as the climate warms: The case of the seven baobab species in Madagascar*. ***Global Change Biology***, 27, 6071-6085

P149 – Carón M.M., Zellweger F., Verheyen K., Baeten L., Hédl R., Bernhardt-Römermann M., Berki I., Brunet J., Decocq G., Díaz S., Dirnböck T., Durak T., Heinken T., Jaroszewicz B., Kopecký M., **Lenoir J.**, Macek M., Malicki M., Máliš F., Nagel T.A., Perring M.P., Petřík P., Reczyńska K., Pielech R., Schmidt W., Świerkosz K., Teleki B., Wulf M., De Frenne P. (2021). *Thermal differences between juveniles and adults increased over time in European forest trees*. ***Journal of Ecology***, 109, 3944-3957

P148 – Pouteau R., Biurrun I., Brunel C., Chytrý M., Dawson W., Essl F., Fristoe T., Haveman R., Hobohm C., Jansen F., Kreft H., **Lenoir J.**, Lenzner B., Meyer C., Moeslund J.E., Pergl J., Pyšek P., Svenning J.C., Thuiller W., Weigelt P., Wohlgemuth T., Yang Q., van Kleunen M. (2021). *Potential alien ranges of European plants will shrink in the future, but less so for already naturalized than for not yet naturalized species.* ***Diversity and Distribution***, 27, 2063-2076

P147 – Vitasse Y., Ursenbacher S., Klein G., Bohnenstengel T., Chittaro Y., Delestrade A., Monnerat C., Rebetez M., Rixen C., Strebel N., Schmidt B.R., Wipf S., Wohlgemuth T., Yoccoz N.G., **Lenoir J.** (2021). *Phenological and elevational shifts of plants, animals and fungi under climate change in the European Alps.* ***Biological Reviews***, 96, 1816-1835

P146 – Naaf T., Till Feigs J., Huang S., Brunet J., Cousins S.A.O., Decocq G., De Frenne P., Diekmann M., Govaert S., Hedwall P.O., Helsen K., **Lenoir J.**, Liira J., Meeussen C., Plue J., **Poli P.**[19], Spicher F., Vangansbeke P., Vanneste T., Verheyen K., Holzhauer S.I.J., Kramp K. (2021). *Sensitivity to habitat fragmentation across European landscapes in three temperate forest herbs.* ***Landscape Ecology***, 36, 2831-2848

P145 – Rocchini D., **Lenoir J.** (2021). *Remote sensing at the interface between ecology and climate sciences.* ***Meteorological Applications***, 28, e2022

P144 – Sabatini F.M., **Lenoir J.**[20], Hattab T., Arnst E.A., Chytrý M., Dengler J., De Ruffray P., Hennekens S.M., Jandt U., Jansen F., Jiménez-Alfaro B., Kattge J., Levesley A., Pillar V.D., Purschke O., Sandel B., Sultana F., Aavik T., Aćić S., Acosta A.T.R., Agrillo E., Alvarez M., Apostolova I., Arfin Khan M.A.S., Arroyo L., Attorre F., Aubin I., Banerjee A., Bauters M., Bergeron Y., Bergmeier E., Biurrun I., Bjorkman A.D., Bonari G., Bondareva V., Brunet J., Čarni A., Casella L., Cayuela L., Černý T., Chepinoga V., Csiky J., Ćušterevska R., De Bie E., de Gasper A.L., De Sanctis M., Dimopoulos P., Dolezal J., Dziuba T., El-Rouf Mousa El-Sheikh M.A., Enquist B., Ewald J., Fazayeli F., Field R., Finckh M., Gachet S., Galán-de-Mera A., Garbolino E., Gholizadeh H., Giorgis M., Golub V., Alsos I.G., Grytnes J.A., Guerin G.R., Gutiérrez A.G., Haider S., Hatim M.Z., Hérault B., Hinojos Mendoza G., Hölzel N., Homeier J., Hubau W., Indreica A., Janssen J.A.M., Jedrzejek B., Jentsch A., Jürgens N., Kącki Z., Kapfer J., Karger D.N., Kavgacı A., Kearsley E., Kessler M., Khanina L., Killeen T., Korolyuk A., Kreft H., Kühl H.S., Kuzemko A., Landucci F., Lengyel A., Lens F., Lingner D.V., Liu H., Lysenko T., Mahecha M.D., Marcenò C., Martynenko V., Moeslund J.E., Monteagudo Mendoza A., Mucina L., Müller J.V., Munzinger J., Naqinezhad A., Noroozi J., Nowak A., Onyshchenko V., Overbeck G.E., Pärtel M., Pauchard A., Peet R.K., Peñuelas J., Pérez-Haase A., Peterka T., Petřík P., Peyre G., Phillips O.L., Prokhorov V., Rašomavičius V., Revermann R., Rivas-Torres G., Rodwell J.S., Ruprecht E., Rūsiņa S., Samimi C., Schmidt M., Schrodt F., Shan H., Shirokikh P., Šibík J., Šilc U., Sklenář P., Škvorc Ž., Sparrow B., Sperandii M.G., Stančić Z., Svenning J.C., Tang Z., Tang C.Q., Tsiripidis I., Vanselow K.A., Vásquez Martínez R., Vassilev K., Vélez-Martin E., Venanzoni R., Vibrans A.C., Violle C., Virtanen R., von Wehrden H., Wagner V., Walker D.A., Waller D.M., Wang H.F., Wesche K., Whitfeld T.J.S., Willner W., Wiser S.K., Wohlgemuth T., Yamalov

19. Thèse en codirection avec Prof. Annie Guiller.
20. Contribution égale avec le premier auteur.

S., Zobel M., Bruelheide H. (2021). *sPlotOpen – An environmentally balanced, open-access, global dataset of vegetation plots.* ***Global Ecology and Biogeography***, 30, 1740-1764

P143 – Maclean I.M.D., Duffy J.P., Haesen S., Govaert S., De Frenne P., Vanneste T., **Lenoir J.**, Lembrechts J.J., Rhodes M.W., Van Meerbeek K. (2021). *On the measurement of microclimate.* ***Methods in Ecology and Evolution***, 12, 1397-1410

P142 – Bazzichetto M., Massol F., Carboni M., **Lenoir J.**, Lembrechts J.J., Joly R., Renault D. (2021). *Once upon a time in the far south: Influence of local drivers and functional traits on plant invasion in the harsh sub-Antarctic islands.* ***Journal of Vegetation Science***, 32, e13057

P141 – Géron C., Lembrechts J.J., Borgelt J., **Lenoir J.**, Hamdi R., Mahy G., Nijs I., Monty A. (2021). *Urban alien plants in temperate oceanic regions of Europe originate from warmer native ranges.* ***Biological Invasions***, 23, 1765–1779

P140 – Fristoe T.S., Chytrý M., Dawson W., Essl F., Heleno R., Kreft H., Maurel N., Pergl J., Pyšek P., Seebens H., Weigelt P., Vargas P., Yang Q., Attorre F., Bergmeier E., Bernhardt-Römermann M., Biurrun I., Boch S., Bonari G., Botta-Dukát Z., Bruun H.H., Byun C., Čarni A., Carranza M.L., Catford J.A., Cerabolini B.E.L., Chacón-Madrigal E., Ciccarelli D., Ćušterevska R., de Ronde I., Dengler J., Golub V., Haveman R., Hough-Snee N., Jandt U., Jansen F., Kuzemko A., Küzmič F., **Lenoir J.**, Macanović A., Marcenò C., Martin A.R., Michaletz S.T., Mori A.S., Niinemets Ü, Peterka T., Pielech R., Rašomavičius V., Rūsiņa S., Dias A.S., Šibíková M., Šilc M., Stanisci A., Jansen S., Svenning J.C., Swacha G., van der Plas F., Vassilev K., van Kleunen M. (2021). *Dimensions of invasiveness: Links between local abundance, geographic range size, and habitat breadth in Europe's alien and native floras.* ***Proceedings of the National Academy of Sciences***, 118, e2021173118

P139 – Laughlin D.C., Mommer L., Sabatini F.M., Bruelheide H., Kuyper T.W., McCormack M.L., Bergmann J., Freschet G.T., Guerrero-Ramírez N.R., Iversen C.M., Kattge J., Meier I.C., Poorter H., Roumet C., Semchenko M., Sweeney C.J., Valverde-Barrantes O.J., van der Plas F., van Ruijven J., York L.M., Aubin I., Burge O.R., Byun C., Ćušterevska R., Dengler J., Forey E., Guerin G.R., Hérault B., Jackson R.B., Karger D.N., **Lenoir J.**, Lysenko T., Meir P., Niinemets Ü, Ozinga W.A., Peñuelas J., Reich P.B., Schmidt M., Schrodt F., Velázquez E., Weigelt A. (2021). *Root traits explain plant species distributions along climatic gradients yet challenge the nature of ecological trade-offs.* ***Nature Ecology and Evolution***, 5, 1123–1134

P138 – Zu K., Wang Z., Zhu X., **Lenoir J.**, Shrestha N., Lyu T., Luo A., Li Y., Ji C., Peng S., Meng J., Zhou J. (2021). *Upward shift and elevational range contractions of subtropical mountain plants in response to climate change.* ***Science of The Total Environment***, 783, 146896

P137 – **Richard B.**[21], Dupouey J.L., Corcket E., Alard D., Archaux F., Aubert M., Boulanger V., Gillet F., Langlois E., Macé S., Montpied P., Beaufils T., Begeot C., Behr P., Boissier J.M., Camaret S., Chevalier R., Decocq G., Dumas Y., Eynard-Machet R., Gégout J.C., Huet S., Malécot V., Margerie P., Mouly A., Paul T., Renaux B., Ruffaldi P., Spicher

21. Post-doctorant encadré dans le cadre du projet RENECOFOR.

F., Thirion E., Ulrich E., Nicolas M., **Lenoir J.** (2021). *The climatic debt is growing in the understorey of temperate forests: Stand characteristics matter.* ***Global Ecology and Biogeography***, 30, 1474-1487

P136 – Pouteau R., Thuiller W., Hobohm C., Brunel C., Conn B.J., Dawson W., de Sá Dechoum M., Ebel A.L., Essl F., Fragman-Sapir O., Fristoe T., Jogan N., Kreft H., Lenzner B., Meyer C., Pergl J., Pyšek P., Verkhozina A., Weigelt P., Yang Q., Zykova E., Aćić S., Agrillo E., Attorre F., Bergamini A., Berg C., Bergmeier E., Biurrun I., Boch S., Bonari G., Botta-Dukát Z., Bruelheide H., Campos J.A., Čarni A., Casella L., Carranza M.L., Chytrý M., Ćušterevska R., De Sanctis M., Dengler J., Dimopoulos P., Ejrnæs R., Ewald J., Fanelli G., Fernández-González F., Gavilán R.G., Gegout J.C., Haveman R., Isermann M., Jandt U., Jansen F., Jiménez-Alfaro B., Kavgacı A., Khanina L., Knollová I., Kuzemko A., Lebedeva M., **Lenoir J.**, Lysenko T., Marcenò C., Martynenko V., Moeslund J.E., Pätsch R., Pielech R., Rašomavičius V., de Ronde I., Ruprecht E., Rūsiņa S., Shirokikh P., Šibík J., Šilc U., Stanisci A., Stančić Z., Svenning J.C., Swacha G., Turtureanu P.D., Valachovič M., Vassilev K., Yamalov S., van Kleunen M. (2021). *Climate and socio-economic factors explain differences between observed and expected naturalization patterns of European plants around the world.* ***Global Ecology and Biogeography***, 30, 1514-1531

P135 – De Pauw K., Meeussen C., Govaert S., Sanczuk P., Vanneste T., Bernhardt-Römermann M., Bollmann K., Brunet J., Calders K., Cousins S.A.O., Diekmann M., Hedwall P.O., Iacopetti G., **Lenoir J.**, Lindmo S., Orczewska A., Ponette Q., Plue J., Selvi F., Spicher F., Verbeeck H., Vermeir P., Zellweger F., Verheyen K., Vangansbeke P., De Frenne P. (2021). *Taxonomic, phylogenetic and functional diversity of understorey plants respond differently to environmental conditions in European forest edges.* ***Journal of Ecology***, 109, 2629-2648

P134 – De Frenne P., **Lenoir J.**, Luoto M., Scheffers B.R., Zellweger F., Aalto J., Ashcroft M.B., Christiansen D.M., **Decocq G.**, De Pauw K., Govaert S., Greiser C., **Gril E.**[22], Hampe A., Jucker T., Klinges D.H., Koelemeijer I.A., Lembrechts J.J., Marrec R., Meeussen C., Ogée J., Tyystjärvi V., Vangansbeke P., Hylander K. (2021). *Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda.* ***Global Change Biology***, 27, 2279-2297

P133 – Lembrechts J.J., **Lenoir J.**, Scheffers B.R., De Frenne P. (2021). *Designing countrywide and regional microclimate networks.* ***Global Ecology and Biogeography***, 30, 1168-1174

P132 – Testolin R., Attorre F., Borchardt P., Brand R.F., Bruelheide H., Chytrý M., De Sanctis M., Dolezal J., Finckh M., Haider S., Hemp A., Jandt U., Kessler M., Korolyuk A.Y., **Lenoir J.**, Makunina N., Malanson G.P., Montesinos-Tubée D.B., Noroozi J., Nowak A., Peet R.K., Peyre G., Sabatini F.M., Šibík, J., Sklenář P., Sylvester S.P., Vassilev K., Virtanen R., Willner W., Wiser S.K., Zibzeev E.G., Jiménez-Alfaro B. (2021). *Global patterns and drivers of alpine plant species richness.* ***Global Ecology and Biogeography***, 30, 1218-1231

P131 – Rocchini D., Thouverai E., Marcantonio M., Iannacito M., Da Re D., Torresani M., Bacaro G., Bazzichetto M., Bernardi A., Foody G.M., Furrer R., Kleijn D., Larsen S., **Lenoir**

22. Thèse en codirection avec Prof. Guillaume Decocq.

J., Malavasi M., Marchetto E., Messori F., Montaghi A., Moudrý V., Naimi B., Ricotta C., Rossini M., Santi F., Santos M.J., Schaepman M.E., Schneider F.D., Schuh L., Silvestri S., Šímová P., Skidmore A.K., Tattoni C., Tordoni E., Vicario S., Zannini P., Wegmann M. (2021). *rasterdiv—An Information Theory tailored R package for measuring ecosystem heterogeneity from space: To the origin and back.* ***Methods in Ecology and Evolution***. 12, 1093-1102

P130 – Večeřa M., Axmanová I., Padullés Cubino J., Lososová Z., Divíšek J., Knollová I., Aćić S., Biurrun I., Boch S., Bonari G., Campos J.A., Čarni A., Carranza M.L., Casella L., Chiarucci A., Ćušterevska R., Delbosc P., Dengler J., Fernández-González F., Gégout J.C., Jandt U., Jansen F., Jašková A., Jiménez-Alfaro B., Kuzemko A., Lebedeva M., **Lenoir J.**, Lysenko T., Moeslund J.E., Pielech R., Ruprecht E., Šibík J., Šilc U., Škvorc Ž, Swacha G., Tatarenko I., Vassilev K., Wohlgemuth T., Yamalov S., Chytrý M. (2021). *Mapping species richness of plant families in European vegetation.* ***Journal of Vegetation Science***, 32, e13035

P129 – Rocchini D., Marcantonio M., Da Re D., Bacaro G., Feoli E., Foody G.M., Furrer R., Harrigan R.J., Kleijn D., Iannacito M., **Lenoir J.**, Lin M., Malavasi M., Marchetto E., Meyer R.S., Moudry V., Schneider F.D., Šímová P., Thornhill A.H., Thouverai E., Vicario S., Wayne R.K., Ricotta C. (2021). *From zero to infinity: Minimum to maximum diversity of the planet by spatio-parametric Rao's quadratic entropy.* ***Global Ecology and Biogeography***, 30, 1153-1162

P128 – Cai Q., Welk E., Ji C., Fang W., Sabatini F.M., Zhu J., Zhu J., Tang Z., Attorre F., Campos J.A., Čarni A., Chytrý M., Çoban S., Dengler J., Dolezal J., Field R., Frink J.P., Gholizadeh H., Indreica A., Jandt U., Karger D.N., **Lenoir J.**, Peet R.K., Pielech R., De Sanctis M., Schrodt F., Svenning J.C., Tang C.Q., Tsiripidis I., Willner W., Yasuhiro K., Fang J., Bruelheide H. (2021). *The relationship between niche breadth and range size of beech (Fagus) species worldwide.* ***Journal of Biogeography***, 48, 1240-1253

P127 – Clavel J., Lembrechts J.J., Alexander J., Haider S., **Lenoir J.**, Milbau A., Nuñez M.A., Pauchard A., Nijs I., Verbruggen E. (2021). *The role of arbuscular mycorrhizal fungi in nonnative plant invasion along mountain roads.* ***New Phytologist***, 230, 1156-1168

P126 – Padullés Cubino J., Lososová Z., Bonari G., Agrillo E., Attorre F., Bergmeier E., Biurrun I., Campos J.A., Čarni A., Ćuk M., De Sanctis M., Indreica A., Jiménez-Alfaro B., Khanina L., Knollová I., **Lenoir J.**, Pielech R., Rašomavičius V., Škvorc Ž., Svenning J.C., Vassilev K., Willner W., Chytrý M. (2021). *Phylogenetic structure of European forest vegetation.* ***Journal of Biogeography***, 48, 903-916

P125 – Axmanová I., Kalusová V., Danihelka J., Dengler J., Pergl J., Pyšek P., Večeřa M., Attorre F., Biurrun I., Boch S., Conradi T., Gavilán R.G., Jiménez-Alfaro B., Knollová I., Kuzemko A., **Lenoir J.**, Leostrin A., Medvecká J., Moeslund J.E., Obratov-Petkovic D., Svenning J.C., Tsiripidis I., Vassilev K., Chytrý M. (2021). *Neophyte invasions in European grasslands.* ***Journal of Vegetation Science***, 32, e12994

P124 – Wagner V., Večeřa M., Jiménez-Alfaro B., Pergl J., **Lenoir J.**, Svenning J.C., Pyšek P., Agrillo E., Biurrun I., Campos J.A., Ewald J., Fernández-González F., Jandt U.,

Rašomavičius V., Šilc U., Škvorc Ž, Vassilev K., Wohlgemuth T., Chytrý M. (2021). *Alien plant invasion hotspots and invasion debt in European woodlands.* ***Journal of Vegetation Science***, 32, e13014

P123 – Testolin R., Pérez Carmona C., Attorre F., Borchardt P., Bruelheide H., Dolezal J., Finckh M., Haider S., Hemp A., Jandt U., Korolyuk A.Y., **Lenoir J.**, Makunina N, Malanson G.P., Mucina L., Noroozi J., Nowak A., Peet R.K., Peyre G., Sabatini F.M., Šibík J., Sklenář P., Vassilev K., Virtanen R., Wiser S., Zibzeev E.V., Jiménez-Alfaro B. (2021). *Global functional variation in alpine vegetation.* ***Journal of Vegetation Science***, 32, e13000

P122 – Meeussen C., Govaert S., Vanneste T., Haesen S., Van Meerbeek K., Bollmann K., Brunet J., Calder K., Cousins S.A.O., Diekmann M., Graae B.J., Iacopetti G., **Lenoir J.**, Orczewska A., Ponette Q., Plue J., Selvi F., Spicher F. Sørensen M.V., Verbeeck H., Vermeir P., Verheyen K., Vangansbeke P., De Frenne P. (2021). *Drivers of carbon stocks in forest edges across Europe.* ***Science of the Total Environment***, 759, 143497

P121 – Rocchini D., Salvatori N., Beierkuhnlein C., Chiarucci A., de Boissieu F., Forster M., Garzón-López C.X., Gillespie T.W., Hauffe H.C., He K.S., Kleinschmit B., **Lenoir J.**, Malavasi M., Moudrý V., Nagendra H., Payne D., Símov P., Torresani M., Wegmann M., Féret J.B. (2021). *From local spectral species to global spectral communities: A benchmark for ecosystem diversity estimate by remote sensing.* ***Ecological Informatics***, 61, 101195

P120 – Padullés Cubino J., Jiménez-Alfaro B., Maria Sabatini F., Willner W., Lososová Z., Biurrun I., Brunet J., Campos J.A., Indreica A., Jansen F., **Lenoir J.**, Škvorc Z., Vassilev K., Chytrý M. (2021). *Plant taxonomic and phylogenetic turnover increases toward climatic extremes and depends on historical factors in European beech forests.* ***Journal of Vegetation Science***, 32, e12977

P119 – **Lenoir J.**, Decocq G., Spicher F., Gallet-Moron E., Buridant J., Closset-Kopp D. (2021). *Historical continuity and spatial connectivity ensure hedgerows are effective corridors for forest plants: Evidence from the species–time–area relationship.* ***Journal of Vegetation Science***, 32, e12845

P118 – Marrec R., Le Roux V., Martin L., **Lenoir J.**, Brunet J., Cousins S.A.O., De Smedt P., Deconchat M., Diekmann M., Ehrmann S., Gallet-Moron E., Giffard B., Liira J., Lindgren J., Valdés A., Verheyen K., Wulf M., Decocq G. (2021). *Multiscale drivers of carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in small European woodlands.* ***Global Ecology and Biogeography***, 30, 165-182

P117 – Sanczuk P., Govaert S., Meeussen C., De Pauw K., Vanneste T., Depauw L., Moreira X., Schoelynck J., De Boevre M., De Saeger S., Bollmann K., Brunet J., Cousins S.A.O., Plue J., Diekmann M., Graae B.J., Hedwall P.O., Iacopetti G., **Lenoir J.**, Orczewska A., Ponette Q., Selvi F., Spicher F., Vermeir P., Calders K., Verbeeck H., Verheyen K., Vangansbeke P., De Frenne P. (2021). *Small scale environmental variation modulates plant defence syndromes of understorey plants in deciduous forests of Europe.* ***Global Ecology and Biogeography***, 30, 205-219

P116 – Rew L.J., McDougall K.L., Alexander J.M., Daehler C.C., Essl F., Haider S., Kueffer

C., **Lenoir J.**, Milbau A., Nuñez M.A., Pauchard A., Rabitsch W. (2020). *Moving up and over: redistribution of plants in alpine, Arctic, and Antarctic ecosystems under global change.* ***Arctic, Antarctic, and Alpine Research***, 52, 651-665

P115 – Zellweger F., De Frenne P., **Lenoir J.**, Vangansbeke P., Verheyen K., Bernhardt-Römermann M., Baeten L., Hédl R., Berki I., Brunet J., Van Calster H., Chudomelová M., Decocq G., Dirnböck T., Durak T., Heinken T., Jaroszewicz B., Kopecký M., Máliš F., Macek M., Malicki M., Naaf T., Nagel T.A., Ortmann-Ajkai A., Petřík P., Pielech R., Reczyńska K., Schmidt W., Standovár T., Świerkosz K., Teleki B., Vild O., Wulf M., Coomes D. (2020). *Response to Comment on "Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming".* ***Science***, 370, eabf2939

P114 – Zellweger F., De Frenne P., **Lenoir J.**, Vangansbeke P., Verheyen K., Bernhardt-Römermann M., Baeten L., Hédl R., Berki I., Brunet J., Van Calster H., Chudomelová M., Decocq G., Dirnböck T., Durak T., Heinken T., Jaroszewicz B., Kopecký M., Máliš F., Macek M., Malicki M., Naaf T., Nagel T.A., Ortmann-Ajkai A., Petřík P., Pielech R., Reczyńska K., Schmidt W., Standovár T., Świerkosz K., Teleki B., Vild O., Wulf M., Coomes D. (2020). *Response to Comment on "Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming".* ***Science***, 370, eabd6193

P113 – **Poli P.** [23], **Lenoir J.**, Plantard O., Ehrmann S., Røed K.H., Leinaas H.P., Panning M., **Guiller A.** (2020). *Strong genetic structure among populations of the tick Ixodes ricinus across its range.* ***Ticks and Tick-borne Diseases***, 11, 101509

P112 – Lembrechts J.J., Aalto J., Ashcroft M.B., De Frenne P., Kopecký M., **Lenoir J.**, Luoto M., Maclean I.M.D., Roupsard O., Fuentes-Lillo E., García R.A., Pellissier L., Pitteloud C., Alatalo J.M., Smith S.W., Björk R.G., Muffler L., Backes A.R., Cesarz S., Gottschall F., Okello J., Urban J., Plichta R., Svátek M., Phartyal S.S., Wipf S., Eisenhauer N., Puşcaş M., Turtureanu P.D., Varlagin A., Dimarco R.D., Jump A.S., Randall K., Dorrepaal E., Larson K., Walz J., Vitale L., Svoboda M., Finger Higgens R., Halbritter A.H., Curasi S.R., Klupar I., Koontz A., Pearse W.D., Simpson E., Stemkovski M., Graae B.J., Sørensen M.V., Høye T.T., Calzado M.R.F., Lorite J., Carbognani M., Tomaselli M., Forte T.G.W., Petraglia A., Haesen S., Somers B., Van Meerbeek K., Björkman M.P., Hylander K., Merinero S., Gharun M., Buchmann N., Dolezal J., Matula R., Thomas A.D., Bailey J.J., Ghosn D., Kazakis G., de Pablo M.A., Kemppinen J., Niittynen P., Rew L., Seipel T., Larson C., Speed J.D.M., Ardö J., Cannone N., Guglielmin M., Malfasi F., Bader M.Y., Canessa R., Stanisci A., Kreyling J., Schmeddes J., Teuber L., Aschero V., Čiliak M., Máliš F., De Smedt P., Govaert S., Meeussen C., Vangansbeke P., Gigauri K., Lamprecht A., Pauli H., Steinbauer K., Winkler M., Ueyama M., Nuñez M.A., Ursu T.M., Haider S., Wedegärtner R.E.M., Smiljanic M., Trouillier M., Wilmking M., Altman J., Brůna J., Hederová L., Macek M., Man M., Wild J., Vittoz P., Pärtel M., Barančok P., Kanka R., Kollár J., Palaj A., Barros A., Mazzolari A.C., Bauters M., Boeckx P., Alonso J.L.B., Zong S., Di Cecco V., Sitková Z., Tielbörger K., van den Brink L., Weigel R., Homeier J., Dahlberg C.J., Medinets S., Medinets V., De Boeck H.J., Portillo-Estrada M., Verryckt L.T., Milbau A., Daskalova G.N., Thomas H.J.D., Myers-Smith I.H., Blonder B., Stephan J.G., Descombes P., Zellweger F., Frei E.R., Heinesch B., Andrews

23. Thèse en codirection avec Prof. Annie Guiller.

C., Dick J., Siebicke L., Rocha A., Senior R.A., Rixen C., Jimenez J.J., Boike J., Pauchard A., Scholten T., Scheffers B., Klinges D., Basham E.W., Zhang J., Zhang Z., Géron C., Fazlioglu F., Candan O., Bravo J.S., Hrbacek F., Laska K., Cremonese E., Haase P., Moyano F.E., Rossi C., Nijs I. (2020). *SoilTemp: A global database of near-surface temperature.* ***Global Change Biology***, 26, 6616-6629

P111 – Peyre G., **Lenoir J.**, Karger D.N., Gomez M., Gonzalez A., Broennimann O., Guisan A. (2020). *The fate of páramo plant assemblages in the sky islands of the northern Andes.* ***Journal of Vegetation Science***, 31, 967-980

P110 – Sporbert M., Keil P., Seidler G., Bruelheide H., Jandt U., Aćić S., Biurrun I., Campos J.A., Čarni A., Chytrý M., Ćušterevska R., Dengler J., Golub V., Jansen F., Kuzemko A., **Lenoir J.**, Marcenò C., Moeslund J.E., Pérez-Haase A., Rūsiņa S., Šilc U., Tsiripidris I., Vandvik V., Vasilev K., Virtanen R., Welk E. (2020). *Testing macroecological abundance patterns: The relationship between local abundance and range size, range position and climatic suitability among European vascular plants.* ***Journal of Biogeography***, 47, 2210-2222

P109 – De Kort H., Baguette M., **Lenoir J.**, Stevens V.M. (2020). *Toward reliable habitat suitability and accessibility models in an era of multiple environmental stressors.* ***Ecology and Evolution***, 10, 10937-10952

P108 – Vanneste T., Van Den Berge S., Riské E., Brunet J., Decocq G., Diekmann M., Graae B.J., Hedwall P.O., **Lenoir J.**, Liira J., Lindmo S., Litza L., Naaf T., Orczewska A., Wulf M., Verheyen K., De Frenne P. (2020). *Hedging against biodiversity loss: Forest herbs' performance in hedgerows across temperate Europe.* ***Journal of Vegetation Science***, 31, 817-829

P107 – **Lenoir J.**, Bertrand R.[24], Comte L., Bourgeaud L., Hattab T., Murienne J., Grenouillet G. (2020). *Species better track climate warming in the oceans than on land.* ***Nature Ecology and Evolution***, 4, 1044-1059

P106 – Vanneste T., Govaert S., De Kesel W., Van Den Berge S., Vangansbeke P., Meeussen C., Brunet J., Cousins S.A.O., Decocq G., Diekmann M., Graae B.J., Hedwall P.O., Heinken T., Helsen K., Kapás R.E., **Lenoir J.**, Liira J., Lindmo S., Litza K., Naaf T., Orczewska A., Plue J., Wulf M., Verheyen K., De Frenne P. (2020). *Plant diversity in hedgerows and road verges across Europe.* ***Journal of Applied Ecology***, 57, 1244-1257

P105 – Staude I.R., Waller D.M., Bernhardt-Römermann M., Bjorkman A.D., Brunet J., De Frenne P., Hédl R., Jandt U., **Lenoir J.**, Máliš F., Verheyen K., Wulf M., Pereira H.M., Vangansbeke P., Ortmann-Ajkai A., Pielech R., Berki I., Chudomelová M., Decocq G., Dirnböck T., Durak T., Heinken T., Jaroszewicz B., Kopecký M., Macek M., Malicki M., Naaf T., Nagel T.A., Petřík P., Reczyńska K., Schei F.H., Schmidt W., Standovár T., Świerkosz K., Teleki B., Van Calster H., Vild O., Baeten L. (2020). *Replacements of small- by large-ranged species scale up to diversity loss in Europe's temperate forest biome.* ***Nature Ecology and Evolution***, 4, 802-808

24. Contribution égale avec le premier auteur.

P104 – **Almoussawi A.**[25], **Lenoir J.**, Spicher F., Dupont F., Chabrerie O., Closset-Kopp D., Brasseur B., Kobaissi A., Dubois F., **Decocq G.** (2020). *Direct seeding associated with a mixture of winter cover crops decreases weed abundance while increasing cash-crop yields.* ***Soil and Tillage Research***, 200, 104622

P103 – Zellweger F., De Frenne P., **Lenoir J.**, Vangansbeke P., Verheyen K., Bernhardt-Römermann M., Baeten L., Hédl R., Berki I., Brunet J., Van Calster H., Chudomelová M., Decocq G., Dirnböck T., Durak T., Heinken T., Jaroszewicz B., Kopecký M., Máliš F., Macek M., Malicki M., Naaf T., Nagel T.A., Ortmann-Ajkai A., Petřík P., Pielech R., Reczyńska K., Schmidt W., Standovár T., Świerkosz K., Teleki B., Vild O., Wulf M., Coomes D. (2020). *Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming.* ***Science***, 368, 772-775

P102 – Lembrechts J.J., Broeders L., De Gruyter J., Radujković D., Ramirez-Rojas I., **Lenoir J.**, Verbruggen E. (2020). *A framework to bridge scales in distribution modeling of soil microbiota.* ***FEMS Microbiology Ecology***, 96, fiaa051

P101 – Meeussen C., Govaert S., Vanneste T., Calders K., Bollmann K., Brunet J., Cousins S.A.O., Diekmann M., Graae B.J., Hedwall P.O., Moorthy S.M.K., Iacopetti G., **Lenoir J.**, Lindmo S., Orczewska A., Ponette Q., Plue J., Selvi F., Spicher F., Tolosanoa M., Verbeeck H., Verheyen K., Vangansbeke P., De Frenne P. (2020). *Structural variation of forest edges across Europe.* ***Forest Ecology and Management***, 462, 117929

P100 – Govaert S., Meeussen C., Vanneste T., Bollmann K., Brunet J., Cousins S.A.O., Diekmann M., Graae B.J., Hedwall P.O., Heinken T., Iacopetti G., **Lenoir J.**, Lindmo S., Orczewska A., Perring M.P., Ponette Q., Plue J, Selvi F., Spicher F., Tolosano M., Vermeir P., Zellweger F., Verheyen K., Vangansbeke P., De Frenne P. (2020). *Edge influence on understorey plant communities depends on forest management.* ***Journal of Vegetation Science***, 31, 281-292

P99 – Ewald M., Skowronek S., Aerts R., **Lenoir J.**, Feilhauer H., Van De Kerchove R., Honnay O., Somers B., **Garzón-López C.X.**[26], Rocchini D., Schmidtlein S. (2020). *Assessing the impact of an invasive bryophyte on plant species richness using high resolution imaging spectroscopy.* ***Ecological Indicators***, 110, 105882

P98 – Randin C., Ashcroft M.B., Bolliger J., Cavender-Bares J., Coops N.C., Dullinger S., Dirnböck T., Eckert S., Ellis E., Fernández N., Giuliani G., Guisan A. Jetz W., Joost S., Karger D., Lembrechts J.J., **Lenoir J.**, Luoto M., Morin X., Price B. Rocchini D., Schaepman M., Schmid B., Verburg P., Wilson A., Woodcock P., Yoccoz N., Payne D. (2020). *Monitoring biodiversity in the Anthropocene using remote sensing in species distribution models.* ***Remote Sensing of Environment***, 239, 111626

P97 – Vanneste T., Govaert S., Spicher F., Brunet J., Cousins S.A.O., Decocq G., Diekmann M., Graae B.J., Hedwall P.O., Kapás R.E., **Lenoir J.**, Liira J., Lindmo S., Litza K., Naaf T., Orczewska A., Plue J., Wulf M., Verheyen K., De Frenne P. (2020). *Contrasting microclimates among hedgerows and woodlands across temperate Europe.* ***Agricultural and Forest Meteorology***, 281, 107818

25. Thèse en codirection avec Prof. Guillaume Decocq.
26. Post-doctorante encadrée dans le cadre du projet DIARS.

P96 – Weigand A., Abrahamczyk S., Aubin I., Bita-Nicolae C., Bruelheide H., Carvajal-Hernández C.I., Cicuzza D., da Costa L.E.N., Csiky J., Dengler J., de Gasper A.L., Guerin G.R., Haider S., Hernández-Rojas A., Jandt U., Reyes-Chávez J., Karger D.N., Khine P.K., Kluge J., Krömer T., Lehnert M., **Lenoir J.**, Moulatlet G.M., Aros-Mualin D., Noben S., Olivares I., Quintanilla L.G., Reich P.B., Salazar L., Silva-Mijangos L., Tuomisto H., Weigelt P., Zuquim G., Kreft H., Kessler M. (2020). *Global fern and lycophyte richness explained: How regional and local factors shape plot richness.* ***Journal of Biogeography***, 47, 59-71

P95 – **Almoussawi A.**[27], **Lenoir J.**, Jamoneau A., Hattab T., Wasof S., Gallet-Moron E., Garzón-López C.X., Spicher F., Kobaissi ., **Decocq G.** (2020). *Forest fragmentation shapes the alpha–gamma relationship in plant diversity.* ***Journal of Vegetation Science***, 31, 63-74

P94 – Valdés A., **Lenoir J.**[28], De Frenne P., Andrieu E., Brunet J., Chabrerie O., Cousins S.A.O., Deconchat M., De Smedt P., Diekmann M., Ehrmann S., Gallet-Moron E., Gärtner S., Giffard B., Hansen K., Hermy M., Kolb A., Le Roux V., Liira J., Lindgren J., Martin L., Naaf T., Paal T., Proesmans W., Scherer-Lorenzen M., Wulf M., Verheyen K., **Decocq G.** (2020). *High ecosystem service delivery potential of small woodlands in agricultural landscapes.* ***Journal of Applied Ecology***, 57, 4-16

P93 – Esperon-Rodriguez M., Beaumont L.J., **Lenoir J.**, Baumgartner J.B., McGowan J., Correa-Metrio A., Camac J.S. (2019). *Climate change threatens the most biodiverse regions of Mexico.* ***Biological Conservation***, 240, 108215

P92 – Zellweger F., Coomes D., **Lenoir J.**, Depauw L., Maes S.L., Wulf M., Kirby K.J., Brunet J., Kopecký M., Máliš F., Schmidt W., Heinrichs S., den Ouden J., Jaroszewicz B., Buyse G., Spicher F., Verheyen K., De Frenne P. (2019). *Seasonal drivers of understorey temperature buffering in temperate deciduous forests across Europe.* ***Global Ecology and Biogeography***, 28, 1774-1786

P91 – Lembrechts J.J., **Lenoir J.**, Roth N., Hattab T., Milbau A., Haider S., Pellissier L., Pauchard A., Ratier Backes A., Dimarco R.D., Nuñez M.A., Aalto J., Nijs I. (2019). *Comparing temperature data sources for use in species distribution models: From in-situ logging to remote sensing.* ***Global Ecology and Biogeography***, 28, 1578-1596

P90 – Rocchini D., Marcantonio M., Da Re D., Chirici G., Galluzzi M., **Lenoir J.**, Ricotta C, Torresani M., Ziv G. (2019). *Time-lapsing biodiversity: An open source method for measuring diversity changes by remote sensing.* ***Remote Sensing of Environment***, 231, 111192

P89 – Večeřa M., Divíšek J., **Lenoir J.**, Jiménez-Alfaro B., Biurrun I., Knollová I., Agrillo E., Campos J.A., Čarni A., Crespo Jiménez G., Ćuk M., Dimopoulos P., Ewald J., Fernández-González F., Gégout J.C., Indreica A., Jandt U., Jansen F., Kącki Z., Rašomavičius V., Řezníčková M., Rodwell J.S., Schaminée J.H.J., Šilc U., Svenning J.C., Swacha G., Vassilev K., Venanzoni R., Willner W., Wohlgemuth T., Chytrý M. (2019). *Alpha diversity of vascular plants in European forests.* ***Journal of Biogeography***, 46, 1919-1935

27. Thèse en codirection avec Prof. Guillaume Decocq.
28. Contribution égale à la première auteure et au troisième auteur.

P88 – Sporbert M., Bruelheide H., Seidler G., Keil P., Jandt U., Austrheim G., Biurrun I., Campos J.A., Čarni A., Chytrý M., Csiky J., De Bie E., Dengler J., Golub V., Grytnes J.A., Indreica A., Jansen F., Jiroušek M., **Lenoir J.**, Luoto M., Marcenò C., Moeslund J.E., Pérez-Haase A., Rūsiņa S., Vandvik V., Vassilev K., Welk E. (2019). *Assessing sampling coverage of species distribution in biodiversity databases.* ***Journal of Vegetation Science***, 30, 620-632

P87 – Lembrechts J.J., Nijs I., **Lenoir J.** (2019). *Incorporating microclimate into species distribution models.* ***Ecography***, 42, 1267-1279 Article récompensé en 2017 par *The Ecography Award for Excellence in Ecology and Evolution*

P86 – Bradley B.A., Laginhas B.B., Whitlock R., Allen J.M., Bates A.E., Bernatchez G., Diez J.M., Early R., **Lenoir J.**, Vilà M., Sorte C.J.B. (2019). *Disentangling the abundance-impact relationship for invasive species.* ***Proceedings of the National Academy of Sciences***, 116, 9919-9924 Article récompensé en 2021 par le *George Mercer Award*

P85 – De Frenne P., Zellweger F., Rodríguez-Sánchez F., Scheffers B.R., Hylander K., Luoto M., Vellend M., Verheyen K., **Lenoir J.** (2019). *Global buffering of temperatures under forest canopies.* ***Nature Ecology and Evolution***, 3, 744-749

P84 – Zellweger F., De Frenne P., **Lenoir J.**, Rocchini D., Coomes D. (2019). *Advances in microclimate ecology arising from remote sensing.* ***Trends in Ecology and Evolution***, 34, 327-341

P83 – Bruelheide H., Dengler J., Jiménez-Alfaro B., Purschke O., Hennekens S.M., Chytrý M., Pillar V.D., Jansen F., Kattge J., Sandel B., Aubin I., Biurrun I., Field R., Haider S., Jandt U., **Lenoir J.**, Peet R.K., Peyre G., Sabatini F.M., Schmidt M., Schrodt F., Winter M., Aćić S., Agrillo E., Alvarez M., Ambarlı D., Angelini P., Apostolova I., Arfin Khan M.A.S., Arnst E., Attorre F., Baraloto C., Beckmann M., Berg C., Bergeron Y., Bergmeier E., Bjorkman A.D., Bondareva V., Borchardt P., Botta-Dukát Z., Boyle B., Breen A., Brisse H., Byun C., Cabido M.R., Casella L., Cayuela L., Černý T., Chepinoga V., Csiky J., Curran M., Ćušterevska R., Dajić Stevanović Z., De Bie E., De Ruffray P., De Sanctis M., Dimopoulos P., Dressler S., Ejrnæs R., El-Rouf Mousa El-Sheik M.A., Enquist B., Ewald J., Fagúndez J., Finckh M., Font X., Forey E., Fotiadis G., García-Mijangos I., de Gasper A.L., Golub V., Gutierrez A.G., Hatim M.Z., He T., Higuchi P., Holubová D., Hölzel N., Homeier J., Indreica A., Isık Gürsoy D., Jansen S., Janssen J., Jedrzejek B., Jiroušek M., Jürgens N., Kącki Z., Kavgacı A., Kearsley E., Kessler M., Knollová I., Kolomiychuk V., Korolyuk A., Kozhevnikova M., Kozub L., Krstonošić D., Kühl H., Kühn I., Kuzemko A., Küzmič F., Landucci F., Lee M.T., Levesley A., Li C.F., Liu H., Lopez-Gonzalez G., Lysenko T., Macanović A., Mahdavi P., Manning P., Marcenò C., Martynenko V., Mencuccini M., Minden V., Moeslund J.E., Moretti M., Müller J.V., Munzinger J., Niinemets Ü, Nobis M., Noroozi J., Nowak A., Onyshchenko V., Overbeck G.E., Ozinga W.A., Pauchard A., Pedashenko H., Peñuelas J., Pérez-Haase A., Peterka T., Petřík P., Phillips O.L., Prokhorov V., Rašomavičius V., Revermann R., Rodwell J., Ruprecht E., Rūsiņa S., Samimi C., Schaminée J.H.J., Schmiedel U., Šibík J., Šilc U., Škvorc Ž, Smyth A., Sop T., Sopotlieva D., Sparrow B., Stančić Z., Svenning J.C., Swacha G., Tang Z., Tsiripidis I., Turtureanu P.D., Ugurlu E., Uogintas D., Valachovič M., Vanselow K.A., Vashenyak Y., Vassilev K., Vélez-Martin E., Venanzoni R., Vibrans A.C., Virtanen R.,

von Wehrden H., Wagner V., Walker D.A., Wana D., Weiher E., Wesche K., Whitfeld T., Willner W., Wiser S., Wohlgemuth T., Yamalov S., Zizka G., Zverev A. (2019). *sPlot – a new tool for global vegetation analyses.* ***Journal of Vegetation Science***, 30, 161-186

P82 – **Kambach S.**[29], **Lenoir J.**, **Decocq G.**, Welk E., Seidler G., Dullinger S., Gégout J.C., Guisan A., Pauli H., Svenning J.C., Vittoz P., Wohlgemuth T., Zimmermann N.E., Bruelheide H. (2019). *Of niches and distributions: range size increases with niche breadth both globally and regionally but regional estimates poorly relate to global estimates.* ***Ecography***, 42, 467-477

P81 – Vanneste T., Valdés A., Verheyen K., Perring M.P., Bernhardt-Römermann M., Brunet J., Cousins S.A.O., Deconchat M., De Smedt P., Diekmann M., Heinken T., Hermy M., Kolb A., **Lenoir J.**, Liira J., Paal T., Naaf T., Wulf M., Decocq G., De Frenne P. (2019). *Functional trait variation of forest understorey plant communities across Europe.* ***Basic and Applied Ecology***, 34, 1-14

P80 – Bramer I., Anderson B.J., Bennie J., Bladon A.J., De Frenne P., Hemming D., Hill R.A., Kearney M.R., Körner C., Korstjens A.H., **Lenoir J.**, Maclean I.M.D., Marsh C.D., Morecroft M.D., Ohlemüller R., Slater H.D., Suggitt A.J., Zellweger F., Gillingham P.K. (2018). *Advances in monitoring and modelling climate at ecologically relevant scales.* ***Advances in Ecological Research***, 58, 101-161

P79 – Bruelheide H., Dengler J., Purschke O., **Lenoir J.**, Jiménez-Alfaro B., Hennekens S.M., Botta-Dukát Z., Chytrý M., Field R., Jansen F., Kattge J., Pillar V.D., Schrodt F., Mahecha M.D., Peet R.K., Sandel B., van Bodegom P.M., Altman J., Alvarez Davila E., Arfin Khan M.A.S., Attorre F., Aubin I., Baraloto C., Barroso J.G., Bauters M., Bergmeier E., Biurrun I., Bjorkman A.D., Blonder B., Čarni A., Cayuela L., Černý T., Cornelissen H.C., Craven D., Dainese M., Derroire G., De Sanctis M., Díaz S., Doležal J., Farfan-Rios W., Feldpausch T.R., Fenton N.J., Garnier E., Guerin G.R., Gutiérrez A.G., Haider S., Hattab T., Henry G., Hérault B., Higuchi P., Hölzel N., Homeier J., Jentsch A., Jürgens N., Kącki Z., Karger D.N., Kessler M., Kleyer M., Knollová I., Korolyuk A.Y., Kühn I., Laughlin D.C., Lens F., Loos J., Louault F., Lyubenova M.I., Malhi Y., Marcenò C., Mencuccini M., Müller J.V., Munzinger J., Myers-Smith I.H., Neill D.A., Niinemets Ü, Orwin K.H., Ozinga W.A., Penuelas J., Pérez-Haase A., Petřík P., Phillips O.L., Pärtel M., Reich P.B., Römermann C., Rodrigues A.V., Sabatini F.M., Sardans J., Schmidt M., Seidler G., Silva Espejo J.E., Silveira M., Smyth A., Sporbert M., Svenning J.C., Tang Z., Thomas R., Tsiripidis I., Vassilev K., Violle C., Virtanen R., Weiher E., Welk E., Wesche K., Winter M., Wirth C., Jandt U. (2018). *Global trait–environment relationships of plant communities.* ***Nature Ecology and Evolution***, 2, 1906-1917

P78 – Brasseur B., Spicher F., **Lenoir J.**, Gallet-Moron E., Buridant J., Horen H. (2018). *What deep-soil profiles can teach us on deep-time pH dynamics after land use change*? ***Land Degradation and Development***, 29, 2951-2961

P77 – Verheyen K., Bažány M., Chećko E., Chudomelová M., Closset-Kopp D., Czortek P., Decocq G., De Frenne P., De Keersmaeke L., Enríquez García C., Fabšičová M., Grytnes J.,

29. Stagiaire co-encadré avec Guillaume Decocq.

Hederová L., Hédl R., Heinken T., Høistad Schei F., Horváth S., Jaroszewicz B., Jermakowicz E., Klinerová T., Kolk J., Kopecký M., Kuras I., **Lenoir J.**, Macek M., Máliš F., Martinessen T.C., Naaf T., Papp L., Papp-Szakály Á, Pech P., Petřík P., Prach J., Reczyńska K., Sætersdal M., Spicher F., Standovár T., Świerkosz K., Szczęśniak E., Tóth Z., Ujházy K., Ujházyová M., Vangansbeke P., Vild O., Wołkowycki D., Wulf M., Baeten L. (2018). *Observer and relocation errors matter in resurveys of historical vegetation plots.* ***Journal of Vegetation Science***, 29, 812-823

P76 – Ewald M., Skowronek S., Aerts R., Dolos K., **Lenoir J.**, Nicolas M., Warrie J., **Hattab T.**[30], Feilhauer H., Honnay O., **Garzón-López C.X.**[31], Decocq G., Van De Kerchove R., Somers B., Rocchini D., Schmidtlein S. (2018). *Analyzing remotely sensed structural and chemical canopy traits of a forest invaded by Prunus serotina over multiple spatial scales.* ***Biological Invasions***, 20, 2257-2271

P75 – De Lombaerde E., Verheyen K., Perring M.P., Bernhardt-Römermann M., Van Calster H., Brunet J., Chudomelová M., Decocq G., Diekmann M., Durak T., Hédl R., Heinken T., Hommel P., Jaroszewicz B., Kopecký M., **Lenoir J.**, Macek M., Máliš F., Mitchell F.J.G., Naaf T., Newman M., Petřík P., Reczyńska K., Schmidt W., Świerkosz K., Vild O., Wulf M., Baeten L. (2018). *Responses of competitive understorey species to spatial environmental gradients inaccurately explain temporal changes.* ***Basic and Applied Ecology***, 30, 52-64

P74 – Jiménez-Alfaro B., Suárez-Seoane S., Chytrý M., Hennekens S.M., Willner W., Hájek M., Agrillo E., Álvarez-Martínez J.M., Bergamini A., Brisse H., Brunet J., Casella L., Dítě D., Font X., Gillet F., Hájková P., Jansen F., Jandt U., Kącki Z., **Lenoir J.**, Rodwell J.S., Schaminée J.H.J., Sekulová L., Šibík J., Škvorc Ž, Tsiripidis I. (2018). *Modelling the distribution and compositional variation of plant communities at the continental scale.* ***Diversity and Distributions***, 24, 978-990

P73 – Ewald M., Aerts R., **Lenoir J.**, Fassnacht F.E., Nicolas M., Skowronek S., Piat J., Honnay O., **Garzón-López C.X.**[32], Feilhauer H., Van De Kerchove R., Somers B., **Hattab T.**[33], Rocchini D., Schmidtlein S. (2018). *LiDAR derived forest structure data improves predictions of canopy N and P concentrations from imaging spectroscopy.* ***Remote Sensing of Environment***, 211, 13-25

P72 – Skowronek S., Van De Kerchove R., Rombouts B., Aerts R., Ewald M., Warrie J., Schiefer F., **Garzón-López C.X.**[34], **Hattab T.**[35], Honnay O., **Lenoir J.**, Rocchini D., Schmidtlein S., Somers B., Feilhauer H. (2018). *Transferability of species distribution models for the detection of an invasive alien bryophyte using imaging spectroscopy data.* ***International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation***, 68, 61-72

P71 – Lembrechts J.J., **Lenoir J.**, Nuñez M.A., Pauchard A., Géron C., Bussé G., Milbau A.,

30. Post-doctorant encadré dans le cadre du projet DIARS.
31. Post-doctorante encadrée dans le cadre du projet DIARS.
32. Post-doctorante encadrée dans le cadre du projet DIARS.
33. Post-doctorant encadré dans le cadre du projet DIARS.
34. Post-doctorante encadrée dans le cadre du projet DIARS.
35. Post-doctorant encadré dans le cadre du projet DIARS.

Nijs I. (2018). *Microclimate variability in alpine ecosystems as stepping stones for non-native plant establishment above their current elevational limit.* ***Ecography***, 41, 900-909

P70 – Aalto J., Scherrer D., **Lenoir J.**, Guisan A., Luoto M. (2018). *Biogeophysical controls on soil-atmosphere thermal differences: implications on warming Arctic ecosystems.* ***Environmental Research Letters***, 13, 074003

P69 – **Wasof S.**[36], **Lenoir J.**, Hattab T., Jamoneau A., Gallet-Moron E., Ampoorter E., Saguez R., Bennsadek L., Bertrand R., Valdès A., Verheyen K., **Decocq G.** (2018). *Dominance of individual plant species is more important than diversity in explaining plant biomass in the forest understorey.* ***Journal of Vegetation Science***, 29, 521-531

P68 – De Frenne P., Blondeel H., Brunet J., Carón M.M., Chabrerie O., Cougnon M., Cousins S.A.O., Decocq G., Diekmann M., Graae B.J., Hanley M.E., Heinken T., Hermy M., Kolb A., **Lenoir J.**, Liira J., Orczewska A., Shevtsova A., Vanneste T., Verheyen K. (2018). *Atmospheric nitrogen deposition on petals enhances seed quality of the forest herb Anemone nemorosa.* ***Plant Biology***, 20, 619-626

P67 – Perring M.P., Bernhardt-Römermann M., Baeten L., Midolo G., Blondeel H., Depauw L., Landuyt D., Maes S.L., De Lombaerde E., Carón M.M., Vellend M., Brunet J., Chudomelová M., Decocq G., Diekmann M., Dirnböck T., Dörfler I., Durak T., De Frenne P., Gilliam F.S., Hédl R., Heinken T., Hommel P., Jaroszewicz B., Kirby K.J., Kopecký M., **Lenoir J.**, Li D., Máliš F., Mitchell F.J.G., Naaf T., Newman M., Petřík P., Reczyńska K., Schmidt W., Standovár T., Świerkosz K., Van Calster H., Vild O., Wagner E.R., Wulf M., Verheyen K. (2018). *Global environmental change effects on plant community composition trajectories depend upon management legacies.* ***Global Change Biology***, 24, 1722-1740

P66 – Guo F., **Lenoir J.**, Bonebrake T.C. (2018). *Land-use change interacts with climate to determine elevational species redistribution.* ***Nature Communications***, 9, 1315

P65 – Steinbauer M.J., Grytnes J.A., Jurasinski G., Kulonen A., **Lenoir J.**, Pauli H., Rixen C., Winkler M., Bardy-Durchhalter M., Barni E., Bjorkman A.D., Breiner F.T., Burg S., Czortek P., Dawes M.A., Delimat A., Dullinger S., Erschbamer B., Felde V.A., Fernández-Arberas O., Fossheim K.F., Gómez-García D., Georges D., Grindrud E.T., Haider S., Haugum S.V., Henriksen H., Herreros M.J., Jaroszewicz B., Jaroszynska F., Kanka R., Kapfer J., Klanderud K., Kühn I., Lamprecht A., Matteodo M., Morra Cella U., Normand S., Odland A., Olsen S.L., Palacio S., Petey M., Piscová V., Sedlakova B., Steinbauer K., Stöckli V., Svenning J.C., Teppa G., Theurillat J.P., VittozP., Woodin S.J., Zimmermann N.E., Wipf S. (2018). *Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming.* ***Nature***, 556, 231-234

P64 – Kirchheimer B., Wessely J., Gattringer A., Hülber K., Moser D., Schinkel C.C.F., Appelhans M., Klatt S., Caccianiga M., Dellinger A., Guisan A., Kuttner M., **Lenoir J.**, Maiorano L., Nieto-Lugilde D., Plutzar C., Svenning J.C., Willner W., Hörandl E., Dullinger S. (2018). *Reconstructing geographical parthenogenesis: effects of niche differentiation and reproductive mode on Holocene range expansion of an alpine plant.* ***Ecology Letters***, 21, 392-401

36. Thèse en codirection avec Prof. Guillaume Decocq.

P63 – Mellert K.H., **Lenoir J.**, Winter S., Kölling C., Čarni A., Dorado-Liñán I., Gégout J.C., Göttlein A., Hornstein D., Jantsch M., Juvan N., Kolb E., López-Senespleda E., Menzel A., Stojanović D., Täger S., Tsiripidis I., Wohlgemuth T., Ewald J. (2018). *Soil water storage appears to compensate for climatic aridity at the xeric margin of European tree species distribution.* ***European Journal of Forest Research***, 137, 79-92

P62 – Rocchini D., Bacaro G., Chirici G., Da Re D., Feilhauer H., Foody G.M., Galluzzi M., Garzón-López C.X., Gillespie T.W., He K.S., **Lenoir J.**, Marcantonio M., Nagendra H., Ricotta C., Rommel E., Schmidtlein S., Skidmore A.K., Van De Kerchove R., Wegmann M., Rugani B. (2018). *Remotely sensed spatial heterogeneity as an exploratory tool for taxonomic and functional diversity study.* ***Ecological Indicators***, 85, 983-990

P61 – Bonebrake T.C., Brown C.J., Bell J.D., Blanchard J.L., Chauvenet A., Champion C., Chen I.C., Clark T.D., Colwell R.K., Danielsen F., Dell A.I., Donelson J.M., Evengård B., Ferrier S., Frusher S., Garcia R.A., Griffis R.B., Hobday A.J., Jarzyna M.A., Lee E., **Lenoir J.**, Linnetved H., Martin V.Y., McCormack P.C., McDonald J., McDonald-Madden E., Mitchell N., Mustonen T., Pandolfi J.M., Pettorelli N., Possingham H., Pulsifer P., Reynolds M., Scheffers B.R., Sorte C.J.B., Strugnell J.M., Tuanmu M.N., Twiname S., Vergés A., Villanueva C., Wapstra E., Wernberg T., Pecl G.T. (2018). *Managing consequences of climate-driven species redistribution requires integration of ecology, conservation and social science.* ***Biological Reviews***, 93, 284-305

P60 – Alexander J.M., Chalmandrier L., **Lenoir J.**, Burgess T.I., Essl F., Haider S., Kueffer C., McDougall K., Milbau A., Nuñez M.A., Pauchard A., Rabitsch W., Rew L.J., Sanders N.J., Pellissier L. (2018). *Lags in the response of mountain plant communities to climate change.* ***Global Change Biology***, 24, 563-579

P59 – Graae B.J., Vandvik V., Armbruster W.S., Eiserhardt W.L., Svenning J.C., Hylander K., Ehrlén J., Speed J.D.M., Klanderud K., Bråthen K.A., Milbau A., Opedal Ø.H., Alsos I.G., Ejrnæs R., Bruun H.H., Birks H.J.B., Westergaard K.B., Birks H.H., **Lenoir J.** (2018). *Stay or go – how topographic complexity influences alpine plant population and community responses to climate change.* ***Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics***, 30, 41-50

P58 – Sanyal A., Lenoir J., O'Neill C., Dubois F., Decocq G. (2018). *Intraspecific and interspecific adaptive latitudinal cline in Brassicaceae seed oil traits.* ***American Journal of Botany***, 105, 85-94

P57 – Ehrmann S., Ruyts S.C., Scherer-Lorenzen M., Bauhus J., Brunet J., Cousins S.A.O., Deconchat M., Decocq G., De Frenne P., De Smedt P., Diekmann M., Gallet-Moron E., Gärtner S., Hansen K., Kolb A., **Lenoir J.**, Lindgren J., Naaf T., Paal T., Panning M., Prinz M., Valdés A., Verheyen K., Wulf M., Liira J. (2018). *Habitat properties are key drivers of Borrelia burgdorferi (sl.) prevalence in Ixodes ricinus populations of deciduous forest fragments.* ***Parasites and Vectors***, 11, 23

P56 – Helsen K., Smith S.W., Brunet J., Cousins S.A.O., De Frenne P., Kimberley A., Kolb A., **Lenoir J.**, Ma S., Michaelis J., Plue J., Verheyen K., Speed J.D.M., Graae B.J. (2018). *Impactof an invasive alien plant on litter decomposition along a latitudinal gradient.*

Ecosphere, 9, e02097

P55 – Helsen K., Acharya K.P., Brunet J., Cousins S.A.O., Decocq G., Hermy M., Kolb A., Lemke I.H., **Lenoir J.**, Plue J., Verheyen K., De Frenne P., Graae B.J. (2017). *Biotic and abiotic drivers of intraspecific trait variation within plant populations of three herbaceous plant species along a latitudinal gradient.* ***BMC Ecology***, 17, 38

P54 – Moeslund J.E., Brunbjerg A.K., Clausen K.K., Dalby L., Fløjgaard C., Juel A., **Lenoir J.** (2017). *Using dark diversity and plant characteristics to guide conservation and restoration.* ***Journal of Applied Ecology***, 54, 1730-1741

P53 – Feiss T., Horen H., Brasseur B., **Lenoir J.**, Buridant J., Decocq G. (2017). *Optimal sampling design and minimal effort for soil charcoal analyses considering the soil type and forest history.* ***Vegetation History and Archaeobotany***, 26, 627-637

P52 – Ehrmann S., Liira J., Gärtner S., Hansen K., Brunet J., Cousins S.A.O., Deconchat M., Decocq G., De Frenne P., De Smedt P., Diekmann M., Gallet-Moron E., Kolb A., **Lenoir J.**, Lindgren J., Naaf T., Paal T., Valdés A., Verheyen K., Wulf M., Scherer-Lorenzen M. (2017). *Environmental drivers of Ixodes ricinus abundance in forest fragments of rural European landscapes.* ***BMC Ecology***, 17, 31

P51 – Wagner V., Chytrý M., Jiménez-Alfaro B., Pergl J., Hennekens S., Biurrun I., Knollová I., Berg C., Vassilev K., Rodwell J.S., Škvorc Ž, Jandt U., Ewald J., Jansen F., Tsiripidis I., Botta-Dukát Z., Casella L., Attorre F., Rašomavičius V., Ćušterevska R., Schaminée J.H.J., Brunet J., **Lenoir J.**, Svenning J.C., Kącki Z., Petrášová-Šibíková M., Šilc U., García-Mijangos I., Campos J.A., Fernández-González F., Wohlgemuth T., Onyshchenko V., Pyšek P. (2017). *Alien plant invasions in European woodlands.* ***Diversity and Distribution***, 23, 969-981 Article certifié *Editor's Choice* dans ce numéro de la revue

P50 – Willner W., Jiménez-Alfaro B., Agrillo E., Biurrun I., Campos J.A., Čarni A., Casella L., Csiky J., Ćušterevska R., Didukh Y.P., Ewald J., Jandt U., Jansen F., Kącki Z., Kavgacı A., **Lenoir J.**, Marinšek A., Onyshchenko V., Rodwell J.S., Schaminée J.H.J., Šibík J., Škvorc Ž, Svenning J.C., Tsiripidis I., Turtureanu P.D., Tzonev R., Vassilev K., Venanzoni R., Wohlgemuth T., Chytrý M. (2017). *Classification of European beech forests: a Gordian Knot?* ***Applied Vegetation Science***, 20, 494-512

P49 – **Hattab T.** [37], **Garzón-López C.X.** [38], Ewald M., Skowronek S., Aerts R., Horen H., Brasseur B., Gallet-Moron E., Spicher F., Decocq G., Feilhauer H., Honnay O., Kempeneers P., Schmidtlein S., Somers B., Van De Kerchove R., Rocchini D., **Lenoir J.** (2017). *A unified framework to model the potential and realized distributions of invasive species within the invaded range.* ***Diversity and Distribution***, 23, 806-819

P48 – Closset-Kopp D., Gallet-Moron E., Buridant J., **Lenoir J.**, Decocq G. (2017). *Un cas de forêt linéaire ancienne dans les paysages ruraux : de la difficile reconnaissance des haies anciennes à l'étude de leur diversité végétale.* ***Revue Forestière Française***, 69, 441-454

P47 – Pecl G.T., Araújo M.B., Bell J.D., Blanchard J., Bonebrake T.C., Chen I.C., Clark

37. Post-doctorant encadré dans le cadre du projet DIARS.
38. Post-doctorante encadrée dans le cadre du projet DIARS.

T.D., Colwell R.K., Danielsen F., Evengård B., Falconi L., Ferrier S., Frusher S., Garcia R.A., Griffis R.B., Hobday A.J., Janion-Scheepers C., Jarzyna M.A., Jennings S., **Lenoir J.**, Linnetved H.I., Martin V.Y., McCormack P.C., McDonald J., Mitchell N.J., Mustonen T., Pandolfi J.M., Pettorelli N., Popova E., Robinson S.A., Scheffers B.R., Shaw J.D., Sorte C.J.B., Strugnell J.M., Sunday J.M., Tuanmu M.N., Vergés A., Villanueva C., Wernberg T., Wapstra E., Williams S.E. (2017). *Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being.* ***Science***, 355, eaai9214

P46 – Lembrechts J.J., Alexander J.M., Cavieres L.A., Haider S., **Lenoir J.**, Kueffer C., McDougall K., Naylor B.J., Nuñez M.A., Pauchard A., Rew L.J., Nijs I., Milbau A. (2017). *Mountain roads shift native and non-native plant species' ranges.* ***Ecography***, 40, 353–364 Article certifié *Editor's Choice* dans ce numéro de la revue

P45 – **Lenoir J.**, **Hattab T.** [39], Pierre G. (2017). *Climatic microrefugia under anthropogenic climate change: implications for species redistribution.* ***Ecography***, 40, 253-266 Article récompensé en 2015 par *The Ecography Award for Excellence in Ecology and Evolution*

P44 – Aerts R., Ewald M., Nicolas M., Piat J., Skowronek S., **Lenoir J.**, **Hattab T.** [40], **Garzón-López C.X.** [41], Feilhauer H., Schmidtlein S., Rocchini D., Decocq G., Somers B., Van De Kerchove R., Denef K., Honnay O. (2017). *Invasion by the Alien Tree Prunus serotina Alters Ecosystem Functions in a Temperate Deciduous Forest.* ***Frontiers in Plant Science***, 8, 179

P43 – Verheyen K., De Frenne P., Baeten L., Waller D.M., Hédl R., Perring M.P., Blondeel H., Brunet J., Chudomelová M., Decocq G., De Lombaerde E., Depauw L., Dirnböck T., Durak T., Eriksson O., Gilliam F.S., Heinken T., Heinrichs S., Hermy M., Jaroszewicz B., Jenkins M.A., Johnson S.E., Kirby K.J., Kopecký M., Landuyt D., **Lenoir J.**, Li D., Macek M., Maes S.L., Máliš F., Mitchell F.J.G., Naaf T., Peterken G., Petřík P., Reczyńska K., Rogers D.A., Høistad Schei F., Schmidt W., Standovár T., Świerkosz K., Ujházy K., Van Calster H., Vellend M., Vild O., Woods K., Wulf M., Bernhardt-Römermann M. (2017). *Combining biodiversity resurveys across regions to advance global change research.* ***BioScience***, 67, 73-83

P42 – Skowronek S., Ewald M., Isermann M., Van De Kerchove R., **Lenoir J.**, Aerts R., Warrie J., **Hattab T.** [42], Honnay O., Schmidtlein S., Rocchini D., Somers B., Feilhauer H. (2017). *Mapping an invasive bryophyte species using hyperspectral remote sensing data.* ***Biological Invasions***, 19, 239-254

P41 – Lembrechts J.J., Pauchard A., **Lenoir J.**, Nuñez M.A., Geron C., Ven A., Bravo-Monasterio P., Teneb E., Nijs I., Milbau A. (2016). *Disturbance is the key to plant invasions in cold environments.* ***Proceedings of the National Academy of Sciences***, 113, 14061-14066 Article récompensé en 2018 par le *William Cooper Award*

P40 – Reinecke J., Wulf M., Baeten L., Brunet J., Decocq G., De Frenne P., Diekmann

39. Post-doctorant encadré dans le cadre du projet DIARS et contribution égale avec le premier auteur.
40. Post-doctorant encadré dans le cadre du projet DIARS.
41. Post-doctorante encadrée dans le cadre du projet DIARS.
42. Post-doctorant encadré dans le cadre du projet DIARS.

M., Graae B.J., Heinken T., Hermy M., Jamoneau A., **Lenoir J.**, Plue J., Orczewska A., Calster H., Verheyen K., Naaf T. (2016). *Acido-and neutrophilic temperate forest plants display distinct shifts in ecological pH niche across north-western Europe.* ***Ecography***, 39, 1164-1175

P39 – Bertrand R., Riofrío-Dillon G., **Lenoir J.**, Drapier J., De Ruffray P., Gégout J.C., Loreau M. (2016). *Ecological constraints increase the climatic debt in forests.* ***Nature Communications***, 7, 12643

P38 – Kühn E., **Lenoir J.**, Piedallu C., Gégout J.C. (2016). *Early signs of range disjunction of sub-mountainous plant species: an unexplored consequence of future and contemporary climate changes.* ***Global Change Biology***, 22, 2094-2105

P37 – Kirchheimer B., Schinkel C.C.F., Dellinger A.S., Klatt S., Moser D., Winkler M., **Lenoir J.**, Caccianiga M., Guisan A., Nieto-Lugilde D., Svenning J.C., Thuiller W., Vittoz P., Willner W., Zimmermann N.E., Hörandl E., Dullinger S. (2016). *A matter of scale: apparent niche differentiation of diploid and tetraploid plants may depend on extent and grain of analysis.* ***Journal of Biogeography***, 43, 716-726

P36 – Stewart L., Alsos I.G., Bay C., Breen A.L., Brochmann C., Boulanger-Lapointe N., Broennimann O., Bültmann H., Bøcher P.K., Damgaard C., Daniëls F.J.A., Ehrich D., Eidesen P.B., Guisan A., Jónsdóttir I.S., **Lenoir J.**, le Roux P.C., Lévesque E., Luoto M., Nabe-Nielsen J., Schönswetter P., Tribsch A, Tveraabak L.U., Virtanen R., Walker D.A., Westergaard K.B., Yoccoz N.G., Svenning J.C., Wisz M., Schmidt N.M., Pellissier L. (2016). *The regional species richness and genetic diversity of Arctic vegetation reflect both past glaciations and current climate.* ***Global Ecology and Biogeography***, 25, 430-442

P35 – Decocq G., Andrieu E., Brunet J., Chabrerie O., De Frenne P., De Smedt P., Deconchat M., Diekmann M., Ehrmann S., Giffard B., Mifsud E.G., Hansen K., Hermy M., Kolb A., **Lenoir J.**, Liira J., Moldan F., Prokofieva I., Rosenqvist L., Varela E., Valdés A., Verheyen K., Wulf M. (2016). *Ecosystem services from small forest patches in agricultural landscapes.* ***Current Forestry Reports***, 2, 30-44

P34 – Pauchard A., Milbau A., Albihn A., Alexander J., Burgess T., Daehler C., Englund G., Essl F., Evengård B., Greenwood G.B., Haider S., **Lenoir J.**, McDougall K., Muths E., Nuñez M.A., Olofsson J., Pellissier L., Rabitsch W., Rew L.J., Robertson M., Sanders N., Kueffer C. (2016). *Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: new challenges for ecology and conservation.* ***Biological Invasions***, 18, 345-353

P33 – Taborelli P., Chalumeau L., Pierre G., Devos A., **Lenoir J.**, Fronteau G., Lejeune O., Bollot N. (2016). *Caractérisation et origine des "creuses" : approche sous SIG (exemples en Thiérache).* ***Physio-Géo***, 10, 135-151

P32 – Chytrý M., Hennekens S.M., Jimenez-Alfaro B., Knollova I., Dengler J., Jansen F., Landucci F., Schaminee J.H.J., Acic S., Agrillo E., Ambarlı D., Angelini P., Apostolova I., Attorre F., Berg C., Bergmeier E., Biurrun I., Botta-Dukat Z., Brisse H., Campos J.A., Carlon L., Carni A., Casella L., Csiky J., Custerevska R., Dajić Stevanovic Z., Danihelka J., De Bie E., de Ruffray P., De Sanctis M., Dickore W.B., Dimopoulos P., Dubyna D., Dziuba

T., Ejrnæs R., Ermakov N., Ewald J., Fanelli G., Fernandez-Gonzalez F., Fitz Patrick U., Font X., Garcıa-Mijangos I., Gavilan R.G., Golub V., Guarino R., Haveman R., Indreica A., Isık Gursoy D., Jandt U., Janssen J.A.M., Jirousek M., Kazcki Z., Kavgacı A., Kleikamp M., Kolomiychuk V., Krstivojevic Cuk M., Krstonosic D., Kuzemko A., **Lenoir J.**, Lysenko T., Marceno C., Martynenko V., Michalcova D., Moeslund J.E., Onyshchenko V., Pedashenko H., Perez-Haase A., Peterka T., Prokhorov V., Rasomavicius V., Rodrıguez-Rojo M.P., Rodwell J.S., Rogova T., Ruprecht E., Rusina S., Seidler G., Sibık J., Silc U., Skvorc Z., Sopotlieva D., Stancic Z., Svenning J.C., Swacha G., Tsiripidis I., Turtureanu P.D., Ugurlu E., Uogintas D., Valachovic M., Vashenyak Y., Vassilev K., Venanzoni R., Virtanen R., Weekes L., Willner W., Wohlgemuth T., Yamalov S. (2016). *European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots.* ***Applied Vegetation Science***, 19, 173-180

P31 – Douda J., Boublık K., Slezak M., Biurrun I., Nociar J., Havrdova A., Doudova J., Acic S., Brisse H., Brunet J., Chytrý M., Claessens H., Csiky J., Didukh Y., Dimopoulos P., Dullinger S., Fitz Patrick U., Guisan A., Horchler P.J., Hrivnak R., Jandt U., Kazcki Z., Kevey B., Landucci F., Lecomte H., **Lenoir J.**, Paal J., Paternoster D., Pauli H., Pielech R., Rodwell J.S., Roelandt B., Svenning J.C., Sibık J., Silc U., Skvorc Z., Tsiripidis I., Tzonev R.T., Wohlgemuth T., Zimmermann N.E. (2016). *Vegetation classification and biogeography of European floodplain forests and alder carrs.* ***Applied Vegetation Science***, 19, 147-163

P30 – **Wasof S.** [43], **Lenoir J.**, Aarrestad P.A., Alsos I.G., Armbruster W.S., Austrheim G., Bakkestuen V., Birks H.J.B., Bråthen K.A., Broennimann O., Brunet J., Bruun H.H., Dahlberg C.J., Diekmann M., Dullinger S., Dynesius M., Ejrnæs R., Gégout J.C., Graae B.J., Grytnes J.A., Guisan A., Hylander K., Jónsdóttir I.S., Kapfer J., Klanderud K., Luoto M., Milbau A., Moora M., Nygaard B., Odland A., Pauli H., Ravolainen V., Reinhardt S., Sandvik S.M., Schei F.H., Speed J.D.M., Svenning J.C., Thuiller W., Tveraabak L.U., Vandvik V., Velle L.G., Virtanen R., Vittoz P., Willner W., Wohlgemuth T., Zimmermann N.E., Zobel M., **Decocq G.** (2015). *Disjunct populations of European vascular plant species keep the same climatic niches.* ***Global Ecology and Biogeography***, 24, 1401-1412

P29 – Araujo Calçada E., Closset-Kopp D., **Lenoir J.**, Hermy M., Decocq G. (2015). *Site productivity overrides competition in explaining the disturbance–diversity relationship in riparian forests.* ***Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics***, 17, 434-443

P28 – Araujo Calçada E., **Lenoir J.**, Plue J., Broeckx L.S., Closset-Kopp D., Hermy M., Decocq G. (2015). *Spatial patterns of water-deposited seeds control plant species richness and composition in riparian forest landscapes.* ***Landscape Ecology***, 30, 2133-2146

P27 – Feiss T., Horen H., Brasseur B., **Lenoir J.**, Buridant J., Decocq G. (2015). *Pédoanthracologie : approche méthodologique et statistique. Mieux appréhender l'histoire et l'exploitation anthropique passée des sols forestiers.* ***Revue du Nord***, 23, 73-83

P26 – Bernhardt-Römermann M., Baeten L., Craven D., De Frenne P., Hédl R., **Lenoir J.**, Bert D., Brunet J., Chudomelová M., Decocq G., Dierschke H., Dirnböck T., Dörfler I., Heinken T., Hermy M., Hommel P., Jaroszewicz B., Keczyński A., Kelly D., Kirby K.J.,

43. Thèse en codirection avec Prof. Guillaume Decocq.

Kopecký M., Macek M., Máliš F., Mirtl M., Mitchell F.J.G., Naaf T., Newman M., Peterken G., Petřík P., Schmidt W., Standovár T., Tóth Z., Van Calster H., Verstraeten G., Vladovič J., Vild O., Wulf M., Verheyen K. (2015). *Drivers of temporal changes in temperate forest plant diversity vary across spatial scales.* ***Global Change Biology***, 21, 3726-3737

P25 – Valdés A., **Lenoir J.**, Gallet-Moron E., Andrieu E., Brunet J., Chabrerie O., Closset-Kopp D., Cousins S.A.O., Deconchat M., De Frenne P., De Smedt P., Diekmann M., Hansen K., Hermy M., Kolb A., Liira J., Lindgren J., Naaf T., Paal T., Prokofieva I., Scherer-Lorenzen M., Wulf M., Verheyen K., **Decocq G.** (2015). *The contribution of patch-scale conditions is greater than that of macroclimate in explaining local plant diversity in fragmented forests across Europe.* ***Global Ecology and Biogeography***, 24, 1094-1105

P24 – Nieto-Lugilde D., **Lenoir J.**, Abdulhak S., Aeschimann D., Dullinger S., Gégout J.C., Guisan A., Pauli H., Renaud J., Theurillat J.P., Thuiller W., Van Es J., Vittoz P., Willner W., Wohlgemuth T., Zimmermann N.E., Svenning J.C. (2015). *Tree cover at fine and coarse spatial grains interacts with shade tolerance to shape plant species distributions across the Alps.* ***Ecography***, 38, 578-589

P23 – Carón M.M., De Frenne P., Brunet J., Chabrerie O., Cousins S.A.O., Decocq G., Diekmann M., Graae B.J., Heinken T., Kolb A., **Lenoir J.**, Naaf T., Plue J., Selvi F., Wulf M., Verheyen K. (2015). *Divergent regeneration responses of two closely related tree species to direct abiotic and indirect biotic effects of climate change.* ***Forest Ecology and Management***, 342, 21-29

P22 – **Lenoir J.**, Svenning J.C. (2015). *Climate-related range shifts – towards a comprehensive research framework.* ***Ecography***, 38, 15-28 Recommandé par *Faculty Opinions*

P21 – Heap M.J., Culham A., **Lenoir J.**, Gavilan R.G. (2014). *Can the Iberian floristic diversity withstand near-future climate change*? ***Open Journal of Ecology***, 4, 1089-1101

P20 – Kissling W.D., Dalby L., Fløjgaard C., **Lenoir J.**, Sandel B., Sandom C., Trøjelsgaard K., Svenning J.C. (2014). *Establishing macroecological trait datasets: digitalization, extrapolation and validation of dietary preferences in terrestrial mammals worldwide.* ***Ecology and Evolution***, 4, 2913-2930

P19 – Münkemüller T., Gallien L., Lavergne S., Renaud J., Roquet C., Abdulhak S., Dullinger S., Garraud L., Guisan A., **Lenoir J.**, Svenning J.C., Van Es J., Vittoz P., Willner W., Wohlgemuth T., Zimmermann N.E., Thuiller W. (2014). *Scale decisions can reverse conclusions on community assembly processes.* ***Global Ecology and Biogeography***, 23, 620-632

P18 – Araujo Calçada E., Closset-Kopp D., Gallet-Moron E., **Lenoir J.**, Rêve M., Hermy M., Decocq G. (2013). *Streams are efficient corridors for plant species in forest metacommunities.* ***Journal of Applied Ecology***, 50, 1152-1160

P17 – **Wasof S.** [44], **Lenoir J.**, Gallet-Moron E., Jamoneau A., Brunet J., Cousins S.A.O., De Frenne P., Diekmann M., Hermy M., Kolb A., Liira J., Verheyen K., Wulf M., **Decocq G.**

44. Thèse en codirection avec Prof. Guillaume Decocq.

(2013). *Ecological niche shifts of understory plants along a latitudinal gradient of temperate forests in Northwestern Europe.* ***Global Ecology and Biogeography***, 22, 1130-1140

P16 – De Frenne P., Graae B.J., Rodriguez-Sanchez F., Kolb A., Chabrerie O., Decocq G., De Kort H., De Schrijver A., Eriksson O., Gruwez R., Hermy M., **Lenoir J.**, Plue J., Coomes D., Verheyen K. (2013). *Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature.* ***Journal of Ecology***, 101, 784-795

P15 – Sandom C., Dalby L., Fløjgaard C., Kissling W.D., **Lenoir J.**, Sandel B., Trøjelsgaard K., Ernæs R., Svenning J.C., (2013). *Mammal predator and prey species richness are strongly linked at macroscales.* ***Ecology***, 94, 1112-1122

P14 – **Lenoir J.**, Graae B.J., Aarrestad P.A., Alsos I.G., Armbruster W.S., Austrheim G., Bergendorff C., Birks H.J.B., Bråthen K.A., Brunet J., Bruun H.H., Dahlberg C.J., Decocq G., Diekmann M., Dynesius M., Ejrnæs R., Grytnes J.A., Hylander K., Klanderud K., Luoto M., Milbau A., Moora M., Nygaard B., Odland A., Ravolainen V.T., Reinhardt S., Sandvik S.M., Schei F.H., Speed J.D.M., Tveraabak L.U., Vandvik V., Velle L.G., Virtanen R., Zobel M., Svenning J.C. (2013). *Local temperatures inferred from plant communities suggest strong spatial buffering of climate warming across Northern Europe.* ***Global Change Biology***, 19, 1470-1481

P13 – le Roux P.C., **Lenoir J.**, Pellissier L., Wisz M.S., Luoto M. (2013). *Horizontal, but not vertical, biotic interactions affect fine-scale plant distribution patterns in a low energy system.* ***Ecology***, 94, 671-682

P12 – Virtanen R., Grytnes J.A., **Lenoir J.**, Luoto M., Oksanen J., Oksanen L., Svenning J.C. (2013). *Productivity–diversity patterns in arctic tundra vegetation.* ***Ecography***, 36, 331-341

P11 – Wisz M.S., Pottier J., Kissling W.D., Pellissier L., **Lenoir J.**, Damgaard C.F., Dormann C.F., Forchhammer M.C., Grytnes J.A., Guisan A., Heikkinen R.K., Høye T.T., Kühn I., Luoto M., Maiorano L., Nilsson M.C., Normand S., Öckinger E., Schmidt N.M., Termansen M., Timmermann A., Wardle D.A., Aastrup P., Svenning J.C. (2013). *The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling.* ***Biological Reviews***, 88, 15-30

P10 – **Lenoir J.**, Virtanen R., Oksanen J., Oksanen L., Luoto M., Grytnes J.A., Svenning J.C. (2012). *Dispersal ability links to cross-scale species diversity patterns across the Eurasian Arctic tundra.* ***Global Ecology and Biogeography***, 21, 851-860

P9 – Dullinger S., Gattringer A., Thuiller W., Moser D., Zimmermann N.E., Guisan A., Willner W., Plutzar C., Leitner M., Mang T., Caccianiga M., Dirnböck T., Ertl S., Fischer A., **Lenoir J.**, Svenning J.C., Psomas A., Schmatz D.R., Silc U., Vittoz P., Hülber K. (2012). *Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change.* ***Nature Climate Change***, 2, 619-622

P8 – Bertrand R., **Lenoir J.**, Piedallu C., Riofrío-Dillon G., de Ruffray P., Vidal C., Pierrat J.P., Gégout J.C. (2011). *Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests.* ***Nature***, 479, 517-520

P7 – **Lenoir J.**, Gégout J.C., Guisan A., Vittoz P., Wohlgemuth T., Zimmermann N.E., Dullinger S., Pauli H., Willner W., Grytnes J.A., Virtanen R., Svenning J.C. (2010). *Cross-Scale Analysis of the Region Effect on Vascular Plant Species Diversity in Southern and Northern European Mountain Ranges.* ***PLoS ONE***, 5, e15734

P6 – **Lenoir J.**, Gégout J.C. (2010). *Remontée de la distribution altitudinale des espèces végétales forestières tempérées en lien avec le réchauffement climatique récent.* ***Revue Forestière Française***, 62, 465-476

P5 – **Lenoir J.**, Gégout J.C., Dupouey J.L., Bert D., Svenning J.C. (2010). *Forest plant community changes during 1989-2007 in response to climate warming in the Jura Mountains (France, Switzerland).* ***Journal of Vegetation Science***, 21, 949-964

P4 – **Lenoir J.**, Gégout J.C., Guisan A., Vittoz P., Wohlgemuth T., Zimmermann N.E., Dullinger S., Pauli H., Willner W., Svenning J.C. (2010). *Going against the flow: potential mechanisms for the unexpected downward range shifts of some mountain plant species despite a warming climate.* ***Ecography***, 33, 295-303

P3 – Svenning J.C., Fløjgaard C., Morueta-Holme N., **Lenoir J.**, Normand S. (2009). *Big moving day for biodiversity? A conservative assessment of the scope for assisted colonization as a proactive conservation strategy under global warming.* ***IOP Conference Series: Earth and Environmental Science***, 8, 012017

P2 – **Lenoir J.**, Gégout J.C., Pierrat J.C., Bontemps J.D., Dhôte J.F. (2009). *Differences between tree species seedling and adult altitudinal distribution in mountain forests during the recent warm period (1986-2006).* ***Ecography***, 32, 765-777

P1 – **Lenoir J.**, Gégout J.C., Marquet P.A., de Ruffray P., Brisse H. (2008). *A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century.* ***Science***, 320, 1768-1771 – Recommandé par *Faculty Opinions*

8.1.5 Autres Publications et Chapitres d'Ouvrages

A9 – De Lombaerde E., De Pauw K., De Smedt P., **Lenoir J.**, Meeussen C., Vanneste T., Verheyen k., Zellweger F., De Frenne P. (2022). *Historical forest microclimates. Historical ecology: Learning from the past to understand the present and forecast the future of ecosystems*, Edited and coordinated by Decocq G. ***ISTE Sciences: Ecosystems and Environment***, *chapter 20*

A8 – Rocchini D., **Lenoir J.** (2022). *Remote sensing at the interface between ecology and climate sciences.* ***Meteorological Applications***, 28, e2022

A7 – Comte L., **Lenoir J.** (2020). *Decoupled land–sea biodiversity trends.* ***Nature Ecology and Evolution***, 4, 901-902

A6 – **Lenoir J.** (2020). *Rethinking climate context dependencies in biological terms.* ***Proceedings of the National Academy of Sciences***, 117, 23208-23210

A5 – Lembrechts, J.J., **Lenoir J.** (2020). *Microclimatic conditions anywhere at any time!*. ***Global Change Biology***, 26, 337-339

A4 – **Garzón-López C.X.** [45], Hattab T., Skowronek S., Aerts R., Ewald M., Feilhauer H., Honnay O., Decocq G., Van De Kerchove R., Somers B., Schmidtlein S., Rocchini D., **Lenoir J.** (2020). *The DIARS toolbox: a spatially explicit approach to monitor alien plant invasions through remote sensing*. ***Research Ideas and Outcomes***, 4, e25301

A3 – Chytrý M., Hennekens S.M., Jiménez-Alfaro B., Knollová I., Dengler J., Schaminée J.H.J., Aćić S., Agrillo E., Ambarlı D., Angelini P., Apostolova I., Becker T., Berg C., Bergmeier E., Biţă-Nicolae C., Biurrun I., Botta-Dukát Z., Carlón L., Casella L., Csiky J., Danihelka J., De Bie E., Dimopoulos P., Ewald J., Fernández-González F., Fitzpatrick Ú., Font X., García-Mijangos I., Golub V., Guarino R., Indreica A., Işık D., Jandt U., Jansen F., Janssen J.A.M., Kącki Z., Kleikamp M., Krstonošić D., Kuzemko A., Landucci F., **Lenoir J.**, Lysenko T., Marcenò C. (1), Martynenko V., Michalcová D., Řezníčková M., Rodwell J.S., Ruprecht E., Rūsiņa S., Seidler G., Šibík J., Šilc U., Škvorc Ž, Sopotlieva D., Sorokin A., Spada F., Stančić Z., Svenning J.C., Swacha G., Tsiripidis I., Turtureanu P.D., Uğurlu E., Valachovič M., Vassilev K., Venanzoni R., Weekes L., Willner W., Wohlgemuth T. (2014). *European Vegetation Archive (EVA): a new integrated source of European vegetation-plot data*. In: Mucina L., Price J.N., Kalwij J.M. (eds.), ***Biodiversity and Vegetation: Patterns, Processes, Conservation***, pp 81-82. Kwongan Foundation, Perth, Australia

A2 – **Lenoir J.**, Svenning J.C. (2013). *Latitudinal and elevational range shifts under contemporary climate change*. In: Levin S.A. (eds.), ***Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition)***, pp 599-611. Elsevier

A1 – **Lenoir J.**, Svenning J.C., Dullinger S., Pauli H., Willner W., Guisan A., Vittoz P., Wohlgemuth T., Zimmermann N, Gégout J.C. (2012). *The Alps Vegetation Database – a geo-referenced community-level archive of all terrestrial plants occurring in the Alps*. In: Dengler J., Oldeland J., Jansen F., Chytrý M., Ewald J., Finckh M., Glöckler F., Lopez-Gonzalez G., Peet R.K., Schaminée J.H.J. (eds.), ***Vegetation Databases for the 21st Century: Biodiversity and Ecology 4***, pp 331-332. Hamburg, Germany

45. Post-doctorante encadrée dans le cadre du projet DIARS.

8.2 Annexe II : Liste des Communications sur Invitation

Ci-dessous, je liste de manière non-exhaustive mes interventions lors de congrés, colloques, séminaires et webinaires, nationaux ou internationaux, en me focalisant uniquement sur mes communications en tant qu'orateur invité, c'est à dire en tant que *keynote* ou *plenary speaker*, par exemple, pour les conférences internationales.

8.2.1 Communications sur Invitation lors de Congrés Internationaux

— 16-20/05/2022 : **Lenoir J.**, *Biodiversity under pressure: biotic responses to anthropogenic climate change*, Invited speaker, ***Breathing Nature***, Grimma, Allemagne

— 15-19/11/2021 : **Lenoir J.**, *Biotic responses to anthropogenic climate change: looking beyond the tip of the iceberg!*, Invited speaker, ***IOP Publishing Environmental Research***, Virtual conference, Online

— 01-05/10/2018 : **Lenoir J.**, *On the importance of microrefugia for biodiversity redistribution under climate change*, Invited speaker, ***Conference on Past Plant Diversity Changes***, Rabat, Maroc

— 24-27/09/2018 : **Lenoir J.**, *Biogeophysical controls on climate refugia: implications for species redistribution under climate change*, Invited speaker, ***The non-climatic dimension of climate refugia NoCliR Workshop***, Barsac, France

— 20-24/03/2018 : **Lenoir J.**, Hattab T., *Beware of absence data in invasive species distribution models: do you want to map or model the distribution?*, Invited speaker, ***Climate Change Biogeography, International Biogeography Society (IBS)***, Evora, Portugal

— 09-12/02/2016 : **Lenoir J.**, *Embracing the idea of climatic niche stasis to investigate lags in species distribution changes under contemporary climate change*, Keynote speaker, ***Species on the Move (SOTM)***, Hobart, Tasmanie, Australie

— 04-06/03/2015 : **Lenoir J.**, *Contemporary range shifts and late-Quaternary niche stasis of terrestrial plants – inference from vegetation databases*, Keynote speaker, ***14th meeting of the German Working Group on Vegetation Databases: vegetation databases and inference of ecological processes***, Oldenburg, Allemagne

— 10-14/06/2014 : **Lenoir J.**, *Combining large-scale vegetation plot databases with a plant-community-based approach to assess fine-grained thermal variability within 1-km2 climatic units across Northern Europe*, Invited speaker, ***HETEROCLIM: The response of organisms to climate change in heterogeneous environments***, Loches, France

— 01-05/09/2013 : **Lenoir J.**, Bertrand R., *Is contemporary climate change the primary driver behind recent biotic responses of trees and understory vegetation?*, Introductory speaker & president session, ***ClimTree***, Zurich, Suisse

— 23-28/07/2012 : **Lenoir J.**, Bertrand R., Gégout J.C., Svenning J.C., Decocq G., *Impact of climate change on vegetation in Europe: Greater contemporary-time lags for*

long-lived organisms and lowland biotas, Invited speaker, ***55th Annual Conference of the International Association of Vegetation Science (IAVS)***, Mokpo, Corée du Sud

— 01-06/08/2010 : **Lenoir J.**, Gégout J.C., Svenning J.C., *Using historic databases to assess forest plant species range elevational shifts*, Invited speaker, ***95th annual meeting of the Ecological Society of America (ESA)***, Pittsburg, États-Unis d'Amérique

8.2.2 Communications sur Invitation lors de Congrés Nationaux

— 12-14/10/2022 : **Lenoir J.**, *Dynamiques de réponses du vivant au changement climatique d'origine anthropique*, Présentation plénière, ***Prospectives de l'Institut écologie et environnement (InEE)***, La Rochelle, France

— 24/06/2021 : **Lenoir J.**, *Impact de l'invasion par Prunus serotina Ehrh. en Forêt Domaniale de Compiègne*, Orateur invité, ***Journée technique – Les ateliers du patrimoine naturel des Hauts-de-France***, *Les espèces exotiques envahissantes : entre recherche et gestion*, La Chaussée-Tirancourt, France

— 21-22/11/2018 : **Lenoir J.**, *Impact de l'invasion par Prunus serotina Ehrh. en Forêt Domaniale de Compiègne*, Orateur invité, ***Mutations forestières dans le cadre des changements globaux***, Blois, France

— 02/07/2018 : **Lenoir J.**, *Changement climatique et redistribution du vivant*, Orateur invité, ***Atelier RENECOFOR***, Fontainebleau, France

— 14-16/09/2016 : **Lenoir J.**, *Biodiversité et services écosystémiques des petits fragments forestiers en paysage anthropisé*, Orateur invité, ***6èmes Assises Nationales de la Biodiversité (ANB)***, Clermont-Ferrand, France

— 12/06/2015 : **Lenoir J.**, *Changements récents de la distribution géographique des organismes vivants : un phénomène multidimensionnel et multidirectionnel*, Orateur invité, ***Journée de la Société française d'écologie (Sfé) : Biodiversité et climat***, Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), Paris, France

— 12/12/2013 : **Lenoir J.**, *Impacts du réchauffement climatique récent sur la flore forestière*, Orateur invité, ***Le changement climatique : des impacts régionaux aux pistes d'adaptation (CERCLE)***, Lille, France

— 04-05/12/2012 : **Lenoir J.**, Decocq G., *La forêt au sein des territoires : quelle interface avec les autres milieux ?*, Orateur invité, ***Colloque FORGECO du GIP ECOFOR, mieux produire et préserver : quelles approches pour les forêts au sein des territoires ?***, Lyon, France

— 02-04/09/2010 : **Lenoir J.**, Gégout J.C., Guisan A., Vittoz P., Wohlgemuth T., Zimmermann N.E., Dullinger S., Pauli H., Willner W., Grytnes J.A., Virtanen R., Svenning J.C., *Impact du recouvrement glaciaire différentiel entre nord et sud de l'Europe sur la biodiversité végétale actuelle aux échelles alpha, béta, et gamma*, Orateur invité, ***1ère rencontre nationale d'écologie, Colloque National d'Écologie***

Scientifique, Montpellier, France

— 12-14/11/2008 : **Lenoir J.**, Gégout J.C., Marquet P.A., De Ruffray P., Brisse H., *Remonté en altitude des espèces forestières des montagnes françaises*, Orateur invité, ***La phytosociologie face aux défis de la connaissance et de la gestion durable des espaces naturels***, Velaine-en-Haye, France

8.2.3 Communications sur Invitation lors Séminaires ou Webinaires

— 26/04/2022 : **Lenoir J.**, *Biotic responses and lagging dynamics under anthropogenic climate change*, Webinaire sur invitation, ***Department of Biosciences Seminar Series***, Université de Durham, Durham, Royaume-Uni

— 18/03/2022 : **Lenoir J.**, *Biotic responses lag behind anthropogenic climate change: microclimate matters*, Webinaire sur invitation, ***Séminaire du laboratoire de Physique et physiologie intégrative de l'arbre (PIAF)***, INRAE, Université Clermont Auvergne, Clermont-Ferrand, France

— 08/11/2021 : **Lenoir J.**, *The stay-or-go paradox of plants in a warming world*, Webinaire sur invitation, ***BIOCHANGE Seminar series***, Université d'Aarhus, Aarhus, Danemark

— 03/06/2021 : **Lenoir J.**, *The isotherm race: biotic responses to global warming*, Webinaire sur invitation, ***The Institute of Ecology Seminar Series***, Université de Pékin, Pékin, Chine

— 21/04/2021 : **Lenoir J.**, *The isotherm race: biotic responses to global warming*, Webinaire sur invitation, ***Geosciences Seminar Series***, Université de Nottingham, Nottingham, Royaume-Uni

— 15/04/2021 : **Lenoir J.**, *The climatic debt is growing in the understorey of temperate forests: stand characteristics matter*, Webinaire sur invitation, ***Department of Ecology Environment and Plant Sciences Seminar Series***, Université de Stockholm, Stockholm, Suède

— 24/01/2020 : **Lenoir J.**, *Impacts de l'invasion par le cerisier tardif en forêt domaniale de Compiègne*, Webinaire sur invitation, ***Kfé R&D de l'Office National des Forêts (ONF)***, France

— 21/11/2019 : **Lenoir J.**, *Are species tracking the shifting isotherms as climate warms?*, Séminaire sur invitation, ***Research for Ecological Change***, Université d'Helsinki, Helsinki, Finlande

— 07/09/2018 : **Lenoir J.**, *The redistribution of life on earth: Another global change driver?*, Séminaire sur invitation, ***Ecospat - Spatial Ecology Group***, Université de Lausanne, Lausanne, Suisse

— 26/02/2018 : **Lenoir J.**, *Of niches and distributions*, Séminaire sur invitation, ***Department of Civil & Environmental Engineering***, Université des Andes, Bogota, Colombie

— 27/04/2017 : **Lenoir J.**, *Of niches and distributions*, Séminaire sur invitation, ***Department of Physical Geography***, Université d'Oulu, Oulu, Finlande

— 22/03/2017 : **Lenoir J.**, *Dynamique d'invasion du cerisier tardif en forêt domaniale de Compiègne*, Séminaire sur invitation, ***Séminaire du laboratoire Écosystème, biodiversité, évolution (ECOBIO)***, Université de Rennes 1, Rennes, France

— 26/10/2016 : **Lenoir J.**, *Plants cannot jump out of the frying pan!!! Inertia and disequilibrium dynamics matter*, Séminaire sur invitation, ***iDiv Seminar Series***, Université de Leipzig, Leipzig, Allemagne

— 30/09/2015 : **Lenoir J.**, *Modelling of habitat suitability and population dynamics of an invasive plant with advanced remote sensing data*, ***Laboratoire Evolution et diversité bilogique (EDB)***, Université Paul Sabatier Toulouse III, Toulouse, France

— 12/12/2014 : **Lenoir J.**, *De la niche à la distribution*, Séminaire sur invitation, ***Laboratoire Evolution et diversité bilogique (EDB)***, Université Paul Sabatier Toulouse III, Toulouse, France

— 16/05/2014 : **Lenoir J.**, *Changements récents de la distribution géographique des organismes vivants : état de l'art, lacunes scientifiques et nouvelels pistes de recherche*, Séminaire sur invitation, ***Laboratoire Génétique et évolution des populations végétales (GEPV)***, Université de Lille 1, Lille, France

— 11/11/2013 : **Lenoir J.**, *Plant species' range shifts under 20th century climate change*, Séminaire sur invitation, ***TETRAL Workshop***, Université des sciences appliquées de Weihenstephan-Triesdorf, Freising, Allemagne

— 16/07/2013 : **Lenoir J.**, *Using vegetation databases to assess thermal variability within 1-km2 spatail units across Northern Europe*, Séminaire sur invitation, ***Climate Impacts Research Center (CIRC)***, Université d'Umeå, Abisko, Suède

— 12/10/2011 : **Lenoir J.**, *Topoclimate variability as an opportunity to stay or go not too far for species facing climate change*, Séminaire sur invitation, ***Ecoinformatics & Biodiversity Group Seminar Series***, Université d'Aarhus, Aarhus, Denmark

— 12/10/2010 : **Lenoir J.**, *Impacts of divergent glacial histories on the cross-scale species diversity patterns of European mountain plant communities*, Séminaire sur invitation, ***Center for Macroecology, Evolution and Climate***, Université de Copenhague, Copenhague, Denmark

— 21/01/2010 : **Lenoir J.**, *Impacts of a rapid climate warming event on forest plant species distribution along the elvation gradient*, Séminaire sur invitation, ***Department of Biology***, Université d'Oulu, Oulu, Finlande

8.3 Annexe III : Liste des Activités de Médiation

Ci-dessous, je liste l'ensemble des articles de vulgarisation que j'ai écrit ou co-écrit ainsi que mes interventions les plus récentes (2022) dans les médias (presse écrite et radio). Pour information, et quand cela est disponible, des liens hypertextes qui renvoient aux articles complets (cf. articles de presse et billets de blog) ou aux interventions orales (cf. radio ou podcast) sont associés à chacun des titres, indiqués en italique dans le texte.

8.3.1 Production d'Articles de Vulgarisation

— 10/2022 : **Lenoir J.**, *Avec le changement climatique, la migration silencieuse des espèces*, ***The Conversation***

— 24/02/2022 : **Lenoir J.**, *Climate change: effect on forests could last millennia, ancient ruins suggest*, ***The Conversation***

— 07-09/2021 : **Lenoir J.**, *Migration des espèces, la révolution silencieuse*, ***Le Courrier de l'UNESCO***

— 23/01/2018 : **Lenoir J.**, *Backstory of: Climate-related range shifts – a global multidimensional synthesis and new research directions*, ***Authorea***⟩

8.3.2 Intérventions en Milieu Scolaire & Grand Public

— 30/06/2022 : **Lenoir J.**, *Changement climatique : quand les espèces déménagent*, Invité par la ***Fondation Rovaltain*** à donner une conférence grand public, Cinéma Le Navire, Valence, France

— 27/11/2019 : **Lenoir J.**, *Changement de distribution des espèces en réponse au réchauffement global*, Invité par les étudiants du master AETPF de l'UPJV à parler de mes travaux lors d'un séminaire organisé par les étudiants et intitulé *Les indicateurs écologiques : témoins des changements globaux et locaux*, Université de Picardie Jules Verne, Amiens, France

— 11/10/2019 : **Lenoir J.**, *Les espèces bougent en réponse au réchauffement global du climat*, Invité, dans le cadre de la 28ème édition de la ***Fête de la science***, à présenter mes travaux de recherche auprès des classes de quatrième, Collège Gaston Vasseur, Feuquières-en-Vimeu, France

— 05/10/2019 : **Lenoir J.**, *Les espèces bougent en réponse au réchauffement global du climat*, Invité, dans le cadre de la 28ème édition de la ***Fête de la science***, à présenter mes travaux de recherche au Village des sciences, Bibliothèque Louis Aragon, Amiens, France

8.3.3 Intérventions dans les Médias en 2022

— 21/08/2022 : parution d'un article dans ***Les Dernières Nouvelles d'Alsace***, titré *Se déplacer ou s'adapter : la faune sauvage en mode survie*, suite à une interview

téléphonique de Juliette Mitoyen concernant la réponse de la biodiversité animale au réchauffement global des températures

— 21/08/2022 : parution d'un article en ligne sur le site du journal ***Le Point***, titré *Climat : le grand chamboulement*, suite à une interview téléphonique de Guillaume Grallet concernant la sécheresse de 2022 en France et ses conséquences sur la redistribution de la biodiversité terrestre

— 20/08/2022 : parution d'un article au format questions/réponses dans ***Le Dauphiné Libéré***, titré *Eté 2021 / été 2022 : l'Isère transformée par la sécheresse, vue du ciel*, suite à une interview téléphonique de Simon Marseille concernant l'interprétation d'images satellites autour de la ville de Grenoble entre l'été 2021 et l'été 2022

— 16/08/2022 : interviewé par ***Radio France Internationale*** pour répondre, en direct, aux questions d'un auditeur (Ibrahim) sur les conséquences des feux de forêts en Europe et titré *Vos questions d'actualité : Incendies en Europe, rapport de HRW au Cameroun, Pérou, ballon d'or*, émission présentée par Chantal Lorho

— 12/08/2022 : parution d'un article en ligne, au format questions/réponses sur le site de ***France Info***, titré *Sécheresse et vagues de chaleur : quelles sont les conséquences sur la biodiversité en France ?*, suite à une interview téléphonique de Rachel Rodrigues concernant la sécheresse et les canicules de 2022 en France et les conséquences sur la biodiversité

— 12/08/2022 : parution d'un article en ligne sur le site du journal ***Le Figaro***, titré *Sécheresse : quelles conséquences pour les oiseaux, les poissons, les abeilles... ?*, suite à une interview téléphonique de Clara Hidalgo concernant la sécheresse de 2022 en France et ses conséquences sur la faune sauvage

— 11/08/2022 : parution d'une retranscription en ligne sur le site de ***France Info***, titré *Plantation de chêne-liège, débroussaillement, zones humides... Comment peut-on tenter d'éviter de futurs incendies ?*, suite à une interview téléphonique de Boris Hallier concernant la reprise des incendies en Gironde

— 11/08/2022 : parution d'un article en ligne sur le site du journal ***Le Monde***, titré *La France touchée par des incendies d'une ampleur inédite*, suite à une interview téléphonique d'Adonis Leroyer concernant la reprise des incendies en France

— 21/07/2022 : parution d'un article en anglais sur le site internet de ***Radio France Internationale***, titré *France's worst wildfires in 30 years force a rethink on managing forests*, suite à une interview téléphonique d'Alison Hird concernant les incendies ravageurs en Gironde

— 20/07/2022 : parution d'un article dans le journal ***L'Opinion***, titré *Lutte contre les grands incendies de forêt : comment faire mieux ?*, suite à une interview téléphonique d'Irène Inchauspé concernant les incendies ravageurs en Gironde et suite à la visite d'Emmanuel Macron sur le site de la Teste-de-Buch

— 20/07/2022 : parution d'un article dans le journal ***La Croix***, titré *Incendies en Gironde : un écosystème à régénérer, une gestion des forêts à repenser*, suite à une interview téléphonique d'Antoine Oberdorff envoyé spécial à La Teste-de-Buch

— 20/07/2022 : parution d'un article en ligne, type billet de blog, sur le site internet de ***Vert***, titré *Demain, quelles forêts face au dérèglement du climat ?*, suite à une interview téléphonique d'Aurélie Delmas concernant les incendies ravageurs en Gironde

— 18/07/2022 : parution d'un article en ligne sur le site internet de ***France 24***, titré *Incendies en Gironde : une catastrophe écologique et une gestion des forêts à repenser*, suite à une interview téléphonique de Sebastian Seibt concernant les incendies ravageurs en Gironde

— 03/06/2022 : parution d'un article de presse dans ***Le Figaro***, titré *Les Alpes verdissent en haute altitude*, suite à une interview de Delphine Chayet concernant la publication de travaux de recherche auxquels je n'ai pas participé (Rumpf et al., 2022, Science)

— 26/04/2022 : intervention radio sur ***AirZen***, dans une chronique intitulée *Environnement : la forêt, le poumon de notre Terre*, suite à une interview de Mathieu Nougué pour parler des forêts et de leurs rôles

— 08/03/2022 : parution d'un article en ligne sur le site internet de ***Reporterre, le Quotien de l'Écologie***, titré *Le réchauffement de l'hiver fait perdre la boule à la nature*, suite à une interview d'Hortense Chauvin sur les impacts du réchauffement climatique

— 25/01/2022 : parution d'un article en ligne sur le site internet de ***France 3 Hauts-de-France***, titré *La première carte mondiale de la température des sols éditée par des chercheurs de l'université d'Anvers et d'Amiens*, suite à une interview d'Elise Ramirez pour présenter les résultats de la publication de travaux de recherche auxquels j'ai participé en tant que dernier auteur (P158)

— 20/01/2022 : parution d'un article de presse dans ***Ouest France***, titré *sPlotOpen : une base de données mondiale pour recenser les végétaux et leurs interaction*, suite à une interview de Nicolas Blandin concernant la publication de travaux de recherche auxquels j'ai participé en tant que co-premier auteur (P144)

— 19/01/2022 : parution d'un article en ligne sur le site internet de ***Reporterre, le Quotien de l'Écologie***, titré *Avec la disparition des animaux, la mort des plantes*, suite à une interview d'Hortense Chauvin sur la publication de travaux de recherche auxquels je n'ai pas participé (Fricke et al., 2022, Science)

FIGURE 80 – *Anemone nemorosa*. Photo : Jonathan Lenoir.

Résumé : La biodiversité est omniprésente dans nos vies, elle est le socle du fonctionnement de nos sociétés. Seulement, cette biodiversité est aujourd'hui menacée par de nombreuses causes toutes liées, directement ou indirectement, aux activités humaines. Parmi ces causes, il en est une qui est de plus en plus encombrante et qui fait l'objet des travaux que je présente ici : le réchauffement climatique. Pour comprendre les réponses de la biodiversité face a ce dérèglement généralisé du climat, mes travaux s'articulent autour d'un changement d'échelle selon deux points de vue ou regards. Mon premier regard est macroécologique, il m'a permis de mettre en évidence d'importants changements dans les aires de répartition des espèces. Cependant, cette dynamique de migrations massives est bien plus complexe qu'un simple déplacement vers les pôles et les sommets des montagnes, car les migrations sont conditionnées par les activités humaines. Sur terre, la fragmentation des habitats freine la migration des espèces, alors qu'en mer et dans les océans la surpêche pousse les espèces à suivre la remontée des isothermes vers les pôles. Mon second regard implique une échelle plus locale, celle des microclimats, ce qui m'a permis de comprendre à quel point les données macroclimatiques actuelles ne permettent pas de capturer les processus microclimatiques — en forêt notamment — permettant à des espèces de se maintenir dans des régions ou microrefuges où le macroclimat n'est plus favorable. Ce regard est une partie charnière de mon dossier d'Habilitation à diriger des recherches (HDR) car il fait la jonction avec mes prospectives de recherches futures sur la quantification et la spatialisation, à large échelle spatiale mais à fine résolution, des corridors thermiques au sein de la trame verte et bleue.

Abstract: Biodiversity is omnipresent in our lives, it is at the very foundation of our societies. Yet, today's biodiversity is threaten by numerous global change drivers, directly or indirectly, linked to human activities. Among these drivers, there is one that has became cumbersome over the years and the main focus of my work: climate change. To understand biodiversity responses to anthropogenic climate change my research is articulated around two main viewpoints. My first viewpoint involves macroecology and species range shifts. However, this ongoing dynamic of massive biodiversity redistribution as climate warms is far more complex than the expected unidirectional range shifts towards the poles in latitude and towards mountain summits in elevation, because species redistribution are constrained by human activities. On land, habitat fragmentation hinders species range shifts, while in the seas and oceans overfishing is pushing marine species to track the shifting isotherms towards higher latitudes. My second viewpoint implies local scales, the ones of microclimates, which made me understand that macroclimatic data cannot capture the microclimatic processes – especially so in forest ecosystems – allowing local populations to survive locally, inside microrefugia, despite unsuitable macroclimatic conditions. My interest for microclimates is at the crossroads between my once and future research niche on quantifying and mapping, across large spatial extents but fine resolutions, thermal corridors for habitat connectivity and species redistribution.