



MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Ecole Doctorale Sciences de la Nature et de l'Homme – ED 227

Année 2018

N°attribué par la bibliothèque

□□□□□□□□□□□□□□□□

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Spécialité : **Écologie**

Soutenance prévue par

Gabrielle Martin

Le 17 décembre 2018

**Modification des communautés végétales
en contexte de changement global**

**Apports des jeux de données nationaux pour caractériser les effets
du changement climatique et des interactions plantes-pollinisateurs**

Sous la direction de : **Emmanuelle Porcher et Nathalie Machon**

Professeures au Muséum national d'Histoire naturelle

JURY :

Mme Baude, Mathilde	Enseignante-Chercheuse, Université d'Orléans, Orléans, France	Examinatrice
Mr Bretagnolle, François	Professeur, Université de Bourgogne, Dijon, France	Rapporteur
Mr Lavergne, Sébastien	Chargé de recherche, CNRS, Grenoble, France	Rapporteur
Mme Machon, Nathalie	Professeure, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France	Directrice de thèse
Mme Petit, Sandrine	Directrice de recherche, INRA, Dijon, France	Examinatrice
Mme Porcher, Emmanuelle	Professeure, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France	Directrice de thèse
Mr Schmucki, Reto	Chercheur, Centre for Ecology and Hydrology, Wallingford, Angleterre	Invité



**Modification des communautés végétales
en contexte de changement global**

**Apports des jeux de données nationaux pour caractériser les effets
du changement climatique et des interactions plantes-pollinisateurs**

*Aux Vigie-floristes,
Et plus largement aux observateurs de la nature qui, par leur passion,
participent à révéler les bouleversements en cours qui s'opèrent sur la faune et la flore.
Le succès des suivis à long terme à l'échelle nationale ou multinationale
repose entièrement sur leur participation continue.*

« Il ne faut pas oublier de recueillir les herbes vulgaires et petites
qui sont souvent négligées. »
Paul Rivet, Notes personnelles sur la récolte des plantes phanérogames

« Les secrets de la nature vivante,
non ceux de la structure anatomique,
mais bien ceux de la vie en action, de l'instinct surtout,
font à l'observateur des conditions bien autrement difficiles et délicates.
Loin de pouvoir disposer de son temps, on est esclave de la saison,
du jour, de l'heure, de l'instant même. »
Jean-Henri Fabre, *Souvenirs entomologiques*

« Il faut souligner l'incapacité française à susciter des mouvements fortement mobilisateurs en
faveur de la nature, et ce malgré l'expression publique de nombreuses personnalités. »
Valérie Chansigaud, *Les Français et la nature, pourquoi si peu d'amour ?*



Remerciements

Je remercie l'ensemble des membres du jury, Sandrine Petit, Mathilde Baude, Sébastien Lavergne, François Bretagnolle et Reto Schmucki d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Un ÉNORME MERCI très chaleureux à Emmanuelle Porcher et Nathalie Machon avec lesquelles j'ai eu la chance de réaliser ce travail. J'ai énormément appris à vos côtés depuis notre rencontre en novembre 2011, merci. Vous mettez tout en œuvre pour que vos équipes soient dynamiques scientifiquement et unies humainement, ces atmosphères ont fortement contribué à mon épanouissement dans un cadre de recherche éclectique. Je vous remercie vivement de m'avoir accompagnée dans cette métamorphose et d'avoir soutenu les diverses propositions que je vous ai faites. Comme disait Simone de Beauvoir, « Tout sujet se pose concrètement à travers des projets comme une transcendance ; il n'accomplit sa liberté que par son perpétuel dépassement vers d'autres libertés ; il n'y a d'autre justification de l'existence présente que son expansion vers un avenir indéfiniment ouvert. » *La Femme indépendante*, extrait du *Deuxième Sexe*. MERCI !

Je remercie l'ensemble des personnes qui ont participé de près ou de loin à ce travail de thèse.

Je remercie l'ensemble de mon comité de thèse, Sandrine Pavoine, Jeanne Vallet, Guillaume Fried, Bruno Colas, François Chiron et Vincent Devictor, vos conseils m'ont grandement aidée à orienter et enrichir ce travail.

Je remercie le Dim Astrea de la région Île-de-France, qui a accepté de financer cette recherche et l'ensemble des personnes avec lesquelles j'ai été en contact dans ce cadre, notamment Nicolas Plantey pour son enthousiasme par rapport à mes travaux.

Toute ma gratitude à l'ensemble des personnes avec qui j'ai eu le plaisir de collaborer. Je remercie beaucoup Colin Fontaine, les explications statistiques « backside » ont eu une importance capitale dans ce début de thèse ! Merci pour ton soutien particulier et tes encouragements lorsque tu m'as dit un jour devant une bière « tu verras, ça va être génial de faire cette thèse avec Emmanuelle et Nathalie ! ». Je remercie Francesco Accatino, Annette Girardin pour leur aide dans le cadre de l'évaluation du service de pollinisation. Je remercie chaleureusement Vincent Devictor pour ces échanges scientifiques et cet accueil au sein de l'équipe Biodycée. Ces « retraites scientifiques » dans l'Hérault m'ont apporté un nouveau souffle à des moments clés et m'ont donné l'opportunité de rencontrer une équipe dynamique et enthousiaste en plus de celle de vivre en campagne. I would like to thank warmly Oliver Pescott. It was a pleasure to work together at the office or in fields, thank you for your support, for the discovery of *Sorbus bristoliensis* and *Atropa belladonna*, for sharing your passion for plants, determination of *Festuca* spp. and your advice on Bayesian models! Je remercie chaleureusement Reto Schmucki de m'avoir accueillie au mois de juin dernier. En plus de m'initier à l'objet spatial sous R, j'aurais eu cette chance de découvrir les pâtes fraîches, les bières chaudes au soleil le long de la Tamise, les soirées à la ferme Isis et, bien sûr, Jacqueline du Pré qui m'a emportée vers l'euphorie les nuits de rédaction ! Je remercie chaleureusement Ana-Cristina Torres pour notre collaboration et beaucoup plus. Merci Ana-Cristina, personne exceptionnelle du bureau coquelicot, quel plaisir de travailler à tes côtés, de partager tant la vie scientifique, artistique, émotionnelle et soir et matin cette « fièvre » récente qu'est l'observation des rongeurs du bureau ! Je remercie chaleureusement Mona Omar, j'ai eu grand plaisir à travailler et avoir ces échanges ensemble.

Dans le cadre du programme Vigie-flore, j'ai eu l'occasion de travailler en lien avec Éric Baradat, informaticien de la précieuse base de données Vigie-flore, toujours réceptif à mes sollicitations et attentionné, merci Éric pour ces échanges ! Un ÉNORME MERCI très chaleureux à Éric Motard, pour toute la connaissance botanique que tu as partagée sans limites avec l'« arpette » que j'étais depuis l'été 2012. Beaucoup de choses ont peut-être commencé pour moi quand je t'ai demandé le premier été de relevés « t'y crois, toi, à Vigie-flore ? ». Un ÉNORME MERCI à Éloïse Noraz, grande compagne de déambulations botaniques et nocturnes, c'est ensemble avec Éric Motard et Sophie Dusz que nous avons fait « le tour de France » pendant plusieurs années sur nos week-ends, véritable tournée des grands-ducs, dans le cadre des journées régionales de terrain, merci pour cette folie !

Je remercie très, très chaleureusement l'ensemble des Vigie-floristes dont la liste des noms figure en Annexe 1. Votre participation au programme Vigie-flore contribue à la recherche en écologie, mais a aussi largement contribué au bon fonctionnement de cette thèse. Les échanges que nous avons eu lors des journées de rencontre nationales et régionales, par téléphone ou par voie électronique n'ont cessé d'accroître mon attachement et ma sympathie pour ce réseau de botanistes. Je me suis liée avec plusieurs d'entre vous et j'ai été touchée par vos attentions. Animer un programme de sciences participatives, c'est aussi tisser des liens d'amitiés. Merci beaucoup !

Je remercie l'ensemble des stagiaires qui ont participé aux campagnes de relevés floristiques en Île-de-France.

Je remercie Anne-Claire Maurice pour ses attentions quand j'ai repris l'animation du réseau Vigie-flore, je remercie Laure Turcati pour nos échanges sur Vigie-flore, les journées de terrain, pour le plaisir de travailler ensemble !

Je remercie l'ensemble de l'association Tela Botanica, avec qui j'ai eu l'occasion de collaborer dans le cadre du programme Vigie-flore, et notamment Audrey Tocco, Delphine Cauquil et Daniel Mathieu avec qui j'ai eu le plaisir d'échanger plus souvent.

Je remercie l'ensemble de l'équipe de Natureparif, avec qui j'ai eu l'occasion d'organiser les journées nationales Vigie-flore et de me laisser emporter par la dynamique que vous insufflez au réseau naturaliste francilien. Merci particulier à Audrey Muratet et Maxime Zucca.

Je remercie Fiona Lehane, Clémence Salvaudon, Jeanne Vallet, Thierry Fernez, Fabrice Perriat, Sébastien Filoche, Frédéric Hendoux du CBNBP avec qui j'ai échangé plus particulièrement et parfois même herborisé.

Je remercie enfin l'ensemble de l'équipe Vigie-Nature, notamment merci à Anne Dozières, Benoît Fontaine, Camila Andrade, Anne-Laure Gourmand, Diane Gonzalez, Grégoire Lois, Sébastien Turpin, Laure Turcati, Rose-Line Prud'Homme, Lisa Garnier... Merci, la passion qui vous anime a été communicative, merci pour ces expéditions naturalistes au Lac du Der ou dans les Pyrénées, vous m'avez initié à ce qu'on appelle « les week-ends ornitho-pinard » ! Je remercie chaleureusement Romain Julliard de m'avoir accueillie dans cette équipe.

Je remercie enfin l'ensemble des doctorants et merci à l'ensemble de ma « cuvée » qui soutient cette année ! Merci à Anya Kondratyeva, Nélida Padilla Garcia, Mona Omar, Ana-Cristina Torres, Margaux Alarcon, Typhaine Rousteau, Fabien Claireau, Kévin Barré avec lesquels j'ai partagé le fameux bureau coquelicot. Merci à François Duchenne, Nicolas Dubos, Pauline Conversy, Charles Thévenin, Théophile Oliver, Minh-Xuan Truong, Julie Pauwels, Adrienne Gastineau, Léo Martin, Emmanuel Charonnet, Laura Thuillier, Chloé Thierry, Claire Lorel, Elie Gaget, Thibault France, Marine Levé, Guillaume Thummel, Juan Sebastiá Ulloa... Merci aux veilleurs nocturnes pour partager les bières dans le bureau, aux compagnes et compagnons des cinés russes, des expéditions botaniques dans les Pyrénées, des soirées à Simplon, des aides statistiques, « f'est vrai que f'est hyper

cool ! », de danse, qu'il s'agisse de salsa colombienne ou des soirées au labo... Pour tous ceux que je ne cite pas, merci beaucoup pour nos échanges !

Je remercie également Yves Bas, Marine Robuchon, Jean-François Julien, Julie Marmet, Jean-Baptiste Mihoub, Fanny Guillet, Anne-Caroline Prévot, Luc Sémal, ... avec qui c'est un plaisir d'échanger dans les couloirs du 61, et merci aux autres membres de l'équipe située au 135. Merci aussi à quelques anciens du Cesco, Romain Lorrillière, Gilles Plattner, Marine Legrand, Joanne Clavel, Nicolas Deguines, Frédéric Ducarme...

Enfin je remercie Patrice Leraut pour la fabrication des chimères et l'initiation à l'entomologie.

