Document generated on 06/06/2025 3:10 a.m.

VertigO
La revue électronique en sciences de l'environnement

Répartition de la biodiversité en France métropolitaine : une synthèse des Atlas faunistiques

Isabelle Witté and Julien Touroult

Volume 14, Number 1, May 2014

URI: https://id.erudit.org/iderudit/1027958ar

See table of contents

Publisher(s)

Université du Québec à Montréal
Éditions en environnement VertigO

ISSN

1492-8442 (digital)

Explore this journal

Cite this article

Witté, I. & Touroult, J. (2014). Répartition de la biodiversité en France métropolitaine : une synthèse des Atlas faunistiques. *VertigO*, *14*(1).

Article abstract

Atlases are regarded as a source of data of good quality regarding the presence of species in regular geographic grids. These data are commonly used to describe the distribution of individual species in France, but were rarely assembled in a multi-taxa study to reflect biodiversity as a whole. This paper is intended as a first step towards the valuation of data from faunal atlases on French territory. In this study, seven published atlases covering 507 vertebrate species and 425 insect species were combined for analyses. Different indices designed to pinpoint biodiversity hotspots were calculated for each quadrat in a regular grid covering the whole country : species richness, rare species richness, relative rarity index and an index of contribution to the global biodiversity calculated with spatial optimisation software (Marxan). Large scale zoogeographical ensembles were defined using ordination and classification methods. Seventeen synthetic maps are provided to illustrate the large-scale patterns of French biodiversity. This work is mostly intended as a descriptive approach ; therefore, only a limited ecological interpretation is provided. The relevance of the different indices, taxonomic representativeness and possible uses of these maps of biodiversity for conservation and public information are discussed.

Tous droits réservés © Université du Québec à Montréal et Éditions en environnement VertigO, 2014

This document is protected by copyright law. Use of the services of Érudit (including reproduction) is subject to its terms and conditions, which can be viewed online.

https://apropos.erudit.org/en/users/policy-on-use/

This article is disseminated and preserved by Érudit.

Érudit is a non-profit inter-university consortium of the Université de Montréal, Université Laval, and the Université du Québec à Montréal. Its mission is to promote and disseminate research.

https://www.erudit.org/en/

Isabelle Witté et Julien Touroult

Répartition de la biodiversité en France métropolitaine : une synthèse des Atlas faunistiques

Introduction

1 L'observation de la distribution spatiale de la biodiversité est reconnue comme une étape préliminaire à la compréhension de ses déterminants et à la planification de sa conservation (Ferrier, 2002 ; Hortal et Lobo, 2006 ; Jetz et al., 2012). Alors qu'il existe différents travaux d'observation et d'analyse de la biodiversité à l'échelle des grandes régions biogéographiques européennes (Heikinheimo et al., 2007 ; Medail et Diadema, 2009 ; Svenning et al., 2011) ou ciblés sur des groupes écologiques ou taxonomiques particuliers (Keith, 2000 ; Deharveng et al., 2009), nous disposons de peu d'études globales (multi-taxa) sur les patrons de biodiversité à l'échelle de la métropole française. Une vue d'ensemble de la biodiversité pourrait permettre de réduire l'impact des biais géographiques et taxonomiques dans les analyses et permettre ainsi une meilleure compréhension et donc une gestion plus pertinente des enjeux de conservation (Hortal et Lobo, 2006).

2 La réflexion sur les indicateurs de biodiversité pouvant être appliqués à des jeux de données multisource à grande échelle, et par conséquent imparfaits, est encore largement nécessaire (Leroy et al., 2012 ; Bandeira et al., 2013 ; Jaunatre et al., 2013). Cependant, l'application des plus simples de ces indicateurs sur des bases de données de qualité permettrait d'affiner notre vision des grands patrons de biodiversité. Une importante quantité de données répondant à ces exigences de fiabilité et de validation par les experts est justement disponible en France sous la forme des atlas diffusés par l'Inventaire national du patrimoine naturel (INPN ; MNHN). Sept atlas concernant la faune de France métropolitaine ont notamment retenu notre attention pour la qualité de leurs données et le nombre de taxons représentés (entre 37 400 et 310 000 données en France métropolitaine et de 81 à 292 taxons traités).

3 Ces atlas résultent d'observations recueillies par des naturalistes selon un maillage régulier et dont la validité est examinée par des spécialistes des différents taxons (Touroult et Jolivet, 2012). Les données utilisées pour constituer les atlas peuvent être biaisées géographiquement, avec notamment une surreprésentation de la biodiversité dans les zones déjà connues pour leur richesse (Reddy et Dávalos, 2003 ; Robertson et al., 2010) ou d'accès aisé. Les inventaires utilisés pour construire les atlas peuvent également présenter des biais variables en fonction des taxons. Par exemple, les espèces cryptiques, discrètes ou ayant un cycle de vie court peuvent être sous-échantillonnées alors que les espèces rares ou patrimoniales peuvent faire l'objet de recherches plus ciblées et ainsi se retrouver surreprésentées par rapport aux espèces plus communes (Robertson et al., 1995). Dans un certain nombre de cas, ces biais peuvent être minimisés par un plan de prospection homogène (exemple des inventaires d'oiseaux nicheurs) ou par l'agrégation de plusieurs échantillonnages différents portant sur des étendues géographiques variables (mélanges d'inventaires nationaux, régionaux ou par région biogéographique) et par la répétition des inventaires dans le temps (Hortal et Lobo, 2006). Avant publication, l'expertise des données par les spécialistes des taxons permet également d'apurer ces inventaires des données manifestement discordantes (par exemple : erreurs d'identification ou de géolocalisation).

4 L'objectif général de ce travail consiste principalement à synthétiser les données issues de sept atlas de distribution de la faune que nous avons sélectionnés pour leur complétude. Nous appliquons à ces données différents indicateurs simples de biodiversité permettant une vue d'ensemble de la distribution de la faune et des « hotspots » de biodiversité animale (richesse spécifique, rareté, indice de contribution à la biodiversité). Les associations d'espèces au sein de chaque maille sont également analysées pour identifier les grands ensembles faunistiques de France métropolitaine.

Matériel et méthode

Origine et préparation des bases de données

5 Les bases de données utilisées sont celles issues des atlas publiés, dont les données sont diffusées par l'INPN et qui sont accessibles en téléchargement via le portail du GBIF (Global Biodiversity Information Facility, http://www.gbif.fr/). Les sept bases de données sélectionnées (présentées dans la table 1) sont choisies sur la base de leur complétude (nombre de données disponibles et homogénéité de la couverture géographique) et du nombre de taxons représentés (Touroult et al., 2012).

6 L'information relative aux absences, aux non-détections ou aux abondances des espèces dans les mailles reste généralement indisponible dans les atlas, ce qui restreint considérablement le champ des analyses applicables à ces données (Robertson et al., 2010). En revanche, le fait que les données intégrées dans les atlas soient agrégées selon un maillage régulier et validées par des experts permet de les considérer comme des informations fiables de présence des espèces à cette résolution (Jetz et al., 2012).

7 La large période couverte et l'ancienneté de certaines données ne sont pas considérées comme un problème dans la mesure où l'analyse porte sur la description des grands patrons biogéographiques et non sur l'interprétation de la qualité actuelle des milieux au regard de tel ou tel groupe d'espèces.

Table 1. Origine des bases de données des atlas. Les nombres de taxons et les maillages indiqués sont ceux des bases de données originales avant traitement / Sources of atlases databases. The numbers of taxa and resolutions are those of the original databases before pre-treatment.

Ouvrage	Parution	Coordinateurs	Période	Nb de taxons	Nb de données
Atlas des Mammifères sauvages de France	1984	Fayard A.	1883-1984	124	133 000
Atlas des Coléoptères Scarabeides Laparosticti de France	1990	Lumaret J.-P.	1822-1989	192	37 400
Nouvel Atlas des Oiseaux nicheurs de France	1994	Yaetman-Berthelot D. & Jarry G.	1970-1991	292	205 642
Atlas des Orthoptères et des Mantidés de France	2003	Voisin J.-F.	1880-2002	243	42 600
Les poissons d'eau douce de France	2011	Keith P., Persat H., Feunteun E. & Allardi J.	1985-2011	98	310 000
Atlas des amphibiens et reptiles de France	2013	Lescure J. & de Massary J.-C.	1974-2012	81	179 426

8 Les espèces marines (cétacés, pinnipèdes, tortues de mer…) sont retirées de toutes les bases de données, de même que les espèces classées comme introduites, douteuses ou occasionnelles dans le référentiel TaxRef V5.0. (statuts pour la France métropolitaine : B : Occasionnel, I : Introduit, dont établi, J : Introduit envahissant, M : Introduit non établi, dont domestique, D : Douteux) (Gargominy et al., 2012).

Résolution spatiale des atlas et conversion d'échelle

9 Tous les atlas (à l'exception de l'Atlas des poissons d'eau douce de France métropolitaine) sont basés sur le maillage IGN SCAN 50® qui couvre l'ensemble du territoire français métropolitain suivant des mailles d'environ 20 x 25 km. Pour permettre les analyses, l'Atlas des poissons d'eau douce de France métropolitaine, qui est originalement basé sur une grille

nationale (Lambert 93) de 10 x 10 km, a été converti au maillage IGN SCAN 50®. Pour réaliser cette conversion en corrigeant partiellement les artefacts liés aux projections différentes de ces deux maillages, la composition de chaque maille 10 x 10 km est appliquée à toutes les mailles IGN SCAN 50® contenant au minimum 25 % de la surface de la maille 10 x 10 km originale. Les doublons d'espèces qui peuvent apparaître dans les mailles IGN SCAN 50® suite à cette manipulation sont ensuite nettoyés de la base de données.

10 Cette méthode de conversion peut faire apparaître des « faux positifs » (en attribuant une présence d'espèce dans une maille où elle est en fait absente). Cependant, une méthode plus conservatrice (par exemple n'attribuant les espèces qu'à une seule maille IGN SCAN 50® contenant la plus grande partie de la maille 10 x 10 km originale) ferait apparaître de nombreuses discontinuités dans la distribution des espèces (sous la forme de mailles vides alors que l'espèce est présente dans les mailles contiguës).

11 Les bases de données finales en maillage IGN SCAN 50® contiennent 1 126 mailles couvrant l'ensemble du territoire continental et corse (contre 5 875 en maillage 10 x 10 km). Il est à noter que les mailles en bordure de la carte (frontières et côtes) peuvent représenter des surfaces terrestres plus petites que les mailles situées à l'intérieur du territoire. Certains artefacts peuvent donc apparaître puisque les données de présence des espèces sont rapportées à la maille. Ainsi, les mailles en bordure sont souvent moins riches puisqu'elles sont en réalité moins étendues en surface. Ce point n'a pas fait l'objet de correction.

Richesse spécifique

12 La richesse spécifique des mailles correspond au nombre d'espèces recensées par les atlas dans chaque maille IGN SCAN 50®. La richesse spécifique, ainsi que chacun des indicateurs suivants, reflète donc l'état des connaissances au moment de la publication des atlas et sur l'ensemble de la période couverte par chacun.

Rareté relative de l'assemblage

13 La rareté est ici considérée sous l'angle géographique (Rabinowitz, 1981), ce qui correspond à l'amplitude de la répartition du taxon en France. Un indice de rareté relative est calculé pour chaque maille de manière à représenter le poids des espèces rares dans chaque assemblage d'espèce et donc la distribution des secteurs abritant le plus d'espèces rares. Un seuil de rareté r est d'abord défini d'après la méthode décrite par Leroy et al. (2012) comme une fréquence d'occurrence en dessous de laquelle une espèce est considérée comme rare. Ce seuil est établi en tenant compte des assemblages locaux de chaque maille de manière à ce que la moyenne des proportions d'espèces rares dans les mailles soit de 25 %. Une carte (figure 3) permet de visualiser la richesse en espèces considérées comme rares en appliquant ce seuil.

14 Chaque espèce se voit ensuite attribuer un « poids de rareté » w_i, défini de façon non linéaire en fonction de sa propre fréquence d'occurrence :

$$w_i = \exp\left(-\left(\frac{Q_i}{Q_{max}} \times n + 1\right)^2\right)$$

15 Q_i est le nombre d'occurrences de l'espèce i ; Q_{max}, le nombre d'occurrences de l'espèce la plus fréquente ; et n une variable d'ajustement permettant de placer le point d'inflexion de la relation entre w_i et Q_i au niveau du seuil de rareté r défini plus tôt.

16 L'indice de rareté relative de la maille est calculé comme étant la moyenne pondérée de la rareté de chaque espèce présente.

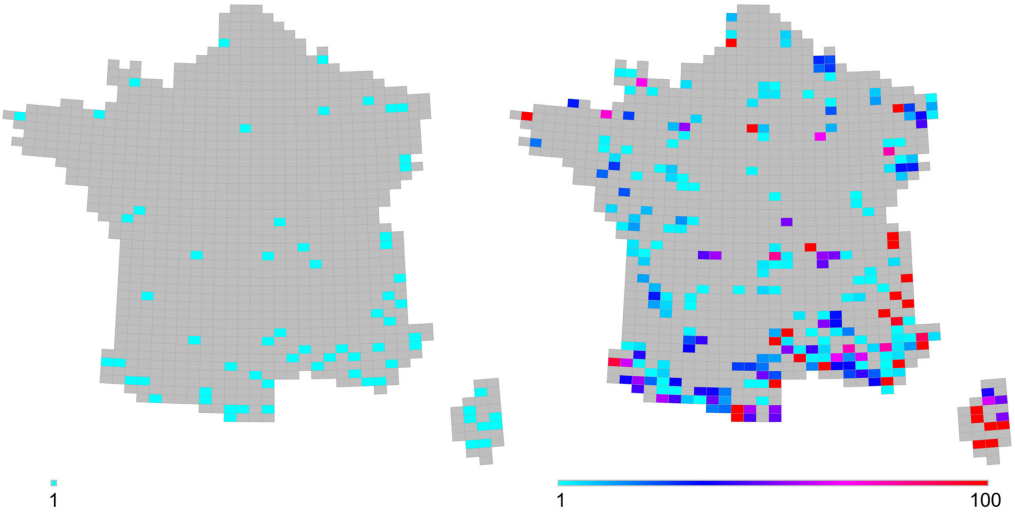
Mesure de la contribution de la maille à la biodiversité globale

17 Le logiciel Marxan est utilisé afin de définir des scores de « contribution à la biodiversité globale » (CBG) basés sur les associations d'espèces présentes dans chaque maille (Ball et al., 2009). Ce logiciel permet de créer des combinaisons de mailles permettant d'atteindre un objectif de représentation de la biodiversité à l'échelle de la métropole française tout en minimisant le nombre de mailles nécessaires pour atteindre cet objectif. Dans le cas présent, l'objectif est de créer des réseaux de mailles permettant de représenter au moins une occurrence

de chaque espèce. Cet objectif, quoique simpliste, permet de mettre en évidence des réseaux de mailles complémentaires ayant une forte contribution à la biodiversité nationale.

18 Ce processus d'optimisation est ensuite répété un nombre important de fois (100 fois) de manière à faire apparaître les différentes options de réseaux permettant d'atteindre l'objectif. La superposition des réseaux créés au cours de ces itérations permet finalement de faire émerger les mailles qui contribuent fortement à atteindre l'objectif et qui sont donc sélectionnées dans plusieurs options de réseaux. Ces mailles sont souvent caractérisées par de fortes richesses spécifiques et/ou la présence d'espèces peu fréquentes en métropole française (espèces rares et/ou endémiques). Le score de CBG de chaque maille est défini par le pourcentage du nombre d'itérations dans lequel la maille a été sélectionnée (cf. figure 1).

Figure 1. Étapes de calcul des scores de CBG avec le logiciel Marxan pour les assemblages de faune ; carte de gauche : un exemple de réseau de mailles optimal pour la représentation de la biodiversité ; carte de droite : superposition de 100 réseaux optimaux, représentation des scores de CBG pour chaque maille /Computing steps for CBG values with Marxan for fauna. Left : An example of optimal site network to represent biodiversity ; Right : Compilation of 100 optimal networks, representing the CBG scores for each site.



19 Nous avons également produit des scores de CBG pour des scénarios impliquant la conservation de 5 et 10 occurrences de chaque espèce. Ces seuils d'occurrence sont choisis de manière à refléter les critères et seuils de la liste rouge pour la qualification des espèces en danger (EN) (si l'espèce n'existe plus que dans 5 sites) et vulnérables (VU) (si l'espèce n'existe plus que dans 10 sites) (IUCN, 2001). Dans ces scénarios, les mailles abritant des espèces dont le contingent n'atteint pas 5 ou 10 mailles sont intégralement conservées.

Table 2. Paramétrage du logiciel Marxan. Les autres paramètres de Marxan sont conservés aux valeurs par défaut proposées par les développeurs / Parameters for Marxan software. Other parameters are kept at default values.

Description	Paramètre Marxan	Valeurs
Pénalité en cas de perte d'espèce	spf	1000
Coût d'intégration des mailles	cost	1
Nombre d'itérations	NUMREPS	100

Test de congruence des patrons de diversité

20 Les coefficients de corrélation de Spearman ont été calculés entre les valeurs des quatre indicateurs de diversité (richesse spécifique, richesse en espèces rares, rareté relative et CBG) pour les 1 126 mailles de manière à évaluer la congruence entre les différents patrons observés.

Matrices de distances, indice de dissimilarité

21 L'indice β_{-2} (Harrison et al., 1992 ; Koleff et al., 2003 ; Cardoso et al., 2009) est utilisé pour établir les matrices de distances de composition spécifique entre les mailles :

$$\beta_{-2} = \frac{\min(b, c)}{\max(b, c) + a}$$

22 β_{-2} est l'indice de diversité bêta entre deux mailles, a : le nombre d'espèces en commun entre les deux mailles, b : le nombre d'espèces présentes uniquement dans la première maille et c : le nombre d'espèces présentes uniquement dans la deuxième maille. Cet indice est sensible à des différences entre mailles liées à des combinaisons d'espèces différentes (remplacement des espèces d'une maille à l'autre, « turnover »), mais ne réagit pas à des différences liées à des richesses spécifiques différentes (compositions emboîtées, « nestedness »). Cet indice permet ainsi de ne pas considérer des mailles ayant des compositions spécifiques similaires, mais appauvries (compositions emboîtées) comme étant différentes (Baselga, 2010). Il est relativement robuste aux problèmes de sous-échantillonnage (Koleff et al., 2003 ; Cardoso et al., 2009).

Non-Metric Multidimensional Scaling - cadrage non métrique (NMDS)

23 Afin d'observer la distribution des mailles en fonction de leur proximité en terme de composition sans *a priori* sur la normalité ou la linéarité des données (Kreft et Jetz, 2010), la matrice de distances β_{-2} basée sur les différences de combinaisons d'espèces est ordonnée grâce à un cadrage non métrique (NMDS) (Minchin, 1987). L'ordination est ensuite ramenée à deux dimensions permettant de représenter les similitudes de composition spécifique entre les mailles par leur distance sur un plan euclidien (cf Figure 8.a.), autrement dit plus deux mailles sont proches dans ce plan, plus leurs compositions sont similaires. La position de chaque maille dans ce plan est ensuite associée à un gradient de couleurs permettant de visualiser les similarités entre mailles sur la carte de la France (cf. Figure 8b.) : deux mailles ayant des compositions proches seront rapprochées dans le plan euclidien, et seront donc représentées par des couleurs similaires sur la carte de la France. La qualité des NMDS est représentée par le stress qui est calculé comme la somme du carré des différences entre les distances évaluées par le NMDS et les distances originales (matrice de distances β_{-2}). Le stress varie entre 0 et 1, les plus petites valeurs indiquant les meilleures correspondances (Legendre et Legendre, 1998).

Déterminer les ensembles zoogéographiques : classification ascendante hiérarchique

24 Afin de définir les grands ensembles zoogéographiques, les mailles sont également classées grâce à une classification ascendante hiérarchique (CAH) (Kaufman et Rousseeuw, 1990 ; Kreft et Jetz, 2010) basée sur la même matrice de distances β_{-2} (Harrison et al., 1992) et en utilisant la méthode de Ward (Ward, 1963) comme règle d'agrégation des groupes.

25 La CAH est ensuite découpée de manière à obtenir des partitions de deux à dix groupes de mailles.

Définir les espèces caractéristiques des ensembles zoogéographiques : Indicator Value

26 La « valeur indicatrice » *Indicator Value* (IndVal) (Dufrêne et Legendre, 1997) est calculée pour chaque espèce i dans chaque groupe j et indique la spécificité de cette espèce au groupe prédéfini :

$$A_{ij} = \frac{N\,sites_{ij}}{N\,sites_{i.}}$$

$$B_{ij} = \frac{N\,sites_{ij}}{N\,sites_{.j}}$$

$$IndVal_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$$

27 $IndVal_{ij}$ étant la valeur indicatrice de l'espèce i pour le groupe j ; $Nsites_{ij}$ le nombre de sites du groupe j où l'espèce i est présente, $Nsite_{i.}$ le nombre total de mailles où l'espèce i est présente et $Nsite_{.j}$ le nombre total de mailles dans le groupe j.

28 $IndVal_{ij}$ est maximum lorsqu'une espèce i est présente dans toutes les mailles du groupe j et dans aucun autre groupe.

29 La significativité des IndVal est évaluée avec un test par permutation attribuant les mailles aléatoirement aux groupes. La valeur d'IndVal pour une espèce est considérée comme significative si elle est supérieure à 95 % des valeurs d'IndVal issues des permutations aléatoires entre les groupes (rang de classement ≤ 0,05, cf. Annexe 3). Cet indice est calculé pour chaque combinaison ij, puis l'espèce est attribuée au groupe de mailles issu de la CAH pour lequel elle a obtenu l'IndVal significatif le plus élevé.

Choix du nombre de groupe de mailles

30 Le nombre de groupes le plus pertinent pour la représentation des zones zoogéographiques est déterminé en utilisant la somme de tous les IndVal significatifs pour chacune des 9 partitions de 2 à 10 groupes. On obtient ainsi une indication de la spécificité globale des espèces à leurs groupes d'attribution. Plus cette valeur est élevée, plus les groupes choisis sont pertinents (discriminants) pour révéler les différences d'assemblages (Dufrêne et Legendre, 1997). On retiendra donc le nombre de groupes permettant d'atteindre la somme d'IndVal significatifs la plus élevée.

Logiciels

31 La gestion des bases de données, le traitement des données et les analyses statistiques sont réalisées grâce au logiciel R (R Development Core Team, 2010) et notamment aux packages ade4 (Dray et Dufour, 2007), vegan (Oksanen et al., 2011), spatstat (Baddeley et Turner, 2005), reshape (Wickham, 2012), cluster (Maechle et al., 2012), maptools (Bivand et Lewin-Koh, 2013). Toutes les opérations d'optimisation spatiale utilisées pour déterminer les scores de CGB ont été effectuées avec le logiciel Marxan (Ball et al., 2009).

Résultats : cartes commentées

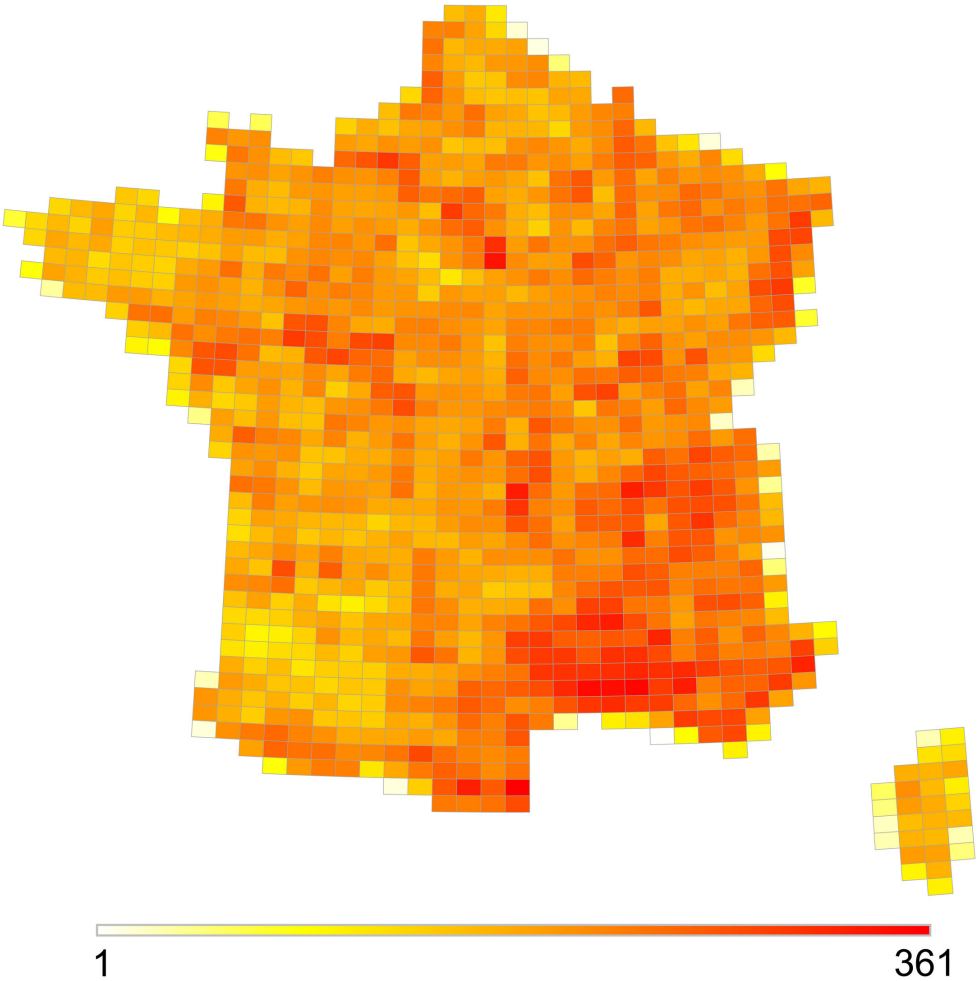
32 Les sept bases de données totalisent 932 espèces animales, dont 507 vertébrés (amphibiens : 35 espèces, mammifères : 89, oiseaux nicheurs : 282, poissons d'eau douce : 67, reptiles : 34) et 425 invertébrés (coléoptères scarabéidés laparosticti - « bousiers » : 188, orthoptères et mantes : 237). Le groupe des oiseaux qui est non seulement riche, mais aussi le plus homogène en termes de distribution spatiale représente un poids important dans les résultats. Le seuil de rareté relative est placé, par la méthode de Leroy et al. (2012), à 424 occurrences, soit 39 % de l'occurrence de l'espèce la plus commune (1 092 occurrences). Ce seuil de 424 occurrences place ainsi 731 espèces (soit 78,4 % des espèces à l'échelle nationale) en dessous du seuil de rareté relative.

Richesse spécifique

33 La richesse spécifique (Figure 2) des 7 groupes de taxons étudiés est relativement homogène à l'échelle de la France avec une richesse maximale par maille de 361 espèces. On observe un gradient décroissant du sud vers le nord, reflétant l'augmentation déjà bien documentée de la diversité avec le rapprochement de l'équateur (Gaston, 2000). La Corse échappe à ce patron général, en raison de l'insularité qui limite généralement la diversité (Orme et al., 2005). L'ouest du pays apparaît avec également une richesse plus faible. Ce phénomène a déjà été pointé à l'échelle européenne pour des taxons non étudiés ici, comme les coléoptères Buprestidae (Petitprêtre et Marengo, 2011) et Cerambycidae (Baselga, 2008). La Bretagne apparaît globalement moins riche, en raison probablement de l'effet de péninsule qui limite la colonisation de cette région (Gouverneur et Guérard, 2011). Une large zone de plaine dans le sud-ouest présente une faible diversité spécifique, une faible rareté relative et également un faible indice de contribution à la biodiversité globale. Les raisons de ce phénomène seraient

à étudier finement. L'hypothèse d'un sous-échantillonnage est plausible ; c'est notamment le cas pour les deux groupes d'insectes étudiés (Lobo et al., 1997 ; Voisin, 2003).

Figure 2. Distribution de la richesse spécifique / Distribution of species richness.

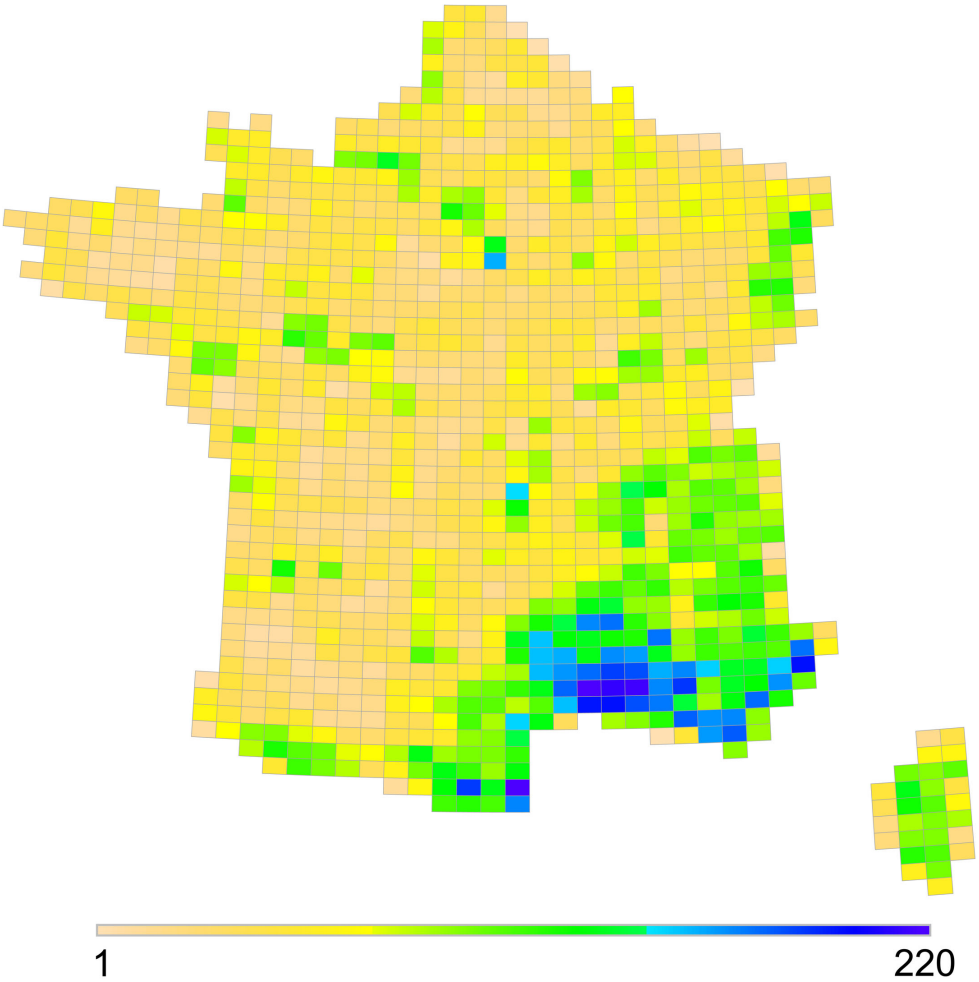


Légende : Richesse totale : 932 espèces ; minimum : 1 espèce ; maximum : 361 espèces / Total species richness : 932 species ; minimum : 1 species ; maximum : 361 species.

Rareté relative

34 La proportion élevée d'espèces considérées comme rares à l'échelle nationale (78 % des espèces) peut être causée par l'existence d'un grand nombre de mailles ayant des assemblages d'espèces relativement communes et qui forcent donc le seuil d'occurrence à être relevé pour atteindre le seuil local de 25 % d'espèces considérées comme rares en moyenne dans les assemblages. Les mailles contenant un grand nombre d'espèces considérées comme rares sont en effet largement concentrées dans la zone méditerranéenne, le reste du pays étant caractérisé par des mailles contenant peu d'espèces rares (Figure 3).

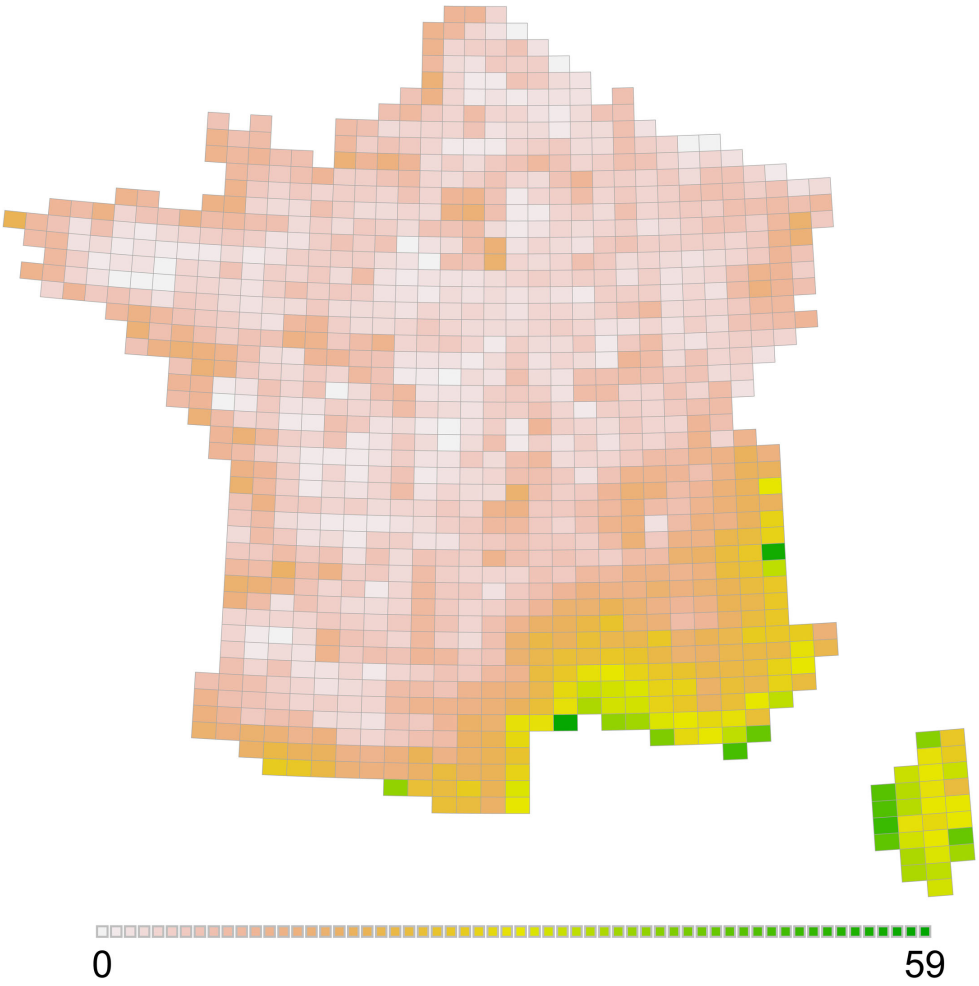
Figure 3. Distribution du nombre d'espèces considérées comme rares dans les assemblages / Distribution of rare species in species assemblies. Number of species with less than 425 occurrence sites.



35 Légende : Nombre d'espèces dont le nombre d'occurrences à l'échelle nationale est inférieur au seuil de 425 mailles défini en utilisant la méthode de Leroy et al. (2012) / Distribution of rare species in species assemblies. Number of species with less than 425 occurrence sites.

36 À l'échelle de la France, la rareté relative (Figure 4) atteint une valeur maximale de 59 sur un maximum possible de 100. Cette faible valeur est en partie expliquée par la congruence entre la distribution des mailles les plus riches (Figure 2) et celle des espèces considérées comme rares (corrélation de Spearman : $p(1124) = 0.83$, $pval < 0.001$, Table 3). Comme pour la richesse spécifique, mais de façon encore plus marquée, la zone méditerranéenne s'individualise nettement (Figure 4). Les reliefs et le littoral ressortent également. La carte laisse apparaître un léger liseré plus sombre le long de la côte de la Manche et du sud de la Bretagne, probablement imputable à la présence de colonies d'oiseaux marins nicheurs. Ces constats peuvent s'interpréter en partie par les surfaces relatives des grands secteurs : la zone méditerranéenne, les hautes montagnes et le littoral sont par essence de surface limitée. Les espèces qui leur sont associées sont donc présentes sur des surfaces plus faibles (et apparaissent donc plus rares) que les espèces associées aux plaines tempérées.

Figure 4. Distribution de l'indice de rareté relative / Distribution relative rarity index (Leroy et al., 2012).



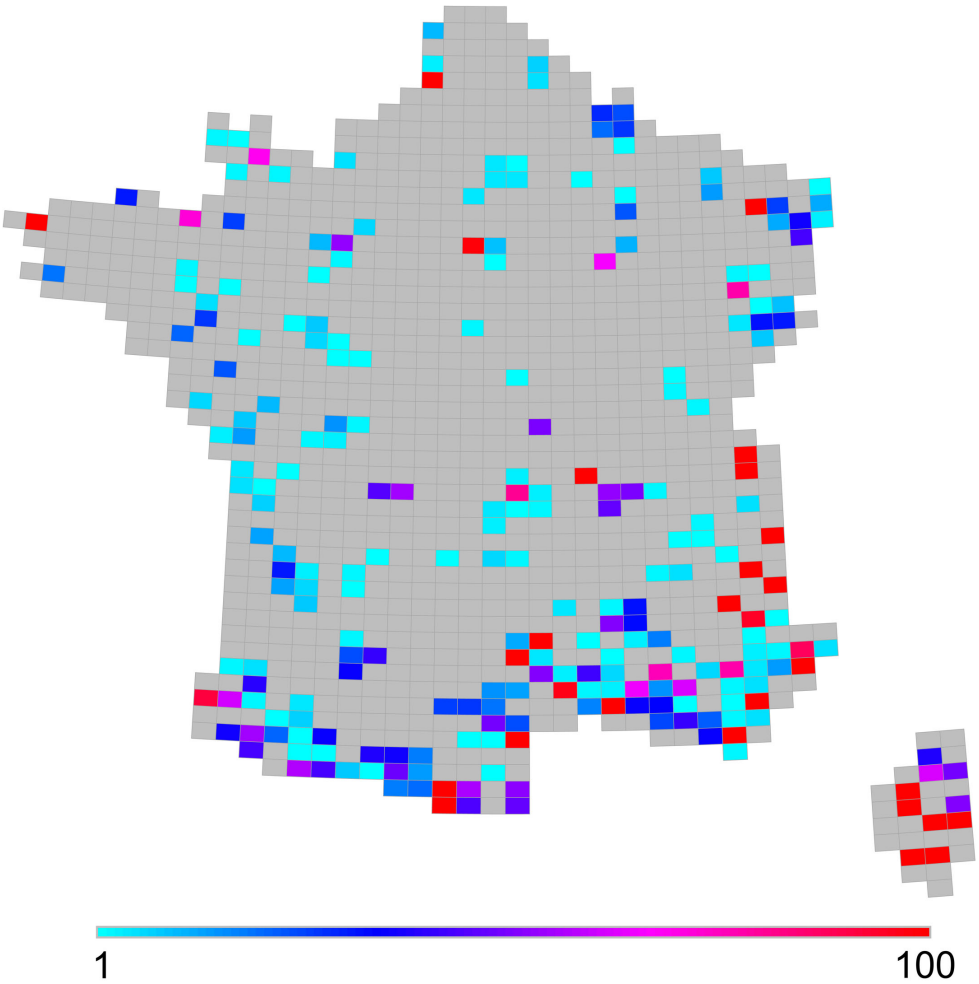
Légende : Échelle de 0 à 100, maximum effectif de 59 / Score between 0 à 100, actual maximum value : 59.

Indice de contribution à la biodiversité globale (CBG)

37 Les distributions du score de contribution à la biodiversité globale pour 1, 5 et 10 occurrences (respectivement Figure 5, Figure 6 et Figure 7) mettent en avant une zone de forte contribution globale dans le sud-est de la France, de l'ensemble de la zone méditerranéenne dont la Corse ainsi que dans les massifs montagneux (Pyrénées et Alpes) et leur piémont. Ceci est cohérent avec le fait que la zone méditerranéenne correspond à un des « hotspots » de biodiversité mondiale, avec une faune et une flore à fort taux d'endémisme (Myers et al., 2000). Le sud des Alpes a constitué un refuge important lors des dernières glaciations (Petit et al., 2002 ; Medail et Diadema, 2009). Avec les Pyrénées, ils hébergent actuellement de nombreuses espèces endémiques parmi les taxons peu mobiles (Deharveng et al., 2000). Les Vosges et l'Alsace se démarquent aussi, certainement en raison de la présence d'espèces d'Europe centrale en limite de répartition. Le tracé de la Garonne apparaît également dans les cartes de CBG, certainement en raison de la présence de poissons migrateurs peu répandus. À l'inverse, de vastes zones de plaine du centre et du nord de la France présentent un CBG nul, c'est-à-dire qu'ils abritent des cortèges d'espèces présentes un peu partout. Ceci traduit l'homogénéité des fonds de faune de cette vaste zone pour les taxons considérés.

Figure 5. Scores de contribution à la biodiversité globale (CBG) des mailles pour l'objectif d'1 occurrence de chacune des 932 espèces /

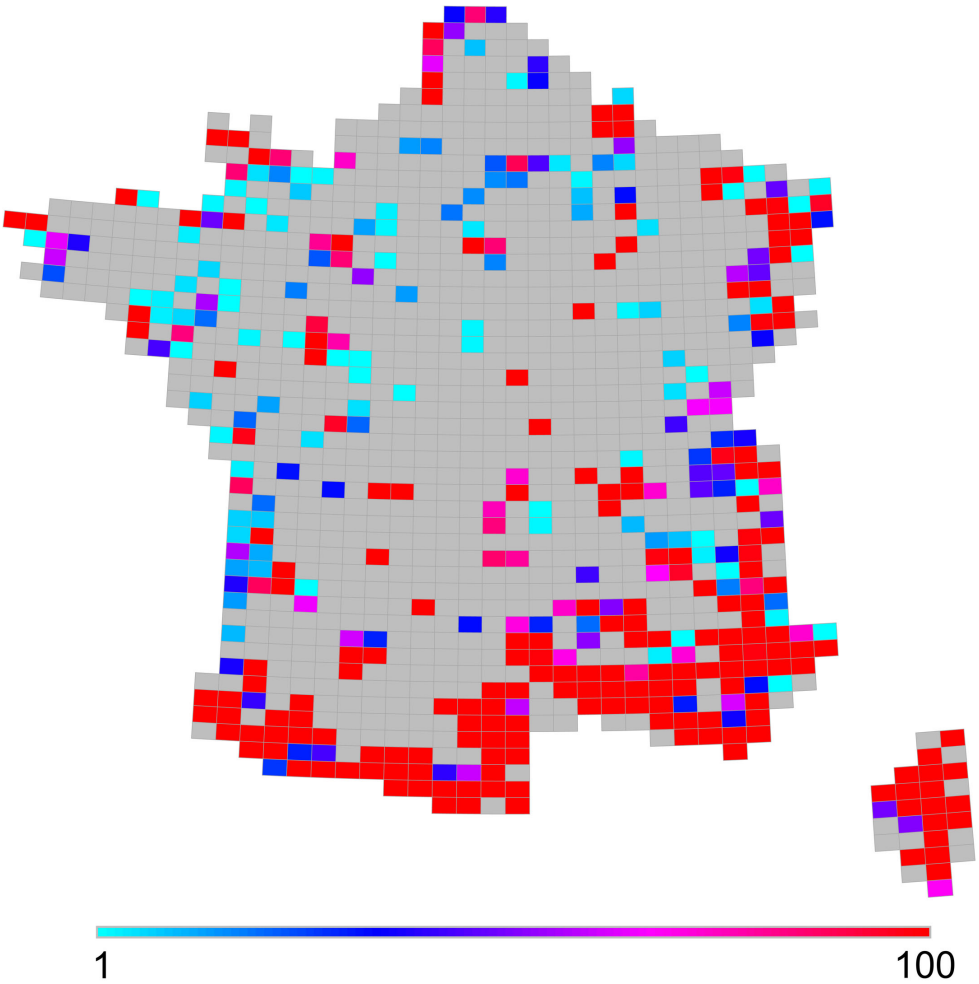
Contribution to global biodiversity (CBG) of sites for the objective of 1 occurrence for each of the 932 species.



Légende : Nombre de mailles par réseau : 65 à 69 / Number of sites per network : 65 to 69.

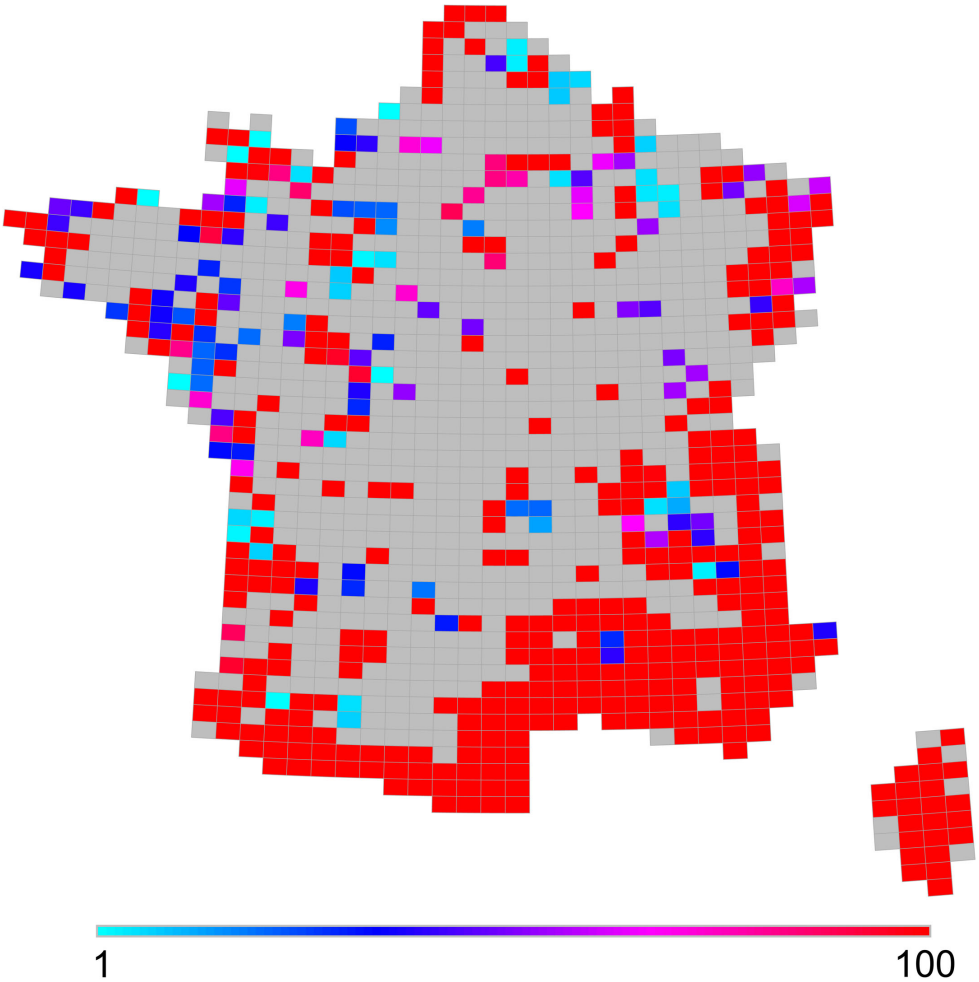
Figure 6. Scores de contribution à la biodiversité globale (CBG) des mailles pour l'objectif de 5 occurrences de chacune des 932 espèces /

Contribution to global biodiversity (CBG) of sites for the objective of 5 occurrences for each of the 932 species.



Légende : Nombre de mailles par réseau : 251 à 257 / Number of sites per network : 251 to 257.

38 Figure 7. Scores de contribution à la biodiversité globale (CBG) des mailles pour l'objectif de 10 occurrences de chacune des 932 espèces / Contribution to global biodiversity (CBG) of sites for the objective of 10 occurrences for each of the 932 species.



39 Légende : Nombre de mailles par réseau : 406 à 408 / Number of sites per network : 406 to 408.

Congruence entre les indicateurs de biodiversité

40 Les différents patrons observés sur ces cartes sont relativement congruents (Table 3). C'est en partie explicable par la construction même de l'indice de CBG qui prend en compte à la fois la richesse et la rareté pour définir la contribution des mailles. Des discordances apparaissent entre la richesse et le CBG, en Corse et dans l'ouest des Pyrénées où la richesse spécifique est modérée, mais le CBG très élevé en raison de la présence de nombreuses espèces endémiques (Corse) où d'espèces ibériques en limite de répartition (Pyrénées atlantiques).

Table 3. Valeurs des corrélations de Spearman entre les indicateurs de biodiversité. p : Coefficient de corrélation de Spearman entre les valeurs des différents indices pour 1 126 mailles (df = 1124) ; pval : p-value du test de significativité pour le coefficient de Spearman.

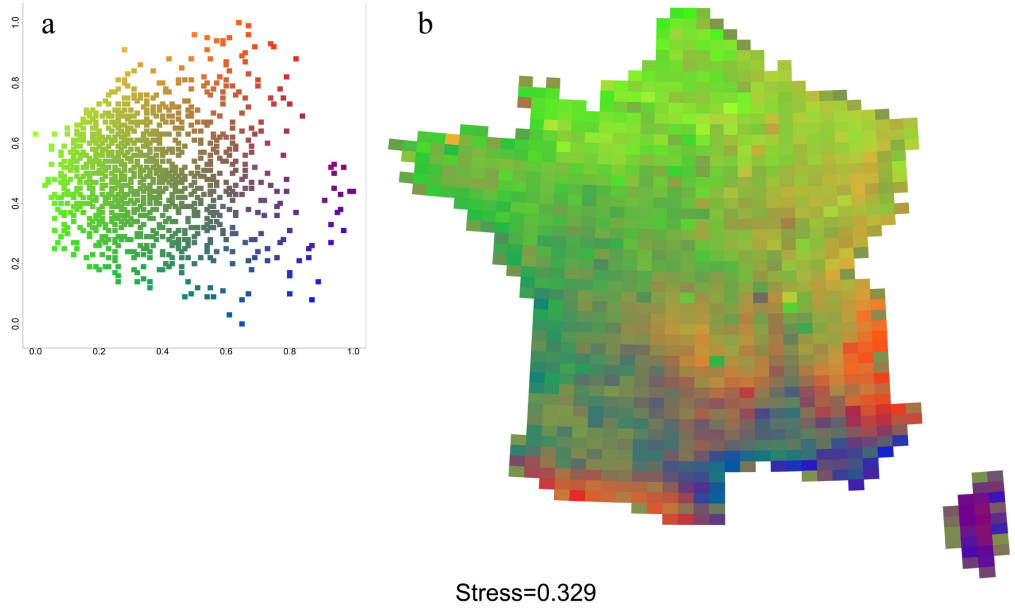
Table 3. Spearman's rank correlation values between biodiversity indicators. p: Spearman's rank correlation value for 1126 sites (df = 1124) ; pval : p-value for significance test on Spearman's coefficient.

	Richesse des espèces rares	**Indice de rareté relative**	**Contribution à la biodiversité globale (objectif : 1 occurrence)**
Richesse spécifique	p = 0.83	p = 0.49	p = 0.30
	pval < 0.001	pval < 0.001	pval < 0.001
Richesse des espèces rares		p = 0.84	p = 0.42
		pval < 0.001	pval < 0.001
Indice de rareté relative			p = 0.44
			pval < 0.001

Approche exploratoire pour la définition des grandes zones faunistiques

41 La NMDS (Figure 8.a.) met principalement en évidence un groupe cohérent de mailles (nuances de vert) pouvant être associées à des assemblages d'espèces typiques des plaines. Ces assemblages forment un gradient progressif allant de la façade atlantique jusqu'aux zones plus continentales à l'est (Figure 8.b.). Deux ensembles de mailles se détachent nettement de ce groupe, d'une part les mailles en nuances d'orange dans la NMDS et qui apparaissent dans les zones montagneuses (Pyrénées, Alpes et Massif Central) sur la carte, et d'autre part les mailles bleues et mauves qui correspondent respectivement aux assemblages d'espèces méditerranéennes et de Corse.

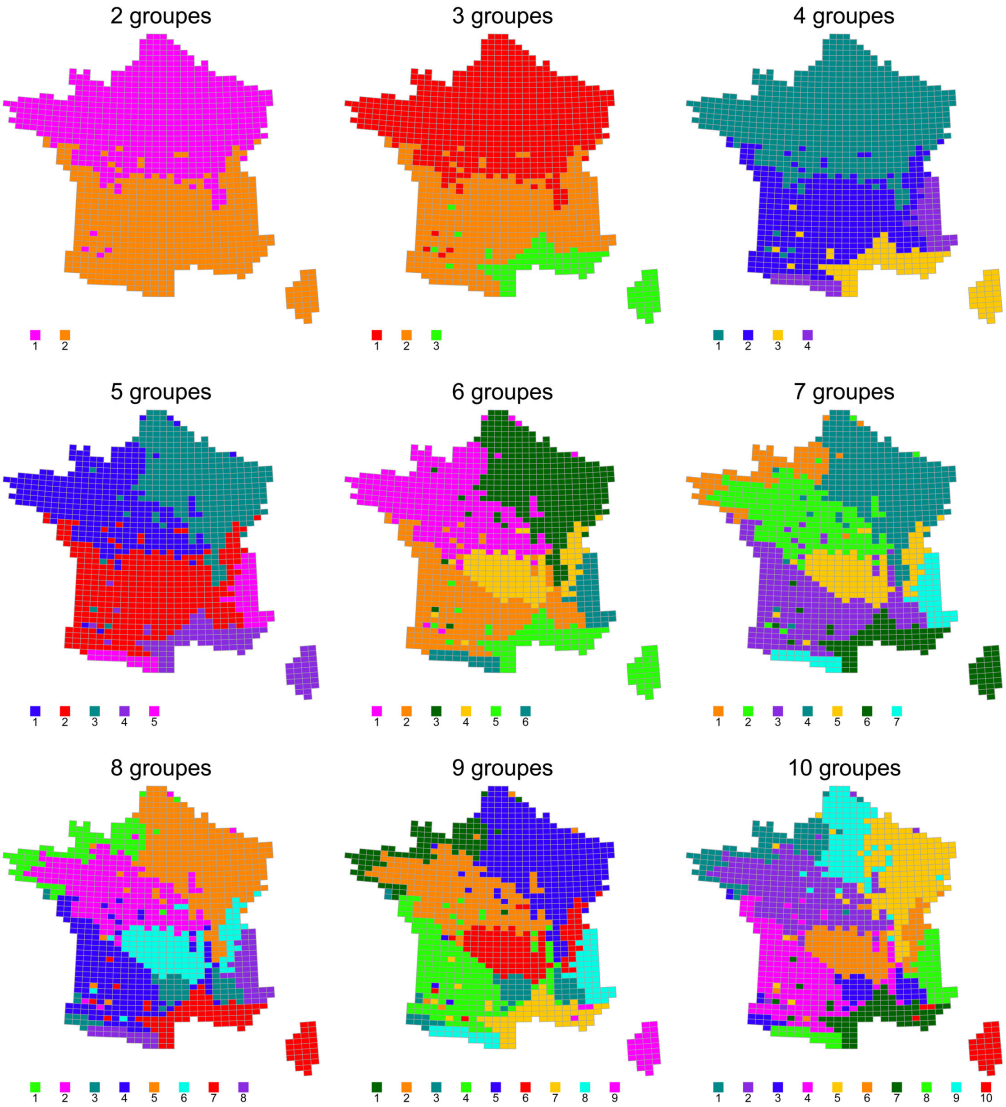
Figure 8. (a). NMDS des mailles basé sur leur composition faunistique, stress = 0.329 ; (b) : Carte de distribution des distances de composition entre mailles telles que définies par le NMDS / (a) NMDS of sites based on faunal composition, stress = 0.329 ; (b) : Distribution map of compositional distances between sites as computed by NMDS.



Légende : Les couleurs représentent la position de chaque maille dans le NMDS (a), les mailles représentées par des couleurs similaires sur la carte (b) ont des compositions spécifiques proches / Colors represent the location of sites in NMDS space (a), sites with similar colors on the map (b) have similar species compositions.

Détermination de grands ensembles zoogéographiques

Figure 9. Évolution de la classification des mailles en fonction du nombre de groupes zoogéographiques / Classification of sites with an increasing number of zoogeographic ensembles.

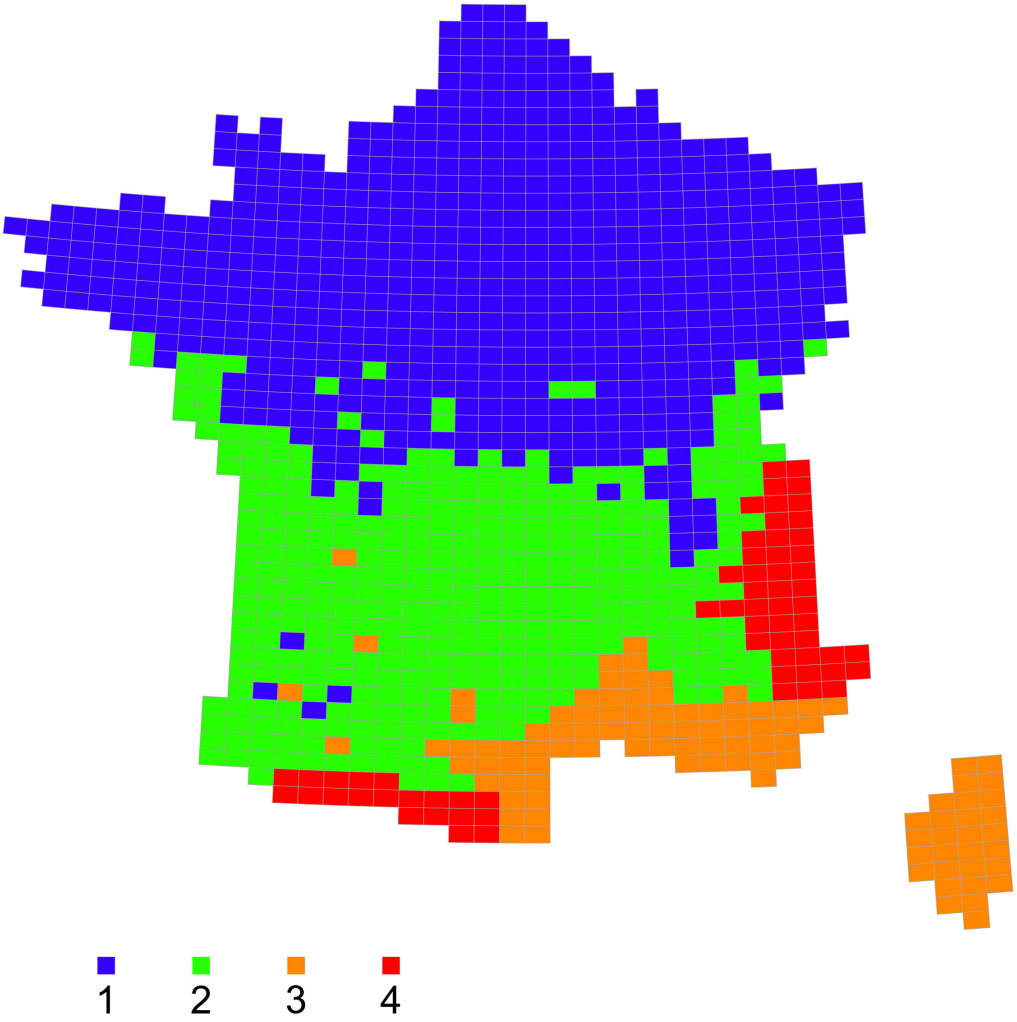


42 L'organisation spatiale des grands ensembles zoogéographiques issus de la CAH en augmentant le nombre de groupes (Figure 9 et dendrogramme en Annexe 1) révèle une première séparation des assemblages d'espèces selon un axe nord-sud à la hauteur de la Loire. Les mailles méditerranéennes (côte méditerranéenne et corse) s'individualisent ensuite, suivies des mailles de montagne (Pyrénées et Alpes). Par la suite (pour 5 groupes), les mailles à tendance océanique de la moitié nord se distinguent de celles à tendance plus continentale. De 6 à 10 groupes, des variations plus fines de composition continuent à apparaître avec notamment les mailles de moyenne montagne (Massif Central et Jura) puis une distinction entre les mailles réellement côtières de Bretagne et de Normandie et les mailles à tendance océanique situées plus dans les terres. On peut également noter la distinction entre la Corse et les mailles côtières méditerranéennes à partir de 9 groupes.

43 Le maximum de spécificité des espèces à leurs groupes (maximum de la somme des « valeurs indicatrices » IndVal, pour une partition de la classification) est atteint pour 4 groupes de mailles ($\sum$ IndVal = 17 009 ; *cf.* valeurs pour les autres regroupements en Annexe 2 et les listes des 20 espèces les plus associées à chaque groupe en Annexe 3). Ce découpage en 4 grands groupes de mailles (Figure 10) peut donc être considéré comme le plus synthétique des grands assemblages faunistiques à l'échelle de la métropole. Les cartes tirées des classifications pour

l'ensemble des invertébrés et des vertébrés ainsi que pour chacun des sept taxons de l'analyse sont également fournies en annexes (Annexe 4 et Annexe 5).

Figure 10. Carte de la distribution des 4 ensembles zoogéographiques les plus discriminants / Distribution of the 4 most meaningful zoogeographic ensembles.



Discussion

Qualité des données utilisées et sensibilité des indices

44 Les différents atlas utilisés, tout en étant les plus complets disponibles, montrent des disparités susceptibles d'affecter les résultats. Par exemple, les oiseaux nicheurs constituent le taxon le plus riche (282 espèces) et exercent probablement un effet de levier important sur les résultats. Les mailles les plus riches peuvent par exemple être très riches en oiseaux, mais pauvres du point de vue des autres taxons. D'autre part, bien que le taxon des orthoptères soit également diversifié (237 espèces), l'atlas les concernant est basé sur une des plus petites bases de données (42 600 données contre 205 642 pour les oiseaux), ce qui suggère une sous-prospection biaisée géographiquement et donc un déficit de connaissance de la distribution spatiale de ces espèces (« wallacean shortfall ») (Lomolino et Heaney, 2004). C'est aussi le cas pour l'autre groupe d'insectes, les bousiers (coléoptères scarabéides laparosticti), où seuls environ 20 % des secteurs sont estimés comme bien à très bien échantillonnés (Lobo et al., 1997). Ces limites seront probablement récurrentes pour les invertébrés, le nombre d'observateurs mobilisables restant limité (« public dilemma ») (Cardoso et al., 2011).

45 La richesse spécifique est un indicateur particulièrement sensible à ces deux exemples de biais. Les « hotspots » identifiés par la richesse risquent de ne concerner que les groupes les plus riches et uniformément prospectés. Pour les taxons moins uniformément prospectés comme les orthoptères, la mesure de richesse spécifique ne serait finalement valide qu'à une échelle

supérieure (département ou plus grandes mailles (Lobo et al., 1997)). Bien que ce ne soit pas manifeste dans nos résultats, à large échelle, le patron de richesse est généralement déterminé par la masse des espèces communes plutôt que par les espèces rares (Lennon et al., 2004 ; Heegaard et al., 2013). De plus, l'endémisme, aspect clé en matière de conservation, est peu corrélé à la richesse (Orme et al., 2005 ; Lamoreux et al., 2006). La richesse est certainement l'indice le plus simple à comprendre pour le public, mais pour les raisons évoquées plus haut, c'est aussi le plus biaisé et le moins utile pour la conservation. Nous conseillons de ne jamais l'utiliser seul. L'apport de l'indice de rareté relative et du score de contribution à la biodiversité globale (CBG) permet dans une certaine mesure de compenser ces lacunes en remettant en évidence les espèces peu fréquentes dans l'échantillonnage (Balletto et al., 2009). Les espèces facilement détectables et donc observées dans un grand nombre de mailles apparaissent comme moins rares selon l'indice de rareté relative, et sont également moins susceptibles de justifier à elles seules l'intégration d'une maille dans un des réseaux de mailles complémentaires utilisée pour le calcul du score de CBG.

46 Au contraire, les mailles contenant des espèces peu détectables auront tendance à être intégrées dans le réseau et à augmenter le score de CBG puisque leur présence est plus critique pour la représentation de l'ensemble des espèces. Ceci aura le même type d'effet sur l'indice de rareté relative tel qu'il est calculé ici (Leroy et al., 2012). Il est à noter que l'indice de rareté relative n'est pas relié au statut de protection des espèces ; par exemple, les espèces communes, mais peu détectables peuvent se voir accorder un poids de rareté plus élevé que des espèces considérées comme étant en danger et ayant été prospectées finement.

47 Le score de CBG est issu d'une méthode permettant de développer des réseaux de sites complémentaires pour la conservation des espèces et des habitats (Ball et al., 2009). En l'absence de règle de priorité entre les espèces, cette méthode produit donc une image de la biodiversité basée sur les assemblages d'espèces et leur complémentarité. Les biais de sous-représentation qui peuvent exister pour certaines espèces n'invalident pas complètement ces cartes qui remplissent l'objectif de conservation fixé. Cependant, ces biais les rendent plus restrictives en réduisant le nombre de choix de mailles disponibles pour représenter l'ensemble de la biodiversité (Rondinini et al., 2006). La carte de CBG est certainement la carte la plus informative et synthétique sur les enjeux de conservation, mais c'est aussi la plus complexe à comprendre pour le public. Les informations sur la richesse et la rareté sont utiles pour interpréter le CBG. Comme l'indiquent Funk & Fa (2010) il nous semble utile de considérer simultanément plusieurs cartes qui insistent sur différents aspects de la diversité des espèces.

Représentativité taxonomique et cohérence des cartes

48 De nombreux travaux montrent qu'il existe une certaine congruence dans la répartition des groupes taxonomiques, mais que celle-ci est imparfaite et généralement plus forte entre groupes apparentés (Rodrigues et Brooks, 2007). De ce fait, les ensembles zoogéographiques peuvent être différents selon les taxons étudiés (Annexe 4 et Annexe 5). Cette congruence est par ailleurs variable suivant l'échelle considérée, par exemple dans le cas des oiseaux, elle diminue quand le grain d'analyse devient fin (Eglington et al., 2012). Ces différents constats impliquent qu'on ne peut se satisfaire d'un seul groupe taxonomique pour représenter la biodiversité à une échelle donnée et qu'une approche associant des espèces issues de plusieurs groupes taxonomiques est pertinente pour la conservation de l'ensemble de la biodiversité (Manne et Williams, 2003). Bien que notre travail utilise de nombreuses espèces dans plusieurs groupes taxonomiques, y compris des invertébrés, il reste tributaire des données disponibles toujours fortement biaisées en faveur des vertébrés, et en particulier des oiseaux. Manne et Williams (2003) ont montré que les espèces à faible mobilité et à aire de répartition restreinte étaient les plus informatives des patrons généraux utilisables pour la conservation. Notre travail surreprésente les vertébrés assez mobiles (à l'exception notable des amphibiens et des reptiles) et sous-représente les invertébrés, généralement moins mobiles. Sans être réellement discordantes, les cartes obtenues montrent un gradient beaucoup moins prononcé que celles issues d'un travail sur les invertébrés endémiques peu mobiles (Deharveng et al., 2000), où

toute la biodiversité est concentrée dans les zones refuges du sud des Alpes, du sud du Massif Central et des Pyrénées, le reste de la France étant quasiment « vide ».

Utilisations et perspectives

49 Pour un usage en matière de conservation, afin d'optimiser les choix de sites, le travail à l'échelle des limites administratives génère un net effet de bord en raison de la limitation des options spatiales (Moilanen et al., 2013). Avec des indices comme l'indice de rareté ou le CBG, les zones frontalières ont plus de chances de ressortir (exemple Figure 6) quand on adopte une analyse par entité administrative. En effet, une espèce en limite d'aire apparaît mécaniquement comme un enjeu de conservation (faible aire de répartition) alors qu'elle peut être très répandue dans les pays voisins. Par exemple, plusieurs espèces méditerranéennes sont identifiées comme rares à l'échelle de la France parce que le biome méditerranéen est peu étendu sur le territoire français. Ces espèces ne sont cependant pas rares dans le biome méditerranéen. Trois solutions sont envisageables pour corriger ce biais : considérer un périmètre plus large englobant les pays voisins, mais cela pose la question de la disponibilité des données, effectuer une pondération selon un indice de responsabilité patrimoniale de la France vis-à-vis de l'espèce (Schmeller et al., 2008), ou intégrer au sein de l'indice de rareté une pondération multi-échelle rendant compte à la fois du niveau de rareté des espèces à l'échelle nationale et du niveau de rareté des espèces à l'échelle de leur domaine biogéographique (Leroy et al., 2013).

50 Les classifications (CAH et NMDS) présentées ici pourraient ouvrir la voie à des travaux plus approfondis pour mieux comprendre les déterminants des groupes faunistiques que nous avons identifiés. Ces cartes pourraient être comparées à différentes cartes à l'échelle de méta-régions (Medail et Diadema, 2009) ou à l'échelle européenne (Heikinheimo et al., 2007 ; Flojgaard et al., 2011) ou de classifications biogéographiques basées sur des variables environnementales (Metzger et al., 2005) et sur les communautés végétales.

51 L'influence des espèces endémiques, rares ou en limite d'aire de répartition sur les différents indices présentés ici et sur la classification des mailles pourrait également être évaluée. La définition de la rareté de Leroy et al. (2012) ainsi que différents travaux portant sur l'évaluation de la responsabilité patrimoniale des pays pour la conservation des espèces (Schmeller et al., 2008) pourraient servir de point de départ à cette réflexion. Par la suite, le score de CBG et les classifications pourraient être recalculés en intégrant d'autres critères de patrimonialité (Arponen, 2012), par exemple la responsabilité patrimoniale de la France vis-à-vis des espèces prises dans leur entièreté ou le niveau d'endémisme mondial des espèces. Ces cartes thématiques pourront être utilisées plus directement par les experts pour visualiser les grands enjeux de conservation de la biodiversité (Balletto et al., 2009 ; Bacchetta et al., 2012) et d'aménagement du territoire (Robert et al., 2012) en France. Les différents indices générés peuvent aussi être mis en relation avec le réseau d'espaces protégés, avec pour objectif d'évaluer de façon globale le positionnement des espaces protégés par rapport aux différents enjeux de biodiversité.

Conclusions

52 S'appuyant sur un large panel de taxons, cette approche descriptive permet d'observer les patrons de biodiversité globaux, sans passer par une extrapolation à partir d'un petit groupe d'espèces. Cependant, les données d'atlas utilisées dans le cadre de ce travail souffrent encore d'un certain déséquilibre entre les taxons de vertébrés mobiles et les taxons, notamment d'invertébrés, peu mobiles et plus difficiles à détecter. La représentation de ces espèces mériterait d'être largement renforcée en intégrant d'autres sources de données sur les invertébrés. D'autre part, l'intégration de taxons de la flore à ce type d'analyse, ou la confrontation de ces résultats à ceux issus d'un panel de taxons végétaux, pourraient également contribuer à mieux représenter et comprendre les grands patrons de biodiversité.

53 Une première interprétation des cartes produites souligne également l'intérêt d'utiliser plusieurs métriques de biodiversité, en gardant à l'esprit que la richesse spécifique est la plus sensible à la qualité des données et une des moins informatives en termes d'intérêt patrimonial. La question de la qualité des données (complétude, qualité de la prospection, fiabilité), notamment dans le cas de l'intégration de sources autre que les atlas, est également

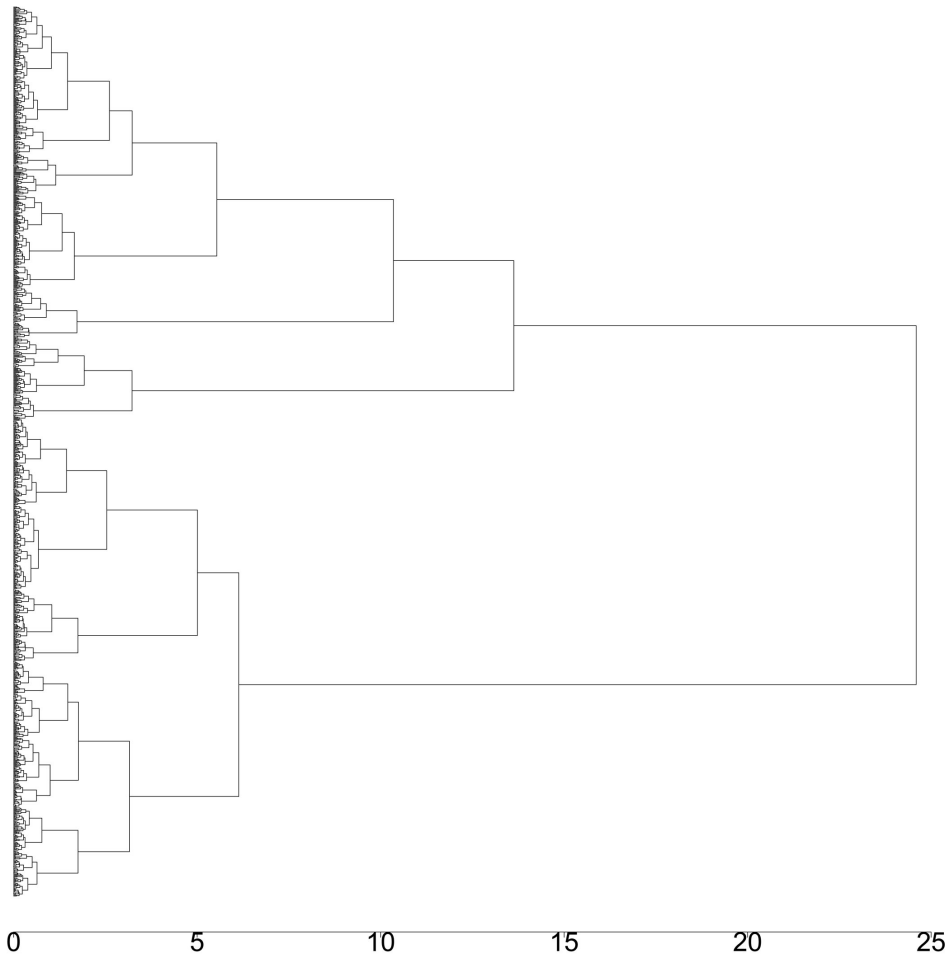
un champ d'amélioration majeur de ce type de travaux à large échelle tant spatiale que taxonomique (Romo Benito et García-Barros, 2005). Dans le futur, il faudrait pouvoir associer des cartes probabilistes à ces cartes de biodiversité (Rocchini et al., 2011).

54 Enfin, les approches analytiques présentées ici, notamment le CBG, sont souvent utilisées pour des schémas stratégiques et raisonnés de conservation (Margules et Pressey, 2000). Ce sont des outils incontournables, mais, notamment dans le contexte français, de tels schémas ne sont pas applicables directement. En effet, la demande sociétale porte aussi sur des espaces naturels proches des citoyens. Même si certains secteurs (du nord et du centre par exemple) n'ont qu'une très faible contribution à la conservation de la biodiversité globale, il semble difficile pour autant de s'en désintéresser. En définitive, ces analyses techniques viennent simplement éclairer un choix qui appartient à la société.

Remerciements

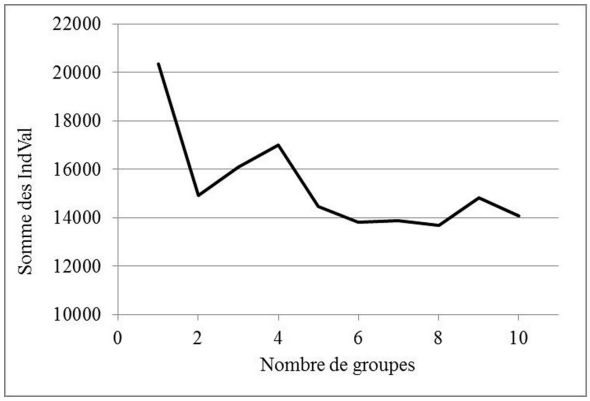
55 Nous remercions le Pôle système d'information du Service du patrimoine naturel au Muséum national d'histoire naturelle pour la mise à disposition et le traitement initial des bases de données, Jean-Philippe Siblet et Laurent Poncet pour leur soutien bienveillant ainsi que Vincent Graffin et la Direction déléguée au développement durable, à la conservation de la nature et à l'expertise (*DDCNE*) pour le financement de la phase d'analyse et le Labex BCDiv (Diversités biologiques et culturelles : Origines, Évolution, Interactions, Devenir) pour le financement de la phase de rédaction de cet article. Nous remercions également les deux réviseurs pour leurs commentaires et appréciations.

Annexe 1. Dendrogramme de la classification ascendante hiérarchique des mailles selon leur composition faunistique / Dendrogramme of Hierarchical Ascendant Classification of sites according to their faunal composition.



Annexe 2. Évolution de la somme des IndVal en fonction du nombre de groupes défini dans la CAH. Le nombre de groupe zoogéographique optimal est défini comme celui pour lequel la somme des IndVal est la plus élevée. Pour l'ensemble des taxons, la partition en 4 groupes de mailles représente le découpage

optimal / Sums of IndVal with an increasing number of zoogeographic ensembles. The optimal number of zoogeographical ensembles has the highest sum of IndVal, in this case : 4 zoogeographic ensembles.



Nombre de groupes	Somme des IndVal
1	20346.51
2	14930.28
3	16090.39
4	**17009.41**
5	14472.75
6	13827.73
7	13878.08
8	13689.63
9	14829.89
10	14076.26
Nombre d'espèces	932

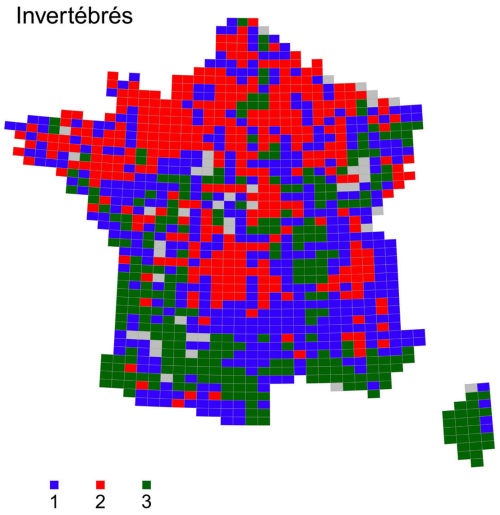
Annexe 3. Listes des 20 espèces les plus indicatrices de chaque groupe. IndVal : la valeur indicatrice de l'espèce pour le groupe auquel elle est attribuée ; Rang : la probabilité issue du test de permutation que l'espèce ait été attribuée au groupe par hasard / List of the 20 best indicator species for each zoogeographical ensemble. IndVal : the indicator value of the species for its attributed ensemble ; Rang : the permutation test probability that the species was attributed to its ensemble by chance.

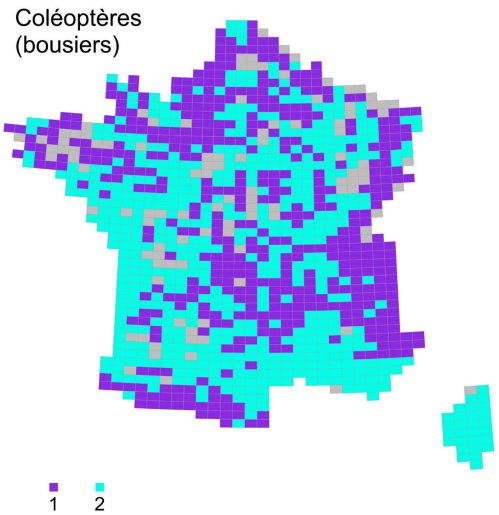
Groupe 1 : Moitié nord de la France			
Nom latin	**Taxon**	**IndVal**	**Rang**
Corvus frugilegus	Oiseaux	73.67	0.01
Phylloscopus trochilus	Oiseaux	72.61	0.01
Emberiza schoeniclus	Oiseaux	69.98	0.01
Perdix perdix	Oiseaux	67.10	0.01
Triturus cristatus	Amphibiens	63.56	0.01
Vanellus vanellus	Oiseaux	63.10	0.01
Locustella naevia	Oiseaux	62.68	0.01
Lissotriton vulgaris	Amphibiens	62.18	0.01
Fulica atra	Oiseaux	62.09	0.01
Phylloscopus sibilatrix	Oiseaux	61.21	0.01
Acrocephalus schoenobaenus	Oiseaux	60.17	0.01
Anthus pratensis	Oiseaux	59.36	0.01
Ichthyosaura alpestris	Amphibiens	59.27	0.01
Emberiza citrinella	Oiseaux	59.11	0.01
Acrocephalus scirpaceus	Oiseaux	59.09	0.01
Pyrrhula pyrrhula	Oiseaux	58.42	0.01
Tachybaptus ruficollis	Oiseaux	58.37	0.01
Anas platyrhynchos	Oiseaux	58.36	0.01
Sylvia borin	Oiseaux	58.26	0.01
Corvus monedula	Oiseaux	58.15	0.01
Groupe 2 : Centre de la France			
Nom latin	**Taxon**	**IndVal**	**Rang**
Circaetus gallicus	Oiseaux	43.55	0.01
Natrix maura	Reptiles	42.25	0.01
Hierophis viridiflavus	Reptiles	42.01	0.01
Milvus migrans	Oiseaux	41.98	0.01
Phylloscopus bonelli	Oiseaux	38.22	0.02
Vipera aspis	Reptiles	37.32	0.01
Alectoris rufa	Oiseaux	36.08	0.02
Leuciscus burdigalensis	Poissons	31.69	0.01
Emberiza cia	Oiseaux	30.33	0.01
Gobio alverniae	Poissons	30.01	0.01

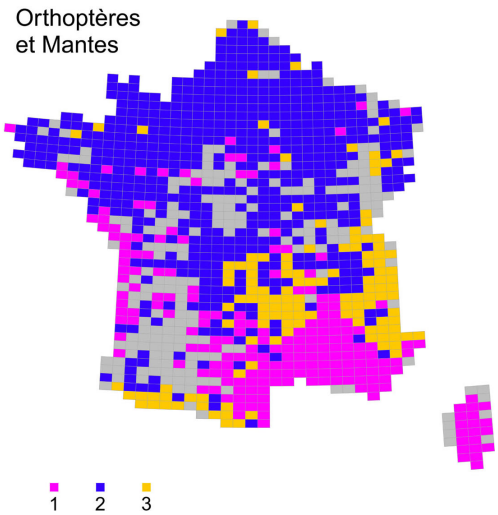
Hyla meridionalis	Amphibiens	29.68	0.01
Lanius senator	Oiseaux	28.44	0.02
Cinclus cinclus	Oiseaux	27.80	0.01
Triturus marmoratus	Amphibiens	27.03	0.01
Gobio occitaniae	Poissons	25.83	0.01
Genetta genetta	Mammiferes	24.65	0.01
Ptyonoprogne rupestris	Oiseaux	22.88	0.01
Corvus corax	Oiseaux	22.55	0.01
Petronia petronia	Oiseaux	22.13	0.01
Otus scops	Oiseaux	20.31	0.05
Groupe 3 : Pourtour méditerranéen et Corse			
Nom latin	**Taxon**	**IndVal**	**Rang**
Sylvia melanocephala	Oiseaux	59.18	0.01
Tarentola mauritanica	Reptiles	59.03	0.01
Copris hispanus	Coléoptères	54.09	0.01
Monticola solitarius	Oiseaux	48.78	0.01
Suncus etruscus	Mammiferes	45.44	0.01
Bubas bison	Coléoptères	43.34	0.01
Euonthophagus amyntas	Coléoptères	42.56	0.01
Sylvia cantillans	Oiseaux	40.94	0.01
Rhinechis scalaris	Reptiles	40.17	0.01
Malpolon monspessulanus	Reptiles	40.14	0.01
Psammodromus hispanicus	Reptiles	40.11	0.01
Thorectes intermedius	Coléoptères	39.99	0.01
Onthophagus opacicollis	Coléoptères	39.47	0.01
Liza aurata	Poissons	38.19	0.01
Chalcides striatus	Reptiles	38.03	0.01
Scarabaeus typhon	Coléoptères	37.14	0.01
Bubas bubalus	Coléoptères	36.44	0.01
Clamator glandarius	Oiseaux	35.51	0.01
Scarabaeus laticollis	Coléoptères	35.07	0.01
Testudo hermanni	Reptiles	34.95	0.01
Groupe 4 : Alpes et Pyrénées			
Nom latin	**Taxon**	**IndVal**	**Rang**
Lagopus mutus	Oiseaux	65.55	0.01
Marmota marmota	Mammiferes	59.17	0.01
Montifringilla nivalis	Oiseaux	58.17	0.01
Pyrrhocorax graculus	Oiseaux	53.11	0.01
Prunella collaris	Oiseaux	52.52	0.01
Gomphocerus sibiricus	Orthoptères	52.08	0.01
Lepus timidus	Mammiferes	52.00	0.01
Aphodius abdominalis	Coléoptères	50.30	0.01
Aphodius (Amidorus) obscurus	Coléoptères	49.90	0.01
Alectoris graeca	Oiseaux	46.05	0.01
Aphodius satyrus	Coléoptères	45.99	0.01
Aphodius alpinus	Coléoptères	44.66	0.01
Rupicapra rupicapra	Mammiferes	43.27	0.01
Tichodroma muraria	Oiseaux	41.23	0.01
Pyrrhocorax pyrrhocorax	Oiseaux	40.24	0.01
Salvelinus umbla	Poissons	37.63	0.01
Arcyptera fusca	Orthoptères	37.57	0.01
Aquila chrysaetos	Oiseaux	37.54	0.01

Chorthippus apricarius	Orthoptères	37.25	0.01
Anthus spinoletta	Oiseaux	36.76	0.01

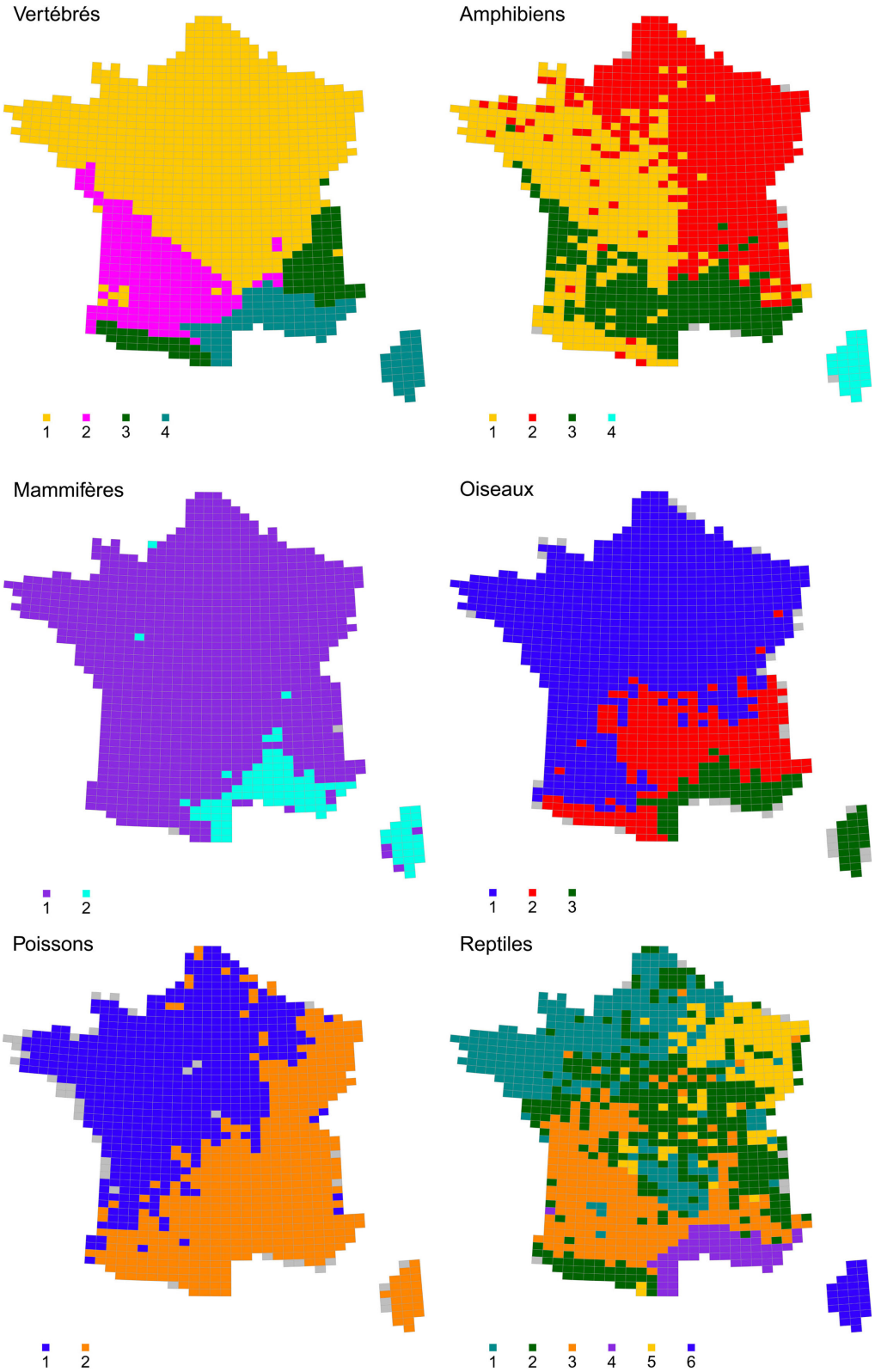
Annexe 4. Synthèse des classifications pour les invertébrés et par taxon. Seules les cartes pour le nombre optimal de groupes (choisi de la même manière que pour l'ensemble des taxons) sont représentées / Hierarchical Ascendant Classification for the invertebrates and both insect taxa. The maps represent the optimal number of ensembles for each taxon.







Annexe 5. Synthèse des classifications pour les vertébrés et par taxon. Seules les cartes pour le nombre optimal de groupes (choisi de la même manière que pour l'ensemble des taxons) sont représentées / Hierarchical Ascendant Classification for the vertebrates and the 5 vertebrate taxa. The maps represent the optimal number of ensembles for each taxon.



Bibliographie

Arponen, A., 2012, Prioritizing species for conservation planning. *Biodiversity and Conservation*, 21, 4, pp. 875-893.

Bacchetta, G., E. Farris et C. Pontecorvo, 2012, A new method to set conservation priorities in biodiversity hotspots. *Plant Biosystems*, 146, 3, pp. 638-648.

Baddeley, A. et R. Turner, 2005, spatstat : An R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, 12, pp. 1-42.

Ball, I.R., H.P. Possingham et M. Watts, 2009, Marxan and relatives : Software for spatial conservation prioritisation. In : *Spatial conservation prioritisation : Quantitative methods and computational tools* (eds. Moilanen A, Wilson KA & Possingham HP), Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 185-195.

Balletto, E., S. Bonelli, L. Borghesio, A. Casale, P. Brandmayr et A. Vigna Taglianti, 2009, Hotspots of biodiversity and conservation priorities : A methodological approach. *Italian Journal of Zoology*, 77, 1, pp. 2-13.

Bandeira, B., J.L. Jamet, D. Jamet et J.M. Ginoux, 2013, Mathematical convergences of biodiversity indices. *Ecological Indicators*, 29, pp. 522-528.

Baselga, A., 2008, Determinants of species richness, endemism and turnover in European longhorn beetles. *Ecography*, 31, 2, pp. 263-271.

Baselga, A., 2010, Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 1, pp. 134-143.

Bivand, R. et N. Lewin-Koh, 2013, maptools : Tools for reading and handling spatial objects. In : *R package version 0.8-23*.

Cardoso, P., P.A.V. Borges et J.A. Veech, 2009, Testing the performance of beta diversity measures based on incidence data : The robustness to undersampling. *Diversity and Distributions*, 15, 6, pp. 1081-1090.

Cardoso, P., T.L. Erwin, P.A.V. Borges et T.R. New, 2011, The seven impediments in invertebrate conservation and how to overcome them. *Biological Conservation*, 144, 11, pp. 2647-2655.

Deharveng, L., H. Dalens, D. Drugmand, J.C. Simon-Benito, M.M. da Gama, P. Sousa, C. Gers et A. Bedos, 2000, Endemism mapping and biodiversity conservation in western Europe : An Arthropod perspective. *Belgian Journal of Entomology*, 2, 1, pp. 59-75.

Deharveng, L., F. Stoch, J. Gibert, A. Bedos, D. Galassi, M. Zagmajster, A. Brancelj, A. Camacho, F. Fiers, P. Martin, N. Giani, G. Magniez et P. Marmonier, 2009, Groundwater biodiversity in Europe. *Freshwater Biology*, 54, pp. 709–726.

Dray, S. et A.B. Dufour, 2007, The ade4 package : implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, 4, pp. 1-20.

Dufrêne, M. et P. Legendre, 1997, Species assemblages and indicator species :The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 3, pp. 345-366.

Eglington, S.M., D.G. Noble et R.J. Fuller, 2012, A meta-analysis of spatial relationships in species richness across taxa : Birds as indicators of wider biodiversity in temperate regions. *Journal for Nature Conservation*, 20, 5, pp. 301-309.

Fayard, A., 1984, *Atlas des mammifères sauvages de France.* SFEPM, Paris, France, 299 p.

Ferrier, S., 2002, Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning : Where to from here ? *Systematic Biology*, 51, 2, pp. 331-363.

Flojgaard, C., S. Normand, F. Skov et J.C. Svenning, 2011, Deconstructing the mammal species richness pattern in Europe - towards an understanding of the relative importance of climate, biogeographic history, habitat heterogeneity and humans. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 2, pp. 218-230.

Funk, S.M. et J.E. Fa, 2010, Ecoregion prioritization suggests an armoury not a silver bullet for conservation planning. *PloS one*, 5, 1.

Gargominy, O., S. Tercerie, P. Daszkiewicz, C. Régnier, T. Ramage, P. Dupont et L. Poncet, 2012, *TAXREF v5.0, référentiel taxonomique pour la France : mise en oeuvre et diffusion.* Rapport SPN 2012 - 32. Service du Patrimoine Naturel, Direction de la Recherche, de l'Expertise et de la Valorisation, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France, 75 p.

Gaston, K.J., 2000, Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 6783, pp. 220-227.

Gouverneur, X. et P. Guérard, 2011, *Les longicornes armoricains - Atlas des coléoptères Cerambycidae des départements du Massif Armoricain.* Invertébrés armoricains, , GRETIA Lcd, 224 p.

Harrison, S., S.J. Ross et J.H. Lawton, 1992, Beta-diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61, 1, pp. 151-158.

Heegaard, E., I. Gjerde et M. Sætersdal, 2013, Contribution of rare and common species to richness patterns at local scales. *Ecography*, 36, 8, pp. 937-946.

Heikinheimo, H., M. Fortelius, J. Eronen et H. Mannila, 2007, Biogeography of european land mammals shows environmentally distinct and spatially coherent clusters. *Journal of Biogeography*, 34, 6, pp. 1053-1064.

Hortal, J. et J.M. Lobo, 2006, Towards a synecological framework for systematic conservation planning. *Biodiversity Informatics*, 3, pp. 16-45.

IGN, SCAN 50. In : *http://professionnels.ign.fr/scan50*.

IUCN, 2001, Categories & Criteria (version 3.1). URL http://www.iucnredlist.org/static/categories_criteria_3_1

Jaunatre, R., E. Buisson, I. Muller, H. Morlon, F. Mesleard et T. Dutoit, 2013, New synthetic indicators to assess community resilience and restoration success. *Ecological Indicators*, 29, pp. 468-477.

Jetz, W., J.M. McPherson et R.P. Guralnick, 2012, Integrating biodiversity distribution knowledge : Toward a global map of life. *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 3, pp. 151-159.

Kaufman, L. et P.J. Rousseeuw, 1990, *Finding groups in data : An introduction to cluster analysis.* Wiley Series in Probability and Mathematical Statistics, Wiley, New York, 368 p.

Keith, P., 2000, The part played by protected areas in the conservation of threatened French freshwater fish. *Biological Conservation*, 92, 3, pp. 265-273.

Keith, P., H. Persat, E. Feunteun et J. Allardi, 2011, *Les poissons d'eau douce de France.* Collection Inventaires et Biodiversité, MNHN, Paris, France, 552 p.

Koleff, P., K.J. Gaston et J.J. Lennon, 2003, Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72, 3, pp. 367-382.

Kreft, H. et W. Jetz, 2010, A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography*, 37, 11, pp. 2029-2053.

Lamoreux, J.F., J.C. Morrison, T.H. Ricketts, D.M. Olson, E. Dinerstein, M.W. McKnight et H.H. Shugart, 2006, Global tests of biodiversity concordance and the importance of endemism. *Nature*, 440, 7081, pp. 212-214.

Legendre, P. et L. Legendre, 1998, *Numerical ecology.* 2nd edn, Elsevier, Amsterdam, 852 p.

Lennon, J.J., P. Koleff, J.J.D. Greenwood et K.J. Gaston, 2004, Contribution of rarity and commonness to patterns of species richness. *Ecology Letters*, 7, 2, pp. 81-87.

Leroy, B., A. Canard et F. Ysnel, 2013, Integrating multiple scales in rarity assessments of invertebrate taxa. *Diversity and Distributions*, 19, 7, pp. 794-803.

Leroy, B., J. Petillon, R. Gallon, A. Canard et F. Ysnel, 2012, Improving occurrence-based rarity metrics in conservation studies by including multiple rarity cut-off points. *Insect Conservation and Diversity*, 5, 2, pp. 159-168.

Lescure, J. et J.-C. de Massary, 2013, *Atlas des amphibiens et reptiles de France* Collection Inventaires et Biodiversité, MNHN, Paris, France, 272 p.

Lobo, J.M., J.-P. Lumaret et P. Jay-Robert, 1997, Les atlas faunistiques comme outils d'analyse spatiale de la biodiversité. *Annales de la Société entomologique de France*, 33, 2, pp. 129-138.

Lomolino, M.V. et L.R. Heaney, 2004, *Frontiers of biogeography : new directions in the geography of nature.* Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 436 p.

Lumaret, J.P., 1990, *Atlas des coléoptères scarabeides laparosticti de France.* Inventaire de Faune et de Flore, Paris, France, 420 p.

Maechle, M., P. Rousseeuw, A. Struyf, M. Hubert et K. Hornik, 2012, The cluster package : Cluster analysis extended Rousseeuw et al., version 1.14.3. R CRAN.

Manne, L.L. et P.H. Williams, 2003, Building indicator groups based on species characteristics can improve conservation planning. *Animal Conservation*, 6, 4, pp. 291-297.

Margules, C.R. et R.L. Pressey, 2000, Systematic conservation planning. *Nature*, 405, 6783, pp. 243-253.

Medail, F. et K. Diadema, 2009, Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography*, 36, 7, pp. 1333-1345.

Metzger, M.J., R.G.H. Bunce, R.H.G. Jongman, C.A. Mucher et J.W. Watkins, 2005, A climatic stratification of the environment of Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 6, pp. 549-563.

Minchin, P., 1987, An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio*, 69, 1-3, pp. 89-107.

MNHN, 2003-2013, Muséum national d'histoire naturelle, inventaire national du patrimoine naturel. URL http://inpn.mnhn.fr, http://inpn.mnhn.fr/espece/inventaire/liste

Moilanen, A., B.J. Anderson, A. Arponen, F.M. Pouzols et C.D. Thomas, 2013, Edge artefacts and lost performance in national versus continental conservation priority areas. *Diversity and Distributions*, 19, 2, pp. 171-183.

Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca et J. Kent, 2000, Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 6772, pp. 853-858.

Oksanen, J., G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H.H. Stevens et H. Wagner, 2011, vegan : Community ecology package. In : *R package version 1.17-6*.

Orme, C.D.L., R.G. Davies, M. Burgess, F. Eigenbrod, N. Pickup, V.A. Olson, A.J. Webster, T.-S. Ding, P.C. Rasmussen, R.S. Ridgely, A.J. Stattersfield, P.M. Bennett, T.M. Blackburn, K.J. Gaston et I.P.F. Owens, 2005, Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature*, 436, 7053, pp. 1016-1019.

Petit, R.J., S. Brewer, S. Bordacs, K. Burg, R. Cheddadi, E. Coart, J. Cottrell, U.M. Csaikl, B. van Dam, J.D. Deans, S. Espinel, S. Fineschi, R. Finkeldey, I. Glaz, P.G. Goicoechea, J.S. Jensen, A.O. Konig, A.J. Lowe, S.F. Madsen, G. Matyas, R.C. Munro, F. Popescu, D. Slade, H. Tabbener, S.G.M. de Vries, B. Ziegenhagen, J.L. de Beaulieu et A. Kremer, 2002, Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management*, 156, 1-3, pp. 49-74.

Petitprêtre, J. et V. Marengo, 2011, *Coléoptères de Rhône-Alpes. Buprestidae.*, Lyon, Musée des Confluences, 208 p.

R Development Core Team, 2010, R : A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria.

Rabinowitz, D., 1981, Seven forms of rarity. In : *The biological aspects of rare plant conservation* (ed. Synge H), John Wiley & Sons Ltd. , New York, pp. 205–217.

Reddy, S. et L.M. Dávalos, 2003, Geographical sampling bias and its implications for conservation priorities in Africa. *Journal of Biogeography*, 30, 11, pp. 1719-1727.

Robert, S., P. Gourdain et L. Poncet, 2012, Méthode générale et mise en oeuvre du programme CarNET B. Document interne, Travail en cours. Service du Patrimoine Naturel, Direction de la Recherche, de l'Expertise et de la Valorisation, Muséum National d'Histoire Naturelle Paris, France, p. 39.

Robertson, A., R.E. Simmons, A.M. Jarvis et C.J. Brown, 1995, Can bird atlas data be used to estimate population size ? A case study using Namibian endemics. *Biological Conservation*, 71, 1, pp. 87-95.

Robertson, M.P., G.S. Cumming et B.F.N. Erasmus, 2010, Getting the most out of atlas data. *Diversity and Distributions*, 16, 3, pp. 363-375.

Rocchini, D., J. Hortal, S. Lengyel, J.M. Lobo, A. Jiménez-Valverde, C. Ricotta, G. Bacaro et A. Chiarucci, 2011, Accounting for uncertainty when mapping species distributions : The need for maps of ignorance. *Progress in Physical Geography*, 35, 2, pp. 211-226.

Rodrigues, A.S.L. et T.M. Brooks, 2007, Shortcuts for biodiversity conservation planning : The effectiveness of surrogates. In : *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, pp. 713-737.

Romo Benito, H. et E. García-Barros, 2005, Distribución e intensidad de los estudios faunísticos sobre mariposas diurnas en la Península Ibérica e Islas Baleares (Lepidoptera, Papilionoidea y Hesperioidea). *Graellsia*, 61, 1, pp. 37-50.

Rondinini, C., K.A. Wilson, L. Boitani, H. Grantham et H.P. Possingham, 2006, Tradeoffs of different types of species occurrence data for use in systematic conservation planning. *Ecology Letters*, 9, 10, pp. 1136-1145.

Schmeller, D., B. Gruber, B. Bauch, K. Lanno, E. Budrys, V. Babij, R. Juskaitis, M. Sammul, Z. Varga et K. Henle, 2008, Determination of national conservation responsibilities for species conservation in regions with multiple political jurisdictions. *Biodiversity and Conservation*, 17, 14, pp. 3607-3622.

Svenning, J.C., C. Flojgaard et A. Baselga, 2011, Climate, history and neutrality as drivers of mammal beta diversity in Europe : Insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology*, 80, 2, pp. 393-402.

Touroult, J., P. Haffner, L. Poncet, O. Gargominy, P. Noël, P. Dupont et J.-P. Siblet, 2012, *Inventaires nationaux d'espèces : définitions, concepts, organisation et points clés. Rapport méthodologique – version 1.* Rapport SPN 2012-24. Service du Patrimoine Naturel, Direction de la Recherche, de l'Expertise et de la Valorisation, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France, 26 p.

Touroult, J. et S. Jolivet, 2012, Connaître pour préserver : L'atlas de répartition. *Insectes*, 166, 3, pp. 23-25.

Voisin, J.F., 2003, *Atlas des orthoptères et des mantidés de France.* Patrimoines Naturels, MNHN, Paris, France, 104 p.

Ward, J.H., 1963, Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*, 58, 301, pp. 236-244.

Wickham, H., 2012, The package reshape : Flexibility reshape data version 0.8.4. R CRAN.

Yaetman-Berthelot, D. et G. Jarry, 1994, *Nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France.* Société Ornithologique de France, Paris, France, 776 p.

Pour citer cet article

Référence électronique

Isabelle Witté et Julien Touroult, « Répartition de la biodiversité en France métropolitaine : une synthèse des Atlas faunistiques », *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement* [En ligne], Volume 14 Numéro 1 | mai 2014, mis en ligne le 05 mai 2014, consulté le 29 septembre 2014. URL : http://vertigo.revues.org/14645 ; DOI : 10.4000/vertigo.14645

À propos des auteurs

Isabelle Witté
Chargée de mission analyse des données et valorisation scientifique, Service du patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle, CP41, 36 rue Geoffroy Saint-Hilaire 75 005 Paris, France, courriel : iwitte@mnhn.fr
Julien Touroult
Directeur adjoint du Service du patrimoine naturel, responsable du Pôle conservation**,** Service du patrimoine naturel**,** Muséum national d'histoire naturelle**,** CP41, 36 rue Geoffroy Saint-Hilaire 75 005 Paris, France**,** courriel **:** touroult@mnhn.fr

---

Droits d'auteur

© Tous droits réservés

Résumés

Les atlas de répartition constituent une source de bonne qualité concernant la présence d'espèces selon un maillage géographique régulier. Utilisée généralement pour décrire la répartition des espèces, cette information a rarement été rassemblée dans une étude intergroupe pour tenter de représenter la biodiversité française dans son ensemble. Cet article amorce un travail de valorisation des données issues d'atlas faunistiques consacrés au territoire français. Sept atlas publiés, couvrant au total 507 espèces de vertébrés continentaux et 425 insectes, ont été analysés. Différents indicateurs sont calculés pour chaque maille géographique pour mettre en avant les « hotspots » de biodiversité : la richesse spécifique, la richesse en espèces rares, la rareté relative et un indice de contribution à la biodiversité calculé par optimisation spatiale (logiciel Marxan). De grands ensembles zoogéographiques sont définis par des méthodes d'ordination et de classification. Dix-sept cartes synthétiques illustrent les grands patrons de répartition de la biodiversité française. L'étude est essentiellement descriptive et ne propose qu'une interprétation écologique limitée. La pertinence des différents indices, la représentativité taxonomique et les utilisations de ces cartes dans une perspective appliquée à la conservation et à l'information du public sont discutées.

Atlases are regarded as a source of data of good quality regarding the presence of species in regular geographic grids. These data are commonly used to describe the distribution of

individual species in France, but were rarely assembled in a multi-taxa study to reflect biodiversity as a whole. This paper is intended as a first step towards the valuation of data from faunal atlases on French territory. In this study, seven published atlases covering 507 vertebrate species and 425 insect species were combined for analyses. Different indices designed to pinpoint biodiversity hotspots were calculated for each quadrat in a regular grid covering the whole country : species richness, rare species richness, relative rarity index and an index of contribution to the global biodiversity calculated with spatial optimisation software (Marxan). Large scale zoogeographical ensembles were defined using ordination and classification methods. Seventeen synthetic maps are provided to illustrate the large-scale patterns of French biodiversity. This work is mostly intended as a descriptive approach ; therefore, only a limited ecological interpretation is provided. The relevance of the different indices, taxonomic representativeness and possible uses of these maps of biodiversity for conservation and public information are discussed.

Entrées d'index

Mots-clés : biogéographie, faune, distribution, diversité taxonomique, inventaire, irremplaçabilité, indicateur de biodiversité
Keywords : biogeography, fauna, distribution, taxonomic diversity, inventory, irreplaceability, biodiversity indicator