Mes remerciements trop chaleureux à mes amis qui ne font pas de science, la bande de Viroflay et la bande du lycée, éclatées en France, les zébulons, l'équipe de Château rouge, de Simplon et de Pantin/Aubervilliers ! Je remercie plus personnellement la famille Jacqueline Gailhouste, Émile Martin, Paul Verny et Olga Soukhanoff qui ont nourri ma curiosité dès mon jeune âge que ce soit dans le bassin d'Arcachon ou dans l'Hérault. Les passions qui nous animent sont le fruit de myriade de petites choses sans grandes significations prises individuellement. Je remercie Frédérique Martin, Serge Verny pour leur affection. Je remercie chaleureusement mes parents Olivier Martin et Sonia Verny, merci pour votre soutien, votre amour, vos attentions et votre curiosité. Finalement, je crois que la chose la plus importante que vous m'avez apprise dans le cadre de cette thèse, c'est la musique, et qu' « on ne peut pas aller plus vite que la musique » ! Je remercie avec beaucoup d'émotion Rafi et Camille Martin de me rappeler que la vie, c'est aussi la poésie, les grains de folie et votre fantaisie qui me porte dans son sillage ! Merci pour toutes les sardines, chocolat, recettes et mots doux que vous m'avez donnés pour finir ce travail ! Enfin, merci Romain Ouanely, merci de m'avoir accompagnée dans cette métamorphose, d'avoir accepté les « quelques centaines de bouts de papier qui se sont installés entre nous », et même si la science nourrit l'esprit, merci d'avoir nourri mon corps de ton génie culinaire et d'avoir alimenté mes rêves. Merci pour ce parcours haut en couleur et riche en saveurs. La perfecta, la divina !



24C ●

10-13-2018 00:31:54

Table des matières

Contributions scientifiques issues de la thèse	13
Autres contributions scientifiques.....	15
Résumé des articles en collaboration	17
INTRODUCTION GÉNÉRALE	19
A. Changements au sein de la biodiversité et mécanismes associés	21
a) Changement climatique et conséquences sur la flore et la faune entomologique associée	21
b) Agriculture et conséquences sur la biodiversité	26
c) Autres mécanismes influençant la biodiversité (non traités dans cette thèse).....	27
d) Particularités des relations plantes-pollinisateurs.....	29
B. Outils pour détecter et documenter les changements de composition des communautés végétales	30
a) L'intérêt de l'observation de la flore commune	31
b) Les programmes de sciences participatives, des suivis porteurs d'un triple enjeu scientifique-pédagogique-politique	32
c) Les indicateurs, des outils de communication et d'évaluation de l'état de la biodiversité.....	33
C. Orientations et plan de la thèse.....	34
I. MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE : SUIVRE LES ESPÈCES ET LES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES ET ÉTUDIER LES RELATIONS AVEC DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES.....	41
A. Description des données floristiques	43
a) Vigie-flore, un suivi participatif de la flore sauvage de France	43
b) British Countryside Survey et National Plant Monitoring Scheme : deux suivis de la flore sauvage britannique	53
c) SOPHY, Tela Botanica, GBIF : trois bases de données floristiques pour estimer la distribution géographique des plantes en Europe de l'Ouest	55
d) Attributs des espèces végétales.....	56
e) Phylogénie des espèces végétales.....	58
B. Description des variables environnementales.....	59
a) E-Obs et Chelsa : deux bases de données climatiques	60
b) High Nature Value index : un indicateur de l'intensité de l'agriculture et de l'extensivité du paysage agricole	63
c) Relative Pollination Potential index : un potentiel relatif de pollinisation basé sur les habitats et les ressources disponibles pour les pollinisateurs.....	64
II. CHANGEMENT À COURT TERME DE LA PRÉFÉRENCE THERMIQUE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES EN LIEN AVEC LE CHANGEMENT CLIMATIQUE	69
Article 1 : Short-term climate-induced change in French plant communities	71
A. Contexte.....	71
B. Résultats majeurs.....	71
C. Mots-clés	71
III. IMPACTS DU CHOIX DE LA VARIABLE BIOCLIMATIQUE ET DE L'ÉCHELLE SPATIALE SUR LA DÉTECTABILITÉ DU CHANGEMENT DE LA PRÉFÉRENCE THERMIQUE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES EN LIEN AVEC LE CHANGEMENT CLIMATIQUE	101
Article 2 : The choice of bioclimatic variable and spatial scale critically influences the detectability of climate-driven changes in plant communities	103
A. Contexte.....	103
B. Résultats majeurs.....	103
C. Mots-clés	104

IV. RÉPONSES DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES DANS LES MILIEUX OUVERTS : EXEMPLE DU MILIEU AGRICOLE FRANÇAIS ET DES PRAIRIES ANGLAISES	147
Projet d'article sur la réponse des communautés végétales aux changements climatiques dans les milieux ouverts, cas du milieu agricole français et des prairies anglaises	149
A. Avant-propos	149
B. Mots-clés	149
C. Contexte.....	150
D. Materials et methods.....	151
a) Plant monitoring schemes in France and in Great Britain.....	151
b) Species attributes	152
c) Statistical analyses	153
E. First results	153
F. Discussion points.....	156
a) Particular case of agricultural areas.....	156
b) Contrasting changes in grasslands.....	156
V. TENDANCES TEMPORELLES DES ESPÈCES SAUVAGES ET INDICATEURS DU SERVICE DE POLLINISATION EN MILIEU AGRICOLE : CONSÉQUENCES DU DÉCLIN DES POLLINISATEURS SAUVAGES ET DOMESTIQUES SUR LA FLORE SAUVAGE ET CULTIVÉE	161
Article 3 : A nine-year monitoring scheme highlights a temporal decrease of common pollinator- dependent plant species nationwide and an increase of warm-adapted species	163
A. Contexte.....	163
B. Résultats majeurs.....	163
C. Mots-clés	164
Article 4 : New indices for rapid assessment of pollination services based on crop yield data : France as a case study.....	201
A. Contexte.....	201
B. Résultats majeurs.....	201
C. Mots-clés	201
VI. DISCUSSION GÉNÉRALE	235
A. Aller plus loin dans la compréhension de la réponse des communautés végétales à des changements multifactoriels	238
a) Autres variables environnementales	238
b) Hétérogénéité spatiale.....	239
c) Autres caractéristiques des espèces	240
B. Progresser vers une compréhension des causalités.....	242
C. Quelles conséquences pour la conservation ?.....	246
a) Pourquoi conserver la biodiversité ?	246
b) Structuration des communautés.....	247
c) Extinction des espèces	248
d) Apports de l'implication des citoyens dans les suivis de biodiversité	250
CONCLUSION	251
RÉFÉRENCES	255
ANNEXES	275
Annexe 1 - Liste des 321 observateurs impliqués dans le suivi Vigie-flore.....	277
Annexe 2 - Bilan de la bourse GDR-EcoStat.....	279
Annexe 3 - Article Vigie-flore. <i>La Garance Voyageuse</i> , juin 2018.	292
Annexe 4 - National Plant Monitoring Scheme, Newsletter - Summer 2018.....	296
Abstract.....	303
Résumé	304

Préparation de publications dans une revue internationale à comité de lecture

- Martin G.**, Devictor V., Motard E., Machon N., Porcher E., Short-term climate-induced change in french plant communities, 2018, *Biology Letters*, révisions mineures.
- Martin G.**, Fontaine C., Accatino F., Porcher E., New indices for rapid assessment of pollination services based on crop yield data: France as a case study, 2018, *Ecological Indicators*, révisions majeures.
- Martin G.**, Pescott O.L., Schmucki R., Machon N., Porcher E., The choice of bioclimatic variable and spatial scale critically influences the detectability of climate-driven changes in plant communities, en préparation.
- Martin G.**, Machon N., Porcher E., A nine-year monitoring scheme highlights a temporal decrease of common pollinator-dependent plant species nationwide and an increase of warm-adapted species, en préparation.

Communications orales dans un colloque international

- Martin G.**, Machon N., Porcher E., Changements dans la composition des communautés végétales révélés par un programme de sciences participatives. ECOVEG 13. Forêt de Montmorency, Québec, 10-13 septembre 2017.
- Martin G.**, Machon N., Porcher E., Changes in plant community composition revealed by a citizen science monitoring. ICCB. Cartagena, Colombie, 23-27 juillet 2017.
- Martin G.**, Fontaine C., Porcher E., An indicator of pollination effectiveness at departmental scale based on crop pollinator dependence. Ecology & Agriculture Summit for Young scientists. Chizé, France, 22-24 mars 2017.
- Martin G.**, Porcher E., Fontaine C., An indicator of pollination service at departmental scale based on crop pollinator dependence. SFE International Conference on Ecological Sciences. Marseille, France, 24-28 octobre 2016.

Communication sous forme de poster dans un colloque international

- Martin G.**, Porcher E., Fontaine F., An indicator of the pollination service at departmental scale on the basis of crop yield and crop dependence on pollinators. YNHM. Paris, France, 2-5 février 2016.

Communications orales de diffusion de la recherche

Chaque année depuis 2012, dans le cadre du programme Vigie-flore, une journée nationale des observateurs (restitution des résultats) et plusieurs journées régionales de terrain (mise en place du protocole et échantillonnage de la flore) ont été organisées (plus de détails partie Méthodologie générale).

- Martin G.**, Sauvage, cultivée, quelle biodiversité en ville ? Université du Temps Libre. Boussy-Saint-Antoine, France, 24 mai 2018.
- Martin G.**, Sauvage, cultivée, quelle biodiversité en ville ? Université du Temps Libre. Evry, France, 17 mai 2018.
- Martin G.**, Devictor V., Machon N., Porcher E., Vigie-flore, un observatoire de la flore sauvage en France, changements dans la composition des communautés végétales révélés par un programme de sciences participatives. Journée "Nature Ordinaire", SNPN. Paris, France, 16 janvier 2018.
- Martin G.**, Devictor V., Machon N., Porcher E., Changements dans la composition des communautés végétales révélés par un programme de sciences participatives. Rencontres naturalistes, Natureparif. Paris, France, 2 décembre 2017.

- Martin G.**, Machon N., Porcher E., Julliard R. Vigie-Nature, des observatoires de sciences participatives pour un suivi de la biodiversité en France. Objectifs, mise en place et résultats. Université de Sherbrooke, Québec, 22 septembre 2017
- Martin G.**, Quelles analyses avec les données de programmes de sciences participatives, cas de Vigie-flore et Sauvages de ma rue. Journées Sciences Citoyennes Flore. Montpellier, France, 4-5 juillet 2017.
- Martin G.**, Machon N., Porcher E. Flore des villes et flore des champs. Journée des doctorants du Dim Astrea, Paris, 31 mars 2017.
- Martin G.**, Machon N., Porcher E., Motard E., Gonzalez D., Muratet A., Mobaied S. et 261 Vigie-floristes. Une mesure de l'homogénéisation biotique des communautés végétales par le programme Vigie-flore, suivi participatif de la flore de France. 7èmes rencontres botaniques du Centre-Val de Loire, Bourges, samedi 20 novembre 2015.

Réalisation de court-métrage

Réalisation du court-métrage « Le Sacre des Moissons » pour le festival « Les Chercheurs font leur cinéma - édition 2016 », prix Coup de Cœur du Jury. Ce court-métrage traite du phénomène d'homogénéisation biotique des communautés végétales en milieu agricole et est disponible ici : https://www.youtube.com/watch?v=Us2AC_UmYCK&index=3&list=PLubtMYhFHJfSpb3Jj_QaBAhwiS7JNFSt4



Publication dans une revue internationale à comité de lecture

Mendoza I., **Martin G.**, Caubère A., Châtelet P., Hardy I., Jouard S. and Forget P.M., (2015). Does masting result in frugivore satiation? A test with *Manilkara* trees in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 31, pp 553-556, doi:10.1017/S0266467415000425

Préparation de publications dans une revue internationale à comité de lecture

Omar M., **Martin G.**, Vallet J., Machon N., Drivers behind temporal composition changes of plant communities over 130 years, en préparation.

Torres A.C., Prévot A.C., Nadot S., Zheng C., **Martin G.**, Vergnes A., Habitat heterogeneity in community gardens promotes spontaneous plants richness, en préparation.

Autres publications

Martin G. (2018). Depuis 10 ans, quels changements de la flore sauvage en France ? Premiers éléments de réponse grâce aux données récoltées par les botanistes de l'observatoire Vigie-flore. *La Garance Voyageuse*, numéro de juin 2018 (Annexe 3)

Therond O. (coord.), Tichit M. (coord.), Tibi A. (coord.), Accatino F., Biju-Duval L., Bockstaller C., Bohan D., Bonaudo T., Boval M., Cahuzac E., Casellas E., Chauvel B., Choler P., Constantin J., Cousin I., Daroussin J., David M., Delacote P., Derocles S., De Sousa L., Domingues Santos J.P., Dross C., Duru M., Eugène M., Fontaine C., Garcia B., Geijzendorffer I., Girardin A., Graux A-I., Jouven M., Langlois B., Le Bas C., Le Bissonnais Y., Lelièvre V., Lifran R., Maigné E., **Martin G.**, Martin R., Martin-Laurent F., Martinet V., McLaughlin O., Meillet A., Mignolet C., Mouchet M., Nozières-Petit M-O., Ostermann O.P., Paracchini M.L., Pellerin S., Peyraud J-L., Petit-Michaut S., Picaud C., Plantureux S., Poméon T., Porcher E., Puech T., Puillet L., Rambonilaza T., Raynal H., Resmond R., Ripoché D., Ruget F., Rulleau B., Rush A., Salles J-M., Sauvant D., Schott C., Tardieu L. (2017). Volet "écosystèmes agricoles" de l'Evaluation Française des Ecosystèmes et des Services Ecosystémiques. Rapport d'étude, Inra (France), 966 pages.

Martin G., Porcher E., Machon N. (2016). Quels enjeux pour l'implication des botanistes bénévoles dans les suivis participatifs de biodiversité en France ? dans *Botanists of the twenty-first century. Roles, challenges and opportunities*. Editions Unesco

Leraut P. & **Martin G.** (2016). Remarque sur la biologie de *Paysandisia archon* (Burmeister, 1880) *Alexandria*, 27 (5), 2016 : 2-4

Leraut P. & **Martin G.** (2015). Biologie atypique de *Tineola bisselliella* (Hummel, 1823) *Alexandria*, 27 (1), 2015 : 22.

Martin G., Machon N., Rebelo J., Salinier J. (2014). « Sauvages de ma rue », observatoire de science participative de la flore urbaine. Dans *Nature urbaine en projets* Chomarat Ruiz C (2014) éditions Archibooks Collection Crossborders.

Machon N., **Martin G.** (2014). Le programme Vigie-Nature et l'observatoire « Sauvages de ma rue ». *Bourgogne Nature* n°4 p44-47

Machon N., Motard E., Depaetere M., Lacoëuilhe A., Lesné S., Machon D., Madre F., **Martin G.**, Muratet A., Salinier J., Truong M.X., Arnal G. (2012) *Sauvages de ma rue. Guides des plantes sauvages des villes et villages de France*. Editions Le Passage & Muséum National d'Histoire Naturelle. 415p.

Martin G. (2012). Ce que vous pouvez faire pour les fleurs. *Espèces* n°4 p44-45

Résumé des articles en collaboration

En plus des travaux concernant le sujet principal de ma thèse, j'ai eu l'opportunité pendant ces trois années de développer des collaborations avec d'autres doctorantes de mon unité, qui ont conduit à la rédaction de deux articles. Ces deux articles ne sont pas inclus dans la thèse, mais je donne ici pour information un résumé de ces travaux.

Habitat heterogeneity in community gardens promotes spontaneous plants richness

Ana Cristina Torres, Anne-Caroline Prevot, Sophie Nadot, Corentin Zheng, **Gabrielle Martin**, Alan Vergnes

Urban biodiversity conservation emerges as a rising concern as the pace of urbanization accelerates. In urban landscapes, community gardens are public and regulated, and are the object of many social studies because of the range of benefits and outcomes conferred to them. Comparatively very few natural sciences studies have been conducted in these gardens so far. Here, we explore how the features and the management of community gardens affect the taxonomic and functional diversity of spontaneous plants found in these gardens, through the analysis of the effect of gardens' size, the effect of age since the settlement, and the effect of habitat heterogeneity conditions in a densely-populated city (Paris-France). Our study reveals that community gardens shelter a rich community of spontaneous plants, among which 23 % are pollinated only by insects, suggesting that they could be an important source of food for pollinators. We found mostly plants that flower and fruit several times in their lifetime, and that present mostly generalist preferences for environmental characteristics. However, some species present specializations such as a high affinity to light, to atmospheric humidity, temperature or high nitrogen. Habitat heterogeneity has an effect on specific plant richness. The age since the settlement had only a slightly significant effect on specific plant richness. No effect of the surface of the garden could be detected. Our study gives insights about the importance of community gardens for the settlement of spontaneous flora, and the role of gardeners' management to maintain it through habitat heterogeneity.

Drivers behind temporal composition changes of plant communities over 130 years

Mona Omar, **Gabrielle Martin**, Jeanne Vallet, Nathalie Machon

Urbanization contributes to the loss of the world's biodiversity, the arrival of new species and the homogenization of its biota. However, studies of urban biodiversity leading to robust generalities of the status and drivers of biodiversity change in cities at the global temporal scale are lacking. Here, we studied the change in plant community composition in different habitats throughout Paris (France) over a long period (1883-2017), using data of street common wild flora in Paris collected with the citizen science program "Sauvage De Ma Rue" (2011-2017). We combined this dataset with the one of spontaneous flora that grow at tree bases in 2014 and we compared it with the list of plant established by Joseph Vallot in the center of Paris in 1883. Using these databases, we identified the following three species' groups: the species that have disappeared from Paris after 1954, the ones that have survived over 130 years and the species that have appeared in the city after the First World War in 1914. We determined the biological traits of the three species assemblages to test conceptual frameworks of life-history strategies and allow for determination of environmental and anthropogenic drivers of change in community composition. We collected the species ecological preferences (Ellenberg indicators) related to temperature, light, nitrogen, salinity, continentality, soil reaction, soil and atmospheric moisture and three historical traits: plant pollination dependency to insect, life span and native status. We reported a fast increase in thermal and alkaline soil preferences especially for the new recent plant communities, which is likely related to environmental changes. Our results suggest that plant community composition can be modified under environmental change. Analyses that combine species traits of a citizen science database and biotic and abiotic filters can explain the causes of the community composition change and help to drive better conservation strategies.

INTRODUCTION GÉNÉRALE



Ranunculus pyrenaeus, Col de Tentes, Cirque de Gavarnie, 07/07/2018

Enrayer le déclin de la biodiversité est reconnu comme un enjeu majeur pour l'humanité étant donné les relations d'interdépendances entre espèces, et constitue une préoccupation scientifique et politique croissante depuis plus d'un demi-siècle (Cardinale et al., 2012). Le changement global causé par les activités humaines menace les communautés et les populations. Les communautés végétales sont constituées d'un ensemble d'espèces dont l'assemblage dépend de facteurs biotiques (relations entre espèces : prédation, coopération, compétition, parasitisme...) et abiotiques (facteurs physico-chimiques d'un écosystème : édaphiques, climatiques, chimiques, topographiques). L'accélération globale des développements des sociétés liée à l'augmentation de la population humaine génère un ensemble de pressions sur la biodiversité en modifiant les facteurs biotiques et abiotiques. Dans quelle mesure ces changements des facteurs biotiques et abiotiques influencent la composition des communautés et les déclin ou les augmentations en abondance des espèces ? Ce travail de recherche fondamentale s'ancre dans la biologie de la conservation et cherche à apporter une contribution à la connaissance scientifique en s'appuyant sur des jeux de données nationaux tels que les suivis participatifs à long terme pour caractériser les effets des changements climatiques et des relations plantes-pollinisateurs sur la flore commune sauvage et cultivée.

A. Changements au sein de la biodiversité et mécanismes associés

Cette partie propose une revue des changements actuels au sein la biodiversité et des mécanismes associés. Nous détaillerons, dans un premier temps, le changement climatique et ses effets sur les espèces végétales et les insectes associés, puis l'agriculture et l'urbanisation comme causes de modification des communautés floristiques et entomologiques. Enfin, nous aborderons les relations particulières entre plantes et pollinisateurs et documenterons les principaux impacts de ces mécanismes pour les communautés d'insectes et conséquences potentielles pour les plantes à fleurs.

a) Changement climatique et conséquences sur la flore et la faune entomologique associée

Le changement climatique

Parmi l'ensemble des pressions d'origine anthropique auxquelles font face les espèces végétales, des estimations ont montré que près de 10 % de la flore serait menacée d'extinction au cours du 21^{ème} siècle à cause de facteurs combinés tels que le changement climatique et les changements d'usages des sols (Chapin et al., 2000; Pereira et al., 2010). Ainsi, le changement climatique est reconnu comme la cause la plus importante des changements futurs de la diversité dans les milieux froids (arctique, alpin et boréal) et comme une cause importante dans les écosystèmes tempérés de l'hémisphère nord et les écosystèmes méditerranéens en combinaison avec les changements d'usages des sols, l'augmentation de la teneur en azote, les invasions biologiques notamment (Chapin et al., 2000; Sala

et al., 2000). Bien que nous soyons dans une phase de réchauffement naturel de la Terre, les activités humaines participent activement à ce phénomène entraînant un réchauffement climatique accéléré sans précédent (Muller et al., 2013; Rosenzweig et al., 2008; Stott et al., 2000). Par l'utilisation croissante des énergies fossiles depuis le 20^{ème} siècle, les humains dégagent de grandes quantités de gaz carbonique dans l'atmosphère (augmentation de 280 à 395 ppm de CO₂ dans l'atmosphère entre 1850 et 2009, Vermeulen et al., 2011), accentuant l'effet de serre, modifiant le bilan radiatif de la Terre et contribuant au réchauffement climatique (Hansen et al., 1981, 2007). Ainsi, les années 1980 sont considérées comme le début du changement climatique contemporain (augmentation de la température de $0,07^{\circ}\text{C} \pm 0,02$ par décennie entre 1901 et 2005 atteignant $+0,17^{\circ}\text{C} \pm 0,05$ à partir de 1979, Brohan et al., 2006; Smith and Reynolds, 2005), dont les changements sont hétérogènes à l'échelle mondiale (variation de $-0,75^{\circ}\text{C}$ à $+0,75^{\circ}\text{C}$ par décennie entre 1979 et 2005). En France, la reconstitution des températures passées depuis 1370 grâce aux registres des dates de vendanges a mis en évidence une longue période froide entre 1700 et 1970 suivie d'un réchauffement climatique contemporain rapide (Chuine et al., 2004), dont le ressenti enregistré est légèrement décalé vers le milieu des années 1980 (Moisselin et al., 2002). Le changement climatique est caractérisé par un réchauffement plus important que la moyenne mondiale, atteignant $+0,5^{\circ}\text{C}$ par décennie entre 1979 et 2005 (Météo France, 2018), et par une forte variabilité spatiale. Au cours du 21^{ème} siècle, les scénarios de changement climatique prévoient une augmentation de 0,5 à 8°C à l'échelle mondiale suivant le développement économique et la localisation (2 à 8°C en France, IPCC, 2007). Depuis l'échec des sommets, COP et accords internationaux visant à réduire les émissions de gaz à effet de serre, il est très probable que les 2°C de hausse globale des températures soient atteints dans les prochaines années (valeur considérée comme un seuil de danger par certains climatologues, GIEC, 2018).

L'effet du changement climatique sur le régime des précipitations est moins clair à cause de l'incertitude des données et du peu de recul des séries temporelles (IPCC, 2007; Wentz et al., 2007). L'augmentation du cumul annuel des précipitations est une tendance qui a été reportée en France (essentiellement dans le Nord, Moisselin et al., 2002) et dans le monde (Wentz et al., 2007) au cours du 20^{ème} siècle, et s'accompagne d'une importante variabilité spatiale. Cette augmentation de la pluviométrie annuelle a été attribuée à un accroissement de 2 à 4 % des événements de fortes précipitations (GIEC, 2018; Moisselin et al., 2002). Plus largement, le changement climatique serait à l'origine de l'accentuation actuelle des événements climatiques extrêmes (principalement les canicules et les épisodes de fortes précipitations, Coumou and Rahmstorf, 2012).

Ainsi, ces conditions changeantes sont susceptibles d'affecter la performance des individus et leur survie, la dynamique des populations, la composition des communautés, le fonctionnement et la résilience des écosystèmes (Bellard et al., 2012). Le changement climatique influence la distribution, la phénologie et la physiologie des espèces, par plasticité phénotypique ou adaptation génétique notamment (Bellard et al., 2012; Leadley et al., 2010). Les résultats de recherche se multiplient pour documenter les réponses des espèces au changement climatique selon trois dimensions : les changements spatiaux, temporels et les adaptations spécifiques, qui sont développés successivement ci-après.

La réponse spatiale de la flore

Des décalages altitudinaux ont été mis en évidence pour certaines espèces de plantes, en Europe (Chen et al., 2011), et notamment dans les forêts de montagne en France où des décalages de l'aire de distribution des espèces vers les hauteurs ont été relevés au cours du 20^{ème} siècle (Lenoir et al., 2008). Les espèces présentes sur les sommets montagneux, adaptées pour la plupart à des conditions écologiques étroites, sont particulièrement vulnérables au changement climatique. Il a été documenté que la contraction de l'aire de distribution des espèces situées aux altitudes élevées pourrait conduire à l'extinction d'espèces une fois qu'elles auront atteint les sommets montagneux (Bentley et al., 2018). Récemment, l'accélération de l'augmentation de la richesse spécifique des sommets européens a été soulignée, cinq fois plus rapide qu'il y a 50 ans (Steinbauer et al., 2018) ainsi que l'augmentation de l'abondance des espèces situées historiquement à des altitudes plus basses (Rumpf et al., 2018) et des espèces à préférence thermique chaude par opposition au déclin des espèces à préférence thermique froide (Gottfried et al., 2012). Une tendance qui n'est pas homogène entre les sommets montagneux d'Europe : l'augmentation de la richesse spécifique de la flore des sommets des régions boréale et tempérée s'oppose à la diminution de la richesse des sommets des régions méditerranéennes, probablement lié à la baisse de disponibilité en eau dans le sud de l'Europe (Pauli et al., 2012). Un déplacement global de l'aire de répartition des espèces forestières vers les sommets (+29 m par décennie pour les plantes forestières en France, Lenoir et al., 2008) mais aussi vers les pôles (Woodall et al., 2009) a été enregistré, très probablement en réponse à la hausse des températures (Parmesan and Yohe, 2003; Root et al., 2003). Cependant, peu de décalages latitudinaux de l'aire de distribution des espèces de plantes en plaine ont à ce jour été recensés par rapport aux décalages altitudinaux des espèces de montagne. C'est probablement en raison de plus longues distances à parcourir pour retrouver des conditions similaires, de la fragmentation des habitats plus importantes et de la plus grande proportion d'espèces ayant une plus grande capacité de persistance locale à mesure que le climat se réchauffe (Bertrand et al., 2011). Dans le cas des espèces forestières, l'inertie des communautés végétales pour suivre la hausse des températures en plaine a été soulignée

par rapport aux communautés végétales de montagne (Bertrand et al., 2011). Récemment, le terme de « thermophilisation des communautés » a été proposé pour définir un déclin des espèces à préférence thermique froide et/ou une augmentation des espèces à préférence thermique chaude (De Frenne et al., 2013). Cette thermophilisation des communautés végétales a été documentée sur 67 ans dans les forêts d'Amérique du Nord, d'Europe (De Frenne et al., 2013) et dans les Alpes (Rumpf et al., 2018). Par ailleurs, la hauteur moyenne des communautés de plantes a augmenté dans les milieux froids, comme les toundras (Bjorkman et al., 2018), suite à une augmentation en fréquence d'espèces de plus grande taille.

La réponse temporelle de la flore et des pollinisateurs associés

Des décalages temporels correspondant à des modifications de la phénologie des espèces ont également été mis en évidence. La phénologie est la temporalité des événements liés au cycle de vie des espèces, comme la floraison ou la fructification par exemple. L'augmentation des températures, d'environ 0,2°C par décennie (Hansen et al., 2006), et un printemps plus précoce dans l'hémisphère Nord (Schwartz et al., 2006) sont des paramètres déterminant pour la phénologie des plantes (Cleland et al., 2007) et des causes de changement rapide dans la floraison par exemple (Fitter and Fitter, 2002). Les principaux travaux ont montré un allongement de la durée de la période de végétation dans l'hémisphère Nord au cours du 20^{ème} siècle, respectivement de 29 et 10,8 jours en zones méditerranéennes et tempérées (Menzel and Fabian, 1999; Penuelas et al., 2002), mais aussi des floraisons et des fructifications plus précoces d'arbres en zone méditerranéenne (Gunderson et al., 2012; Menzel and Dose, 2005; -6 et -9 jours, respectivement, pour la floraison et la fructification depuis 1952 et 1974, Penuelas et al., 2002) ou encore une floraison avancée de plus de 10 jours par décennie pour certaines espèces (Parmesan, 2006). Il existe une diversité de réponses phénologiques des espèces, les décalages de début, du pic et de fin de floraison étant rarement uniformes (CaraDonna et al., 2014). Cette diversité de réponses phénologiques des espèces contribue à modifier les modèles de floraison au sein des communautés, participe à une redistribution de l'abondance florale au cours de la saison et à une extension de la saison de floraison (CaraDonna et al., 2014). Les conséquences pour les pollinisateurs en termes de ressources alimentaires et de synchronie phénologique entre plantes et pollinisateurs, pour la pollinisation et pour la survie des espèces végétales sont encore mal connues. Parallèlement à un feuillage printanier plus précoce, des modèles prédisent un automne plus tardif, soit un retardement de la sénescence de 1,4 à 2,3 jours par décennie, susceptible d'affecter l'équilibre compétitif entre les espèces (Vitasse et al., 2011). De récents travaux ont également montré un lien entre décalage phénologique et richesse spécifique, le pic de floraison avançant en moyenne de 0,6 jour par espèce perdue au sein d'une communauté (Wolf et al., 2017). Ces changements phénologiques lié à la baisse de la richesse spécifique au sein des communautés seraient liés à la

température de surface au sol, l'humidité du sol et la disponibilité en azote. Ainsi, les changements dans la composition et la diversité des communautés peuvent modifier le moment et la distribution des événements de floraison, des changements d'une ampleur similaire aux effets induits par le changement climatique. La diminution de la diversité pourrait donc contribuer aux changements phénologiques attribués à la hausse des températures mondiales, ou les exacerber (Wolf et al., 2017). Les changements phénologiques devraient s'accroître au cours du 21^{ème} siècle (Lebourgeois et al., 2010; Vitasse et al., 2011) et peuvent permettre aux espèces de rester en synchronie avec les facteurs abiotiques saisonniers, s'ils ne conduisent pas à l'asynchronie entre plantes et pollinisateurs par exemple (Parmesan, 2006). Aussi, des décalages phénologiques des insectes ont aussi été mis en évidence suite au changement climatique (Bartomeus et al., 2011, 2013a; Roy and Sparks, 2000). Une augmentation des températures de 1°C pourrait ainsi décaler de 2 à 10 jours la date de première apparition et de pic pour la plupart des papillons en Angleterre (Roy and Sparks, 2000). Récemment, des auteurs ont montré théoriquement que les attributs phénologiques, i.e. début, fin et durée de floraison ou d'émergence des pollinisateurs, sont de forts déterminants de la robustesse du réseau : des extinctions en début ou fin de saison n'ont pas les mêmes conséquences sur le réseau, et des extinctions de plantes impactent différemment le réseau que des extinctions d'insectes (Ramos-Jiliberto et al., 2018). De plus, les perturbations environnementales ayant lieu au début ou à la fin de chaque saison menacent particulièrement la persistance des espèces et l'intégrité des communautés (Ramos-Jiliberto et al., 2018), comme les épisodes de gel en début de saison ou les épisodes caniculaires en fin de saison affectent la démographie des espèces et les interactions interspécifiques (Inouye, 2008; Vázquez et al., 2017).

La réponse physiologique des espèces

Enfin, des changements physiologiques des espèces peuvent leur permettre de faire face à un contexte climatique variable (Hoffmann and Sgrò, 2011; Parmesan, 2006). Les espèces pourraient ainsi modifier leur tolérance à des conditions climatiques changeantes. Bien que ces réponses physiologiques des espèces soient moins documentées que les réponses spatiales ou temporelles, il a été rapporté, par exemple, que certaines plantes avaient tendance à développer moins de stomates en réponse aux émissions de CO₂ (Beerling and Kelly, 1997), et à être plus petites que par le passé en réponse à l'augmentation des températures (Sheridan and Bickford, 2011). Comme pour les réponses temporelles, une partie de ces réponses physiologiques est probablement explicable par la plasticité phénotypique. Les démonstrations de réponses évolutives en réponse au changement climatique demeurent plus rares, en partie parce que la plasticité phénotypique dépasse ou masque souvent les changements évolutifs (Lavergne et al., 2010). L'intensité et la rapidité du changement climatique actuel ne permettent qu'une réponse évolutive limitée des espèces (Huntley, 2007).

Malgré ces études portant sur les réponses spatiales, temporelles et physiologiques principalement dans le cas des espèces rares, menacées et des espèces forestières dans les zones de montagne, la littérature scientifique documente peu la réponse de la flore commune, et de la flore des plaines aux changements climatiques.

b) Agriculture et conséquences sur la biodiversité

Les milieux agricoles occupent 53,2 % de la surface du territoire en France (Agreste, 2016; 38,5 % à l'échelle mondiale, FAO, 2011) et sont caractérisés notamment par une biodiversité particulière, spécialiste de ces habitats pour certains groupes (plantes messicoles et adventices des cultures, insectes, chiroptères, avifaune...) et en déclin ces dernières décennies (Andreasen et al., 1996; Baessler and Klotz, 2006; Donald et al., 2001; Fried et al., 2009; Gaba et al., 2016; Geiger et al., 2010; Hallmann et al., 2017; Jeliakov et al., 2015; Sutcliffe and Kay, 2000; Teillard et al., 2015). En cause, l'intensification des pratiques agricoles, constituant la deuxième plus importante source d'érosion de la biodiversité (Maxwell et al., 2016). L'intensification de l'agriculture produit plusieurs mécanismes qui se combinent. La simplification et l'homogénéisation des paysages notamment par remembrement, la disparition des prairies et de l'élevage, ainsi que des éléments semi-naturels que sont les haies, les mares, les murets, des éléments procurant des sites de nidification ou des ressources alimentaires indispensables à la survie des insectes. A ceci s'ajoute le travail du sol plus important et l'utilisation de plus en plus intense des intrants chimiques, notamment les engrais, les fertilisants, les herbicides et les insecticides, qui jouent un rôle important en éliminant la flore et les plantes sauvages dont se nourrissent les insectes (Gaba et al., 2016; Goulson et al., 2015). Les multiples facettes du degré d'intensification agricole peuvent être récapitulées par la quantité d'intrants par hectare (Pe'er et al. 2014) et sont reconnues pour affecter la biodiversité sur de multiples échelles taxonomiques.

La biodiversité des milieux agricoles est salutaire à un certain nombre de services à l'agriculture, notamment parce qu'elle contribue à augmenter les rendements (Maine and Boyles, 2015; Phalan et al., 2011, 2016; Pywell et al., 2015). En effet, une étude récente a comparé les rendements des cultures dans un paysage agricole à l'échelle de l'exploitation et a montré un effet positif de la présence de zones dédiées à la faune sauvage sur les rendements des cultures, effet qui augmente avec le temps (réduction jusqu'à 38% des rendements des cultures dans le cas d'absence de zone dédiée à la faune sauvage, Pywell et al., 2015). Dans le cas du service de pollinisation des cultures, une évaluation à l'échelle des parcelles agricoles a montré que ce service diminuait à mesure que la distance aux habitats semi-naturels augmentait (Ricketts et al., 2008). Alors que 75 % des cultures sont reconnues comme étant dépendantes au moins en partie des pollinisateurs pour leur reproduction, des

évaluations à long terme admettent que 35 % de la production alimentaire de ces cultures est soutenue par le service de pollinisation et que jusqu'à 8 % de la production alimentaire pourrait être perdue en l'absence de pollinisateurs (Aizen et al., 2009; Klein et al., 2007). Des travaux récents ont montré que l'augmentation de l'intensification des pratiques n'augmentait pas la production des cultures dépendantes des pollinisateurs (Deguines et al., 2014), suggérant que la culture de certaines espèces ne peut composer sans la biodiversité. En Allemagne, le déclin de la biomasse des insectes volants a été récemment quantifié à 76 % en moyenne sur les 30 dernières années dans les aires protégées au sein de paysages agricoles, un bouleversement des communautés d'insectes résultant le plus plausiblement des changements liés aux pratiques agricoles (Hallmann et al., 2017). En absence d'insectes pollinisateurs, 60 % des 2,5 millions de ruches des Etats-Unis sont apportées chaque année vers la Californie pour polliniser les cultures d'amandiers (représentant 80% de la production mondiale d'amandes, Klein et al., 2012), le prix de location d'une colonie ayant triplé entre 1995 et 2006 passant de \$ 35 à \$ 136 (Sumner and Boriss, 2006). Ces travaux soulignent la vulnérabilité de l'agriculture mondiale au déclin des pollinisateurs notamment ; cette dépendance a été chiffrée à plus de 150 milliards de dollars/an (Gallai et al., 2009). La dégradation des communautés de pollinisateurs réduit les rendements des cultures dépendantes aux pollinisateurs (Aizen et al., 2009; Klein et al., 2007; Zulian et al., 2013), et seule une proposition d'évaluation du potentiel relatif de pollinisation basée sur les habitats disponibles pour les pollinisateurs a été réalisée en Europe. Celle-ci a montré une augmentation du potentiel de pollinisation le long d'un gradient Nord/Sud suivant les températures et une réduction de 25 à 32 % de la production totale des cultures dépendantes aux pollinisateurs en cas d'absence d'insectes pollinisateurs (Zulian et al., 2013).

Étant donné les difficultés méthodologiques d'évaluation du service de pollinisation sur de grandes surfaces (Liss et al., 2013), la littérature scientifique fait état du besoin crucial d'un indicateur du service de pollinisation à large échelle, d'une part pour évaluer ce service, mettre en lumière les zones de service de pollinisation limité nécessitant la mise en place de mesures pour soutenir les communautés d'insectes et établir des liens de causalité entre baisse des pollinisateurs et variables environnementales, et d'autre part, pour mettre en relation les modifications de la flore sauvage avec le déclin des communautés de pollinisateurs. Les pratiques agricoles n'ont pas été le sujet de mon travail de thèse en tant que telles, le milieu agricole a été considéré comme un système d'étude pour proposer une nouvelle méthode d'évaluation du service de pollinisation.

c) Autres mécanismes influençant la biodiversité (non traités dans cette thèse)

D'autres mécanismes ont été documentés dans la littérature scientifique comme influençant la biodiversité : surexploitation des populations d'espèces sauvages, urbanisation qui engendre

fragmentation et perte des habitats naturels, invasions biologiques, pollutions multiples (liées aux pratiques agricoles, aux déchets domestiques, industriels), transport et production énergétique (Maxwell et al., 2016), tous sont liées aux activités humaines (Barnosky et al., 2011; Ceballos et al., 2015; Chapin et al., 2000; Vitousek, 1997).

L'urbanisation est la troisième cause d'érosion de la biodiversité (Maxwell et al. 2016) et représente 5,5 % du territoire en France métropolitaine et 21 % en Île-de-France, département le plus urbanisé de France (IAU, 2012). Le milieu urbain est caractérisé par une hétérogénéité des habitats (ou micro-habitats) étant donnée la multiplicité des structures urbaines (34 classes d'habitats en moyenne pour 4 km² en milieu urbain vs 20 classes d'habitats en moyenne pour 4 km² en milieu agricole, IAU, 2012). La ville est définie également par des petites surfaces en espaces ouverts (mais également la ville présentant la plus petite surface en espace vert par habitant d'Europe, soit 14,5 m², APUR, 2004; Paris est la ville la plus dense d'Europe, plus de 21 000 habitants/km², INSEE, 2014), des habitats fragmentés, une forte dynamique, un îlot de chaleur urbain, une circulation des vents modifiée par le bâti, des pollutions multiples (chimiques, olfactives, sonores et lumineuses) et constitue un carrefour de voies de communications. Ces caractéristiques du milieu urbain ont un effet sur la physiologie, la phénologie et le cycle de vie des espèces.

Il a été établi que les espèces présentes en ville sont principalement des espèces très mobiles, pionnières (Muratet et al., 2017), caractérisées par une vie courte et une forte fécondité. Elles sont, adaptées à la sécheresse et aux fortes chaleurs, tolérantes à la pollution des villes, si elles ne sont pas impactées par celle-ci, et aux origines multiples. En effet, des travaux montrent que le préférentiel thermique des espèces est plus élevé en milieu urbain (cas des oiseaux, communication personnelle F. Chiron 2016) et que ce préférentiel thermique moyen des espèces a augmenté dans le cas de la flore de Paris depuis 130 ans (Omar et al., en préparation). L'îlot de chaleur urbain a des conséquences sur les espèces de plantes qui fleurissent plus tôt en ville qu'à la campagne (Provendier, 2017). En général, les pollinisateurs communs fuient le milieu urbain. Seuls les hyménoptères parviennent à s'installer en ville et plusieurs taxons d'abeilles solitaires y trouvent des conditions favorables (Deguines et al., 2012). Ce qui a pour conséquence une pollinisation réduite dans les paysages fragmentés (cas du succès reproducteur du lotier, Pellissier et al., 2012) : les insectes pollinisateurs visitent les fleurs de proche en proche et transportent le pollen sur de petites distances en milieu fortement urbanisé (9 m en moyenne, Muratet and Machon, 2008). Il a été également rapporté une adaptation rapide de certaines espèces, comme des capacités de dissémination des graines en milieu urbain (cas de *Crepis sancta*, Cheptou et al., 2008). Une étude a révélé l'homogénéité des espèces en milieu urbain : 41 % de la flore des pieds d'arbres est partagée entre plusieurs villes européennes,

dominée par un faible nombre d'espèces et 20 % de la flore spontanée en ville est composée d'espèces d'origine exotique, soit deux fois plus qu'à la campagne (Wittig and Becker, 2010). Néanmoins, des travaux récents ont rapporté que les aménagements et espaces dédiés à la biodiversité pouvaient constituer des refuges pour les espèces sauvages et accueillir une diversité végétale, possible ressource pour les pollinisateurs et autres groupes (Madre et al., 2014; Torres et al., en préparation).

Les différents mécanismes évoqués précédemment, et d'autres non traités, impactent les espèces végétales mais aussi les espèces d'insectes dans le cadre de leurs relations mutualistes particulières.

d) Particularités des relations plantes-pollinisateurs

Les communautés de plantes et d'insectes pollinisateurs sont liées par la pollinisation. La pollinisation est un processus de transfert de grains de pollen depuis l'étamine, structure reproductrice mâle des fleurs, vers le pistil, structure reproductrice femelle contenant l'ovaire. C'est une étape déterminante de la reproduction des Angiospermes, permettant la production de fruits et de graines. La pollinisation implique au moins en partie des animaux pour 87.5 % plantes à fleurs sauvages (Ollerton et al., 2011) et 75 % (Klein et al., 2007) des espèces cultivées, soit la majorité des plantes, les autres espèces étant pollinisées par le vent (12 %, Ollerton et al., 2011), l'eau, ou capables d'auto-pollinisation. Le maintien et la stabilité des populations de plantes sauvages et des rendements des espèces cultivées dépendantes des pollinisateurs pour la production de fruits sont ainsi assurés par les communautés de pollinisateurs sauvages et domestiques grâce à la pollinisation (Aizen et al., 2009; Biesmeijer et al., 2006; Fontaine et al., 2005; Klein et al., 2007; Zulian et al., 2013). Les plantes à fleurs constituent en retour des ressources alimentaires (nectar et/ou pollen), indispensables à la survie de l'ensemble des pollinisateurs. Cette relation mutualiste entre plantes et pollinisateurs est ancienne, supposée à environ – 160 millions d'années, comme en témoignent des fossiles d'insectes couverts de pollen ou à morphologie particulière (Penalver et al., 2012; Poinar and Danforth, 2006) et d'interactions entre plantes et pollinisateurs (Ramírez et al., 2007; Ren, 1998). Celle-ci s'est probablement répandue avec l'apparition des plantes à fleurs datée à environ -130 millions d'années. La coévolution entre plantes à fleurs et insectes pollinisateurs serait à l'origine de la diversité des Angiospermes (Proctor et al., 1996).

Il est aujourd'hui impossible d'ignorer que la crise de la biodiversité (Barnosky et al., 2011; Ceballos et al., 2015; Chapin et al., 2000; dont les causes sont bien identifiées et documentées dans la littérature scientifique, Maxwell et al., 2016; Vitousek, 1997) touche aussi les communautés d'insectes pollinisateurs, des travaux ayant fait état du déclin des insectes sauvages et domestiques (Hallmann

et al., 2017; Potts et al., 2010a). Les causes générales du déclin des insectes sont désormais bien connues (Godfray et al., 2014; Goulson et al., 2015; Potts et al., 2010b, 2016; Sánchez-Bayo et al., 2016; Vanbergen and Initiative, 2013), comme étant les changements d'usage des sols et la perte ou fragmentation des habitats semi-naturels en résultant (Hendrickx et al., 2007; Steffan-Dewenter et al., 2002), l'augmentation de l'usage des pesticides et la pollution environnementale liée à l'intensification de l'agriculture (Green, 2005; Hossard et al., 2017), le déclin des ressources alimentaires disponibles (Baude et al., 2016; Biesmeijer et al., 2006), les espèces exotiques envahissantes (Stout and Morales, 2009; Thomson, 2006), la dissémination des agents pathogènes (Cox-Foster et al., 2007), et le changement climatique (Maxwell et al., 2016). Tous les insectes ne déclinent pas de la même manière. Par exemple, des disparités de tendances temporelles entre genres d'abeilles calculées sur 140 ans en Amérique du Nord ont été mises en évidence (Bartomeus et al., 2013b), en fonction de la taille corporelle, l'alimentation et la phénologie des espèces. Des disparités d'extinctions ont été soulignées dans la saisonnalité des pollinisateurs également, les pollinisateurs de fin d'été étant les plus menacés en Angleterre (Balfour et al., 2018), dépendant d'une ressource florale de fin d'été principalement constituée d'herbacées en déclin en lien avec l'intensification de l'agriculture (Ollerton et al., 2014; Robinson and Sutherland, 2002) et les changements d'usage des sols (Balfour et al., 2018).

Des déclinés parallèles entre plantes et pollinisateurs ont été documentés à partir d'extinction locales d'espèces (Balfour et al., 2018; Biesmeijer et al., 2006) ou d'évaluation des tendances temporelles d'espèces (Carvell et al., 2006) sur de longues périodes de temps (Balfour et al., 2018; Scheper et al., 2014). Ainsi, les espèces végétales strictement dépendantes des pollinisateurs pour leur reproduction sont particulièrement vulnérables à la réduction des communautés de pollinisateurs (Ashman et al., 2004) et les pollinisateurs dépendants de peu de plantes présentent les décroissances les plus importantes. La forte proportion d'espèces de plantes à fleurs dépendantes des pollinisateurs pour leur reproduction (87.5 % selon Ollerton et al., 2011) renforce la question sur les conséquences potentielles du déclin des pollinisateurs pour la flore sauvage et cultivée (Ollerton et al., 2011).

B. Outils pour détecter et documenter les changements de composition des communautés végétales

Cette partie propose des outils pour détecter et rendre compte des modifications de la biodiversité en contexte de changement global. Dans une première partie, nous aborderons l'intérêt d'étudier les espèces communes, éléments constituant majoritairement les écosystèmes en abondance, pour

détecter des changements subtils liés aux mécanismes évoqués dans la partie précédente. Dans une seconde partie, nous présenterons les programmes de sciences participatives en biodiversité, des outils pour réaliser le suivi d'espèces communes à l'échelle nationale et sur de longues périodes de temps. Enfin, nous exposerons, dans une troisième partie, comment les suivis à larges échelles spatiale et temporelle permettent l'élaboration d'indicateurs, outils de réflexion sur la biodiversité.

a) L'intérêt de l'observation de la flore commune

Dans ce contexte de changement global, de nombreuses études ont, dans un premier temps, eu pour objet d'évaluer localement les conséquences des pressions humaines sur les espèces rares ou en voie d'extinction pour deux raisons. D'une part, la recherche des mécanismes conduisant les espèces au bord de l'extinction a constitué un paradigme fondateur en biologie de la conservation (Norris, 2004) et d'autre part, les études réalisées à une échelle plus globale aurait nécessité la mise en œuvre de mesures coûteuses. En effet, afin de quantifier l'ampleur de la perte de biodiversité depuis la signature de la Convention pour la Diversité Biologique en 1992, il convient de tenir compte de la complexité de la notion biodiversité elle-même, de la multiplicité des pressions qui s'exercent sur elle, de la diversité des mécanismes de réponse des organismes, des populations et des communautés (plasticité, adaptation, réorganisation des assemblages d'espèces), à de multiples échelles de temps et d'espace. De plus, les espèces rares ou menacées d'extinction représentent une faible part de l'abondance totale des espèces dans les écosystèmes par opposition aux espèces abondantes constituant le socle de base, la structure et les fonctions des écosystèmes, contribuant de façon disproportionnée au nombre d'individus et à la biomasse des assemblages (Gaston and Fuller, 2008).

Comment définir une espèce abondante, une espèce commune ? Par opposition au caractère commun, plusieurs formes de rareté des espèces ont été définies (Rabinowitz, 1981) selon trois paramètres : l'abondance locale, la répartition géographique et la spécialisation à l'habitat. Ainsi une espèce peut être abondante soit par une grande aire de répartition, par une abondance locale élevée et/ou par une large amplitude d'habitats, définissant ainsi un gradient entre le caractère rare ou commun. Cette définition dépend étroitement de l'écologie des espèces et de l'échelle spatiale considérée. Depuis quelques années, ces espèces communes sont regroupées sous le terme de nature ordinaire, c'est-à-dire une nature proche, que les humains rencontrent quotidiennement (Beau, 2017). D'autres définitions ont été proposées, relatives à une vision anthropocentrique selon laquelle la nature ordinaire est un type d'espace intermédiaire, entre les espaces artificiels et ceux purement naturels, ou relatives à une vision anthropogénique où la nature ordinaire est celle dont le fonctionnement est

soumis à des forçages anthropiques et environnementaux, soit non entièrement contrôlée par l'humain (Godet, 2010).

Suivre et évaluer les changements d'abondance des espèces communes implique d'associer aux approches expérimentales classiques de la recherche, une approche basée sur l'observation permettant d'appréhender la diversité et la complexité des réponses des espèces. La collecte d'informations sur les espèces communes requiert un grand nombre de données, récoltées de façon très standardisée pour être utilisables et comparées dans le temps et l'espace. Quantifier la composition et la dynamique de la biodiversité à grande échelle spatiale et temporelle permet de déterminer avec précision les impacts des changements globaux et la capacité des espèces à y faire face (Henry et al., 2008). Les suivis extensifs de la biodiversité permettent ainsi d'estimer des effets diffus et de construire des scénarios de biodiversité (Couvet et al., 2011).

- b) Les programmes de sciences participatives, des suivis porteurs d'un triple enjeu scientifique-pédagogique-politique

Les suivis standardisés, menés à long terme jouent un rôle central en écologie (Likens, 1983; Strayer et al., 1986). Ces suivis de la biodiversité permettent de signaler des changements subtils dans la composition des communautés, de la phénologie, en lien avec l'écologie du paysage et la macroécologie, ainsi que des changements portant sur les espèces, les populations, les communautés et les écosystèmes (Dickinson et al., 2012). Dans ce contexte, les programmes de sciences participatives, définis comme l'implication de volontaires dans la recherche (Dickinson et al., 2010), représentent un outil puissant et utile et jouent un rôle important dans la conservation biologique grâce à la mise en place de programmes de suivi de la biodiversité à larges échelles spatiales et temporelles (Devictor et al., 2010). Ces programmes permettent également à des observateurs d'élaborer un savoir communautaire (Charvolin et al., 2007) et sont l'objet d'abondantes recherches sur la biodiversité (Theobald et al., 2015). Ceux-ci considérés comme un outil puissant pour relever un certain nombre de défis qui se posent dans le domaine de la biologie de la conservation (McKinley et al., 2017).

En plus de présenter l'intérêt de former des jeux de données importants sur de larges échelles spatiale et temporelle, ces démarches contribuent à sensibiliser les participants aux questions environnementales en lien avec la crise de la biodiversité (Johnson et al., 2014). Il a été reporté plusieurs fois que le manque de connaissances sur la biodiversité représentait une menace sur l'efficacité des mesures de conservation (cas des ruches d'abeilles domestiques en compétition avec

les pollinisateurs sauvages, Cane and Tepedino, 2017; Wilson et al., 2017). Par le bénéfice éducatif pour les participants, ces programmes constituent un outil de sensibilisation sur la nature et sur la biodiversité et un moyen de lutte contre l'ignorance scientifique. Ainsi, par ces différents aspects, les programmes de sciences participatives permettent d'étudier des aspects majeurs des impacts des changements globaux sur la biodiversité notamment.

Initié en 1989 par le Muséum national d'Histoire naturelle et un ensemble d'associations partenaires, l'ensemble des observatoires citoyens de Vigie-Nature résulte de la collaboration entre des équipes de recherche qui fournissent des protocoles et analysent les données, des réseaux d'observateurs bénévoles qui récoltent les données et des associations partenaires qui animent et dynamisent les échanges entre les parties prenantes des programmes. Vigie-Nature est un programme de sciences participatives destiné à suivre les espèces communes (faune et flore) à l'échelle nationale, grâce à des réseaux d'observateurs volontaires. Ces observatoires reposent d'une part sur des protocoles rigoureux, permettant de récolter des données standardisées, comparables, porteuses d'informations sur les conditions locales (météorologiques, degré d'urbanisation ou de fragmentation de l'habitat, etc.) et l'état de la biodiversité, et d'autre part, sur le nombre et donc la force d'échantillonnage des observateurs bénévoles. Ces dispositifs participatifs, dialogues entre société civile et recherche, ne fonctionnent que si l'objectif se trouve à l'intersection des intérêts du chercheur, de ceux des observateurs, et de ce qu'il est possible d'observer en fonction des compétences du public que l'on souhaite mobiliser (Cooper et al., 2007). Ainsi, ces observatoires de sciences participatives sont porteurs d'un triple-objectif : (1) scientifique par l'évaluation des variations d'abondance des espèces dans les communautés et la recherche des causes de ces variations (changements globaux liés aux activités humaines, à la fragmentation des habitats ou aux changements climatiques, modification de pratiques...) ; (2) pédagogique par la valeur éducative et la sensibilisation de ces programmes de sciences participatives ; (3) politique par l'élaboration d'indicateurs de biodiversité, synthèse des informations sur l'état de la biodiversité dans des conditions et à un instant donnés.

c) Les indicateurs, des outils de communication et d'évaluation de l'état de la biodiversité

Les suivis standardisés de la faune et de la flore permettent l'évaluation de la biodiversité dont l'enjeu est d'établir des indicateurs de biodiversité, c'est-à-dire une synthèse des informations sur l'état de la biodiversité dans des conditions et à un instant donnés. Cet outil de communication et d'analyse entre différentes disciplines (économie, sociologie, biologie, anthropologie, etc.) est aussi un outil de réflexion et de concertation pour les décideurs, les gestionnaires et l'ensemble des acteurs de la biodiversité. Cet outil a pour objectif de rendre compte des valeurs de la biodiversité et mobilise pour

cela des cadres conceptuels très divers liés à des approches philosophiques, éthiques, économiques, sociologiques ou écologiques (Primack et al., 2012).

Parmi les multiples indicateurs de biodiversité définis aujourd'hui, caractérisant la patrimonialité de la biodiversité, son caractère fonctionnel, ou encore l'état, les pressions ou les réponses des espèces, les services écosystémiques constituent un type d'indicateur proposé par les sciences de la conservation à la fin du 20^{ème} siècle, dont l'objet est de prendre en compte les enjeux socio-économiques liés à la fonctionnalité des écosystèmes (Daily, 1997; Ehrlich and Ehrlich, 1992; Ehrlich and Mooney, 1983). L'avantage du concept est i) d'être compris par les acteurs sociaux, ii) de pouvoir être approfondi scientifiquement, notamment par les économistes, iii) d'élargir les enjeux économiques, prenant en compte de manière beaucoup plus large les valeurs de la biodiversité, d'aller au-delà du marché des ressources génétiques et pharmacologiques (manière majeure dont la valeur économique de la biodiversité est déclinée à Rio, Aubertin et al., 2016). Plusieurs grands types de services écosystémiques sont reconnus, dont les services d'approvisionnement correspondant à ce qui est directement extrait des écosystèmes, les services culturels correspondant aux bienfaits immatériels issus des écosystèmes, les services de régulation et les services de soutien (Primack et al., 2012). Cette conceptualisation des services écosystémiques permet l'attribution de valeurs économiques à la biodiversité notamment (Primack et al., 2012). Le service de pollinisation fait partie des services de régulation et n'a pas bénéficié d'une évaluation à l'échelle nationale à ce jour compte tenu des difficultés et de la variabilité méthodologiques (Liss et al. 2013).

C. Orientations et plan de la thèse

De nombreux changements au sein de la flore et les mécanismes associés en contexte de changement global sont documentés dans la littérature scientifique principalement dans des espaces et des habitats particuliers, à une échelle locale, sur un type d'espèces particulières. Or la littérature scientifique a mis en évidence une réponse temporelle d'espèces communes d'autres groupes taxonomiques à l'échelle nationale. Cette thèse a pour objectif général d'évaluer les changements au sein des communautés végétales liés aux changements globaux, en s'intéressant particulièrement aux effets du changement climatique et des interactions plantes-pollinisateurs.

Parmi l'ensemble des espèces connues (1 729 081 espèces d'Eucaryotes sur 8 à 12 millions d'espèces dans le monde, Barnier et al., 2018), la richesse globale des plantes vasculaires a été estimée d'une part, à ~ 375 000 espèces sauvages (Paton et al., 2008) et d'autre part, à ~ 35 000 espèces cultivées (Khoshbakht and Hammer, 2008). Respectivement, 87.5 % (Ollerton et al., 2011) et 75 % (Klein et

al., 2007) des espèces dépendent au moins en partie des pollinisateurs pour leur reproduction. Mes travaux se sont basés sur la flore sauvage et cultivée de France et de Grande-Bretagne. Au total, 6310 espèces sauvages ont été définies en France métropolitaine (FCBN, 2018; Vallet, 2017) et 1885 taxons estimés en Grande Bretagne (Hill et al., 2004) dont environ 900 espèces dépendantes au moins en partie des pollinisateurs pour leur reproduction en Grande-Bretagne (Fitter and Peat, 1994; Hill et al., 2004; Redhead et al., 2018). Ce travail fondamental repose sur une partie de cette diversité végétale, la flore commune, pour comprendre les changements de composition des communautés et d'abondance des espèces dans un contexte de changements environnementaux. Des approches méthodologiques, de création d'indicateurs, et analytiques, d'analyse de jeux de données de biodiversité, sur des suivis nationaux et à long terme ont été mises en œuvre pour caractériser les réponses temporelle et spatiale de la flore sauvage et cultivée au changement climatique d'une part et au déclin des pollinisateurs d'autre part.

Cinq questions ont été abordées au cours de ce travail :

- Peut-on détecter une réponse des communautés végétales au changement climatique en France (Chapitre II) ?
- Comment les paramètres de construction de l'indice de préférence thermique des espèces influencent la détectabilité de la réponse des communautés végétales au changement climatique (Chapitre III) ?
- Les communautés végétales des différents types d'habitats présentent-elles des disparités de réponse au changement climatique (Chapitre IV) ?
- Les tendances temporelles des espèces constituant la flore commune sont-elles influencées par le changement climatique et le déclin des pollinisateurs (Chapitre V) ?
- Comment évaluer le service de pollinisation à l'échelle nationale et détecter un patron spatial en milieu agricole (Chapitre V) ?

L'ensemble de ce travail s'attache à évaluer les changements de composition des communautés et d'abondance des espèces végétales dans un contexte de changements environnementaux. Plus précisément, nous avons cherché à détecter les changements de composition des communautés et d'abondance des espèces sauvages et les effets du changement climatique et des relations plantes-pollinisateurs. Nous avons également cherché à comprendre les liens entre plantes et pollinisateurs à

travers l'étude des impacts du déclin des pollinisateurs sur la flore sauvage et cultivée. Pour effectuer cette recherche, ce travail s'organise en cinq parties¹.

Dans une première partie, j'exposerai la méthodologie générale de l'ensemble de ce travail de thèse, à savoir la description des données floristiques et des données environnementales exploitées. Des données de plantes provenant de deux suivis de la flore sauvage ont été collectées, ainsi que des données d'occurrence d'espèces végétales en Europe de l'Ouest. Un ensemble d'attributs des espèces végétales (traits d'histoire de vie, formes de rareté des espèces, indices de spécialisation) ont été compilés ainsi que la phylogénie des espèces de plantes communes en Europe de l'Ouest. Concernant les variables environnementales, des données climatiques ont été assemblées sur une période allant de 1950 à 2017, un indicateur de l'intensité de l'agriculture et un potentiel relatif de pollinisation ont été rassemblés. Ces données ont été mises en relation avec les changements observés sur la flore sauvage et cultivée.

Dans une seconde partie, j'ai cherché à détecter des changements de composition de la flore à l'échelle nationale en lien avec le changement climatique. Cette partie s'appuie plus précisément sur un suivi de la flore de France, effectué dans tous types d'habitats entre 2009 et 2017 et sur des données climatiques. Nous avons cherché à répondre aux questions suivantes : la préférence thermique moyenne des communautés végétales a-t-elle changé au cours des neuf dernières années ? Ces changements sont-ils liés aux changements climatiques ? ou au cycle de vie des espèces ? Ce travail a fait l'objet d'un **premier article intitulé « Short-term climate-induced change in French plant communities »** (*Biology Letters*, révisions mineures).

Dans une troisième partie, après avoir mis en lumière une réponse nationale de la flore aux changements climatiques en France, j'ai cherché à évaluer dans quelle mesure les choix méthodologiques de calcul de l'indice de la préférence thermique des espèces de plantes ont des conséquences sur la détectabilité des réponses des communautés végétales aux changements environnementaux en prenant l'exemple du changement climatique. Plus précisément, nous avons calculé plusieurs indices de la préférence thermique des espèces variant selon trois paramètres : l'étendue spatiale des données d'observation des espèces, la variable bioclimatique et la résolution spatiale. Nous avons comparé ces indices entre eux et avec un indice qualitatif de la préférence thermique des espèces. Ainsi, nous avons cherché à répondre aux questions suivantes : les différents

¹ Les chapitres ayant fait l'objet d'articles sont résumés en première page du chapitre, l'intégralité des études étant disponible à la suite de ces résumés. Ces articles contiennent des détails, des analyses et des éléments de discussion qui ne sont pas mentionnés dans ces courtes introductions, volontairement synthétiques.

indices de préférence thermique (quantitatifs et qualitatif) sont-ils corrélés entre eux ? Les préférences thermiques moyennes des communautés végétales calculées à partir de chacun des indices permettent-elles de détecter des tendances temporelles similaires ? Ce travail a fait l'objet d'un **second article intitulé « The choice of bioclimatic variable and spatial scale critically influences the detectability of climate-driven changes in plant communities » (en préparation).**

Dans une quatrième partie, je cherche à préciser la réponse des communautés végétales au changement climatique dans les différents types d'habitats et plus particulièrement dans les milieux ouverts en France et en Grande-Bretagne. Cette partie s'appuie sur deux suivis de la flore sauvage en France et en Grande-Bretagne et sur deux indices de préférence thermique des espèces (un qualitatif et un quantitatif) suite aux travaux réalisés précédemment. Cette partie est la première étape d'un travail sur les réponses des espèces et des communautés au changement climatique dans les différents types d'habitats et plus particulièrement dans les milieux ouverts. Nous cherchons à répondre aux questions suivantes : y a-t-il des réponses particulières des communautés végétales au changement climatique en fonction des différents types d'habitats ? Peut-on mettre en évidence un phénomène d'homogénéisation biotique des communautés ? Quelle est la contribution des espèces à la tendance générale des communautés végétales, à la réponse aux changements climatiques ? Peut-on détecter un syndrome de traits plus général dans la réponse des espèces dans les différents types d'habitats ?

Dans une cinquième partie, je cherche à comprendre quelles sont les conséquences du déclin des pollinisateurs sur la flore sauvage et cultivée. Dans un premier temps, je me suis intéressée aux variations d'abondance de la flore sauvage et commune en France et à comprendre la réponse des espèces aux changements environnementaux. Plus précisément, nous avons cherché à savoir s'il y avait un signal phylogénétique des tendances temporelles de l'abondance des espèces ? Et si ces tendances temporelles des espèces étaient liées à la préférence thermique des espèces ou à la dépendance aux pollinisateurs ? Ce travail a fait l'objet d'un **troisième article intitulé « A nine-year monitoring scheme highlights a temporal decrease of common pollinator-dependent plant species nationwide and an increase of warm-adapted species » (en préparation).** Celui-ci constitue une première étape que je souhaite approfondir par l'analyse d'un ensemble d'attributs des espèces (traits d'histoire de vie et facettes de la rareté des espèces) pour comprendre comment une combinaison particulière de traits, soit un syndrome de trait, pourrait influencer la réponse des espèces aux changements environnementaux.

Dans un dernier temps, je me suis intéressée à l'évaluation du service de pollinisation, indispensable paramètre de la reproduction des plantes sauvages et cultivées. Ainsi, nous proposons de relier les

variations de rendements des espèces cultivées à leur dépendance aux pollinisateurs et à la qualité du paysage agricole, en termes de disponibilité des ressources pour les pollinisateurs et d'intensité de l'agriculture. Plus précisément, ce travail propose une nouvelle méthodologie pour calculer deux indices du service de pollinisation à l'échelle nationale (efficacité et stabilité) basée sur les rendements des cultures et la dépendance de ces cultures aux pollinisateurs. Dans le cas de l'évaluation du service de pollinisation en France, nous avons cherché à détecter les liens entre efficacité et stabilité du service de pollinisation en France, puis les liens entre ces indices, la disponibilité des ressources (alimentaire et de sites de nidification) pour les pollinisateurs et l'intensité de l'agriculture. Ce travail a fait l'objet d'un **quatrième article intitulé « New indices for rapid assessment of pollination services based on crop yield data: France as a case study »** (*Ecological indicators*, révisions majeures).

**I. MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE : SUIVRE LES ESPÈCES ET LES
COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES ET ÉTUDIER LES RELATIONS AVEC DES
VARIABLES ENVIRONNEMENTALES**



Armeria maritima, Cornwall, 23/06/2018

A. Description des données floristiques

Trois types de données ont été utilisés dans ce travail de thèse et sont présentées ci-après. Les données issues de suivi de la flore sauvage à larges échelles temporelles et spatiales, comprenant des données de présence et d'abondance des espèces au sein des communautés, soit les données des programmes Vigie-flore, British Countryside Survey, National Plant Monitoring Scheme. Ces données ont été utilisées pour détecter les changements d'abondance des espèces végétales ou au sein de la composition des communautés végétales. Les données d'occurrence d'espèces végétales, données non standardisées/protocoles, provenant des bases de données SOPHY, Tela Botanica et GBIF ont été utilisées pour estimer l'aire de distribution spatiale en Europe de l'Ouest des espèces végétales considérées dans le ce travail. Finalement, nous avons cherché à associer aux données de suivi de la flore sauvage, des caractéristiques sur les attributs des espèces (traits d'histoire de vie, préférences écologiques, facettes de la rareté) influençant leur performance et leur réponse spatio-temporelle à des changements biotiques et abiotiques. Nous avons également considéré les relations phylogénétiques entre les espèces étudiées.

a) Vigie-flore, un suivi participatif de la flore sauvage de France

L'observatoire Vigie-flore² est un programme de sciences participatives de Vigie-Nature créé en 2009. Fondé et porté conjointement par le Centre d'Écologie et des Sciences de la conservation (CESCO) du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) et l'association Tela botanica, le réseau des botanistes francophones, cet observatoire a la particularité d'associer botanistes amateurs, professionnels et chercheurs.

L'observatoire propose aux botanistes volontaires d'échantillonner les variations de l'abondance des espèces végétales en France. L'objectif est de suivre la dynamique temporelle des principales espèces de plantes communes de France, soit d'enregistrer les changements temporels de l'abondance de ces espèces dans les milieux les plus représentés de notre territoire, afin de déterminer quels sont les facteurs environnementaux et humains influençant l'abondance des espèces et la composition des communautés végétales. Un tel suivi à large échelle spatiale et temporelle permet ainsi d'évaluer l'état de la flore commune, à savoir les déclinés et les augmentations d'espèces dans les grands types d'habitats : milieux urbains, agricoles, ruraux, prairiaux et forestiers ; dans les différentes régions de France et d'en comprendre les causes. L'idée est de comprendre les changements de composition des communautés au cours du temps, l'impact du changement climatique sur les espèces, celui des

² Site internet du programme Vigie-flore : <https://vigienature.mnhn.fr/page/vigie-flore.html>

différentes pressions anthropiques comme la fragmentation des habitats, l'urbanisation croissante, les pratiques agricoles et d'étudier l'évolution des assemblages des espèces spécialistes, généralistes et celui des espèces invasives au sein des communautés afin de détecter un processus d'homogénéisation biotique de la flore commune.

Dans ce cadre, garantir la représentativité de la flore sauvage échantillonnée par rapport à la flore de France est un prérequis pour répondre à ces questions scientifiques. Un protocole d'échantillonnage rigoureux a été mis en place en s'inspirant de protocoles semblables de suivi de la flore à l'échelle nationale dans des pays voisins comme en Grande-Bretagne³ (Barr et al., 1993), en Irlande du Nord (Cooper et al., 2003) et en Suisse⁴ (Bühler and Roth, 2011). Ce protocole propose la récolte de données floristiques permettant d'effectuer des comparaisons spatiales et temporelles de la flore échantillonnée, et de récolter des données de présence et d'abondance des espèces. Pour participer au suivi des plantes à fleurs Vigie-flore⁵, les observateurs bénévoles choisissent une ou plusieurs mailles parmi les 5525 mailles définies en France selon un quadrillage systématique, espacées les unes des autres de 10 km. La maille est l'unité d'échantillonnage du programme Vigie-flore, soit un carré de 1 km de côté composée de 8 placettes principales (A à H) et 8 placettes de substitution si les principales sont inaccessibles (a' à h'), définies par des coordonnées GPS et disposées elles aussi de façon systématique dans une configuration préétablie (Figure 1). Chaque placette est composée de 10 quadrats de 1 m de côté formant un rectangle de 5 m X 2 m (Figure 1). Ce système de quadrats permet d'apporter une information sur l'abondance des espèces recensées, l'abondance d'une espèce étant estimée comme le nombre de quadrats dans laquelle elle est observée.

³ Site internet du British Countryside Survey : <http://www.countrysidesurvey.org.uk/> et du National Plant Monitoring Scheme : <https://www.npms.org.uk/>

⁴ Site internet du Biodiversity Monitoring Scheme : <http://www.biodiversitymonitoring.ch/fr/home.html>

⁵ S'inscrire au programme Vigie-flore : <https://vigienature.mnhn.fr/page/inscrivez-vous.html> et carte des mailles : <http://spaf.thyb.net/os/vf/MapVfMailles.php>

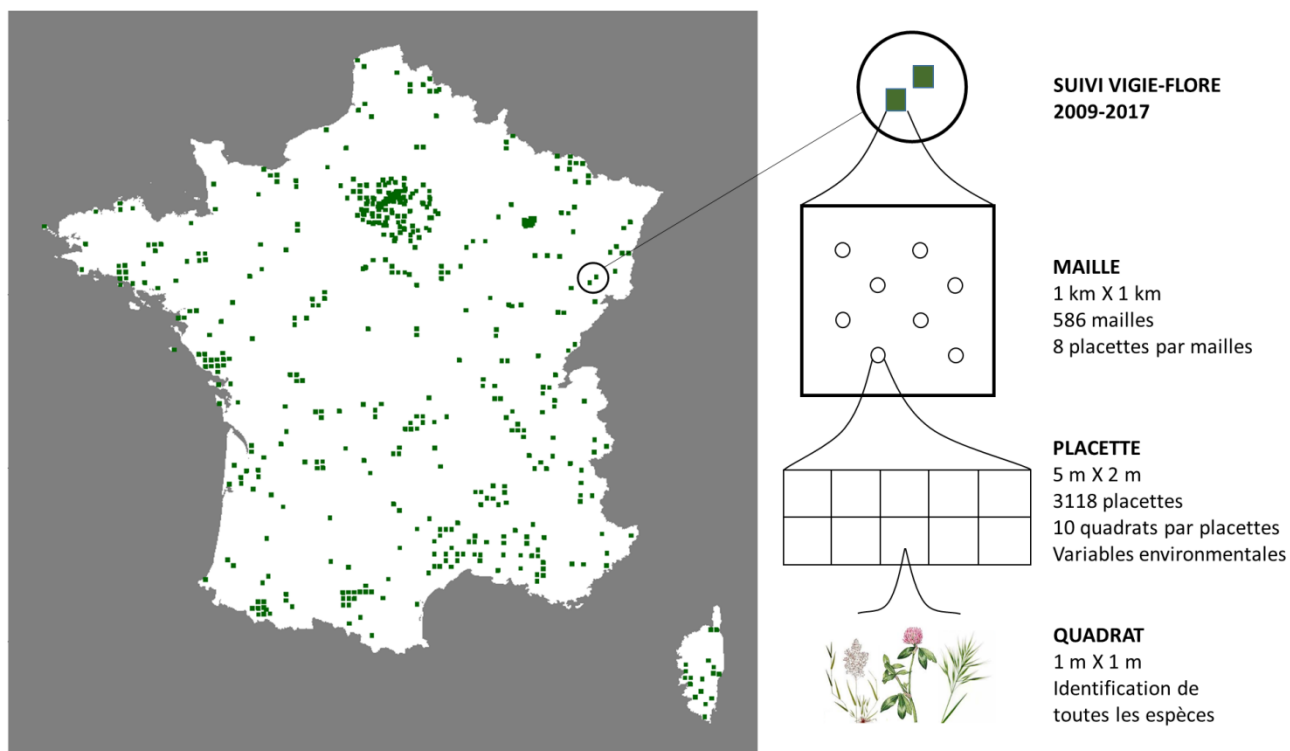


Figure 1. Distribution spatiale et structure hiérarchique des mailles Vigie-flore échantillonnées dans le cadre du suivi participatif. Disposition des 8 placettes principales dans une maille carrée de 1 km de côté. Les espèces végétales sont échantillonnées au sein des placettes. Une placette est composée de 10 quadrats de 1 m de côté, informatifs de l'abondance des espèces observées.

À la suite de l'attribution d'une maille, une carte détaillée au 1/25000^{ème} de la zone géographique et des huit placettes à inventorier est transmise à chaque observateur. Le suivi d'une maille complète (huit placettes) demande une à deux journées de terrain, voire plus, en fonction de la région biogéographique, de l'habitat des placettes, des connaissances botaniques des observateurs, soit un investissement important. Le protocole propose donc d'échantillonner la flore de chaque maille une fois par an, à la période de l'année la plus propice pour la détermination des espèces : en avril/mai pour les mailles des régions méditerranéennes, en juin/juillet pour celles des régions atlantiques et continentales et en juillet/août pour les mailles situées à plus de 1000 m d'altitude. Le protocole est un compromis entre un suivi complet de toutes les espèces d'une localisation y compris les espèces précoces et tardives et l'investissement possible de la plupart des observateurs, soit *in fine* la quantité de données récoltées.

Dans un premier temps, le travail de terrain consiste à trouver la placette avec les coordonnées GPS, ou la retrouver l'année suivante à l'aide des informations de l'année précédente, afin d'effectuer un inventaire de la flore. Une fois la placette localisée, plusieurs données environnementales telles que la pente, l'exposition, l'ombrage, le type de sol, les signes de dégradation éventuels et le type d'habitat

à l'aide de la typologie CORINE (COoRdination of INformation on the Environment) biotopes (Bissardon et al., 1997) sont renseignées. La nomenclature CORINE biotopes, adoptée par la commission européenne chargée de la coordination de l'information en environnement en 1991 (Moss and Wyatt, 1994), est une typologie arborescente numérique à huit niveaux qui permet de décrire les habitats naturels, semi-naturels et artificiels français à partir de l'étude de la végétation. Les grandes familles d'habitats distinguées sont : les habitats littoraux et halophiles, les milieux aquatiques non marins, les landes, fruticées et prairies, les forêts, les tourbières et marais, les rochers continentaux, éboulis et sables et les terres agricoles et paysages artificiels. Dans le cas de placettes agricoles, le type de culture est précisé par les observateurs, car il implique un assemblage d'espèces sauvages associées et certaines pratiques agricoles. Ces données sont autant d'informations importantes sur les conditions locales de la zone d'échantillonnage. L'inventaire exhaustif des espèces végétales présentes dans chaque quadrat est renseigné à la suite sur le bordereau de relevé floristique⁶. L'identification doit être réalisée jusqu'au niveau spécifique dans l'idéal. Dans un second temps, le travail consiste à saisir directement toutes les données dans la base de données SPAF⁷ (Suivi des Plantes à fleurs) du programme Vigie-flore.

Le CESCO participe au suivi de la flore sauvage en Île-de-France par l'échantillonnage de 50 mailles chaque année pendant les mois de juin et juillet (Figure 2). Ces 50 mailles, échantillonnées depuis 2005, ont fait l'objet d'un test du protocole de suivi de la flore sauvage en Île-de-France avant de lancer le programme à l'échelle nationale et ont été l'objet de deux doctorats en écologie soutenus en 2008 et 2011 (Abadie, 2008; Turcati, 2011). Une variété d'espèces ont été échantillonnées lors de ces campagnes de relevés Vigie-flore en Île-de-France dans différents types de milieux correspondant à 637 espèces, 93 familles botaniques, 348 placettes au sein des 50 mailles (quelques exemples sont présentés Figure 3).

⁶ Notice pour remplir le bordereau de relevé floristique Vigie-flore : https://vigienature.mnhn.fr/sites/vigienature.mnhn.fr/files/uploads/vf_Notice-bordereauVF.pdf et bordereau de relevé floristique Vigie-flore : https://vigienature.mnhn.fr/sites/vigienature.mnhn.fr/files/uploads/vf_BordereauVF.pdf

⁷ Site Internet de la base de données SPAF (Suivi des Plantes à Fleurs) : <http://spaf.thyb.net/> et aide explicative à la saisie des données en ligne : https://vigienature.mnhn.fr/sites/vigienature.mnhn.fr/files/uploads/vf_Notice-saisie-donn%c3%a9esVF.pdf



Figure 2. Distribution spatiale des 50 mailles Vigie-flore échantillonnées par le CESCO en Île-de-France.



Figure 3. Quelques espèces végétales échantillonnées sur des placettes Vigie-flore dans différents types d'habitat.

Ce suivi enregistre à ce jour 10 années de relevés floristiques en France dans tous types de milieux. Ce sont 586 mailles échantillonnées dans tous types de milieux par 321 observateurs bénévoles (Figure 1, Annexe 1 liste des observateurs). Au 27/02/2018, la base de données représentait 100 523 données d'observations sur 2 428 espèces (786 genres et 172 familles botaniques).

Basés sur des relations humaines entre chercheurs et observateurs, les observatoires de sciences participatives ont la particularité de favoriser les échanges entre la société civile et les équipes de recherche. Dans ce cadre, j'ai eu pour mission d'organiser des journées nationales de restitution autour du programme en Île-de-France auxquelles les observateurs du programme Vigie-flore sont invités chaque année. Les dernières ont eu lieu au MNHN à Paris, à la station d'écologie forestière de Fontainebleau, à la Bergerie nationale de Rambouillet ou encore à la réserve naturelle du site géologique d'Étréchy. Ces journées annuelles⁸ sont l'occasion de présenter les résultats issus des échantillonnages floristiques des observateurs Vigie-flore, d'offrir un cours de botanique sur des groupes particulièrement complexes et de proposer des discussions autour du protocole, de la flore, des différentes menaces, des outils de conservation... De plus, j'ai organisé des journées régionales de terrain autour du programme Vigie-flore pour stimuler le réseau des observateurs. Chaque année, elles ont eu lieu au cours de la période de relevés (entre avril et juillet) sur des mailles Vigie-flore de différentes régions et avaient pour objectif l'échantillonnage collectif de la flore des placettes. La localisation de ces journées régionales et quelques images de ces rencontres de terrain autour du programme Vigie-flore sont présentées Figure 4 (a, b, c).

⁸ Présentations et résultats du programme Vigie-flore diffusés lors des journées annuelles : <https://vigienature.mnhn.fr/page/bilans-et-journees-annuelles.html>

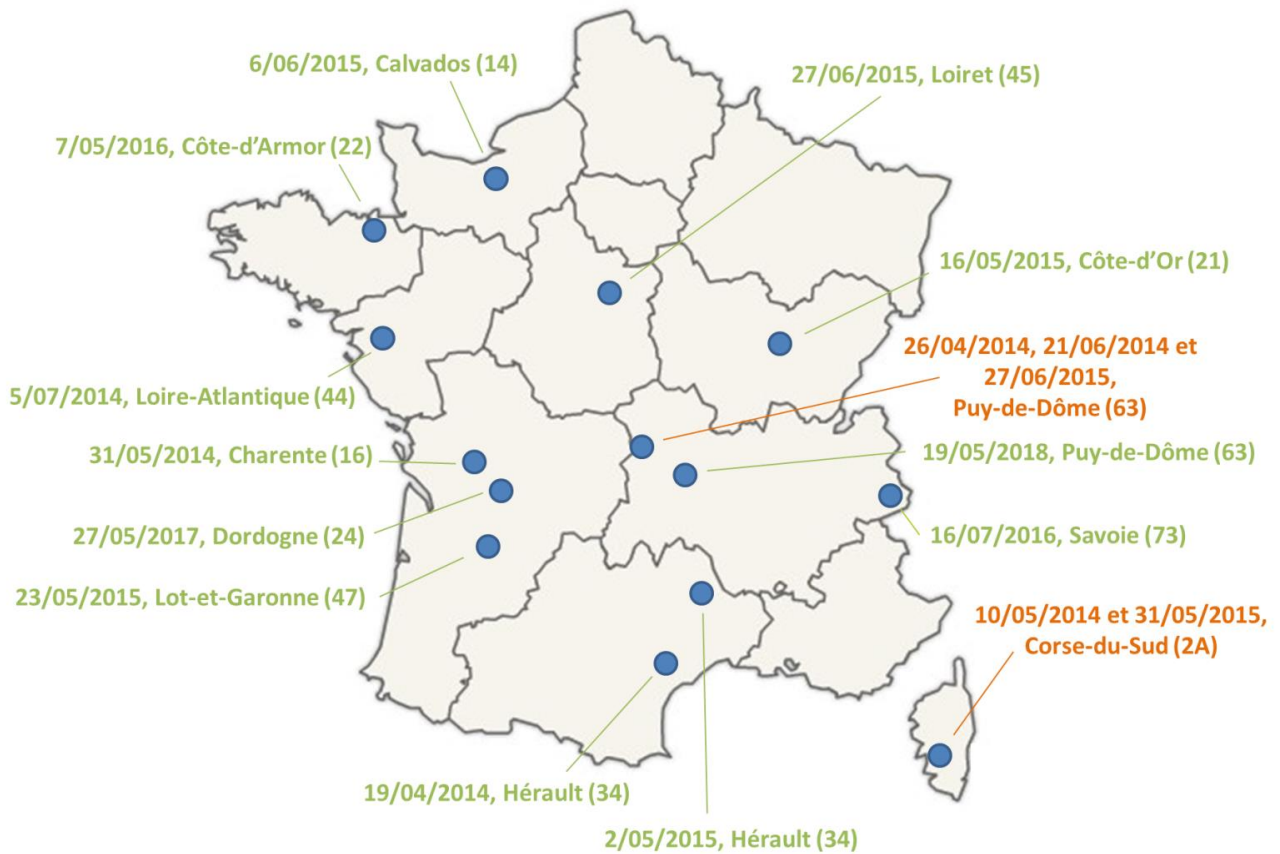


Figure 4. (a) Carte de l'ensemble des journées Vigie-flore organisées en régions sur une maille Vigie-flore pour animer le réseau et initier les botanistes au protocole Vigie-flore. Ces journées ont été organisées par l'équipe Vigie-flore en vert (Éloïse Noraz, Éric Motard, Sophie Dusz et **Gabrielle Martin** accompagnés ponctuellement par Ruddy Benezet dans l'Hérault, Johann Lallemand en Côte-d'Or, Christophe Monferrand dans le Lot-et-Garonne, Michèle van Panhuys dans le Calvados, Richard Chevalier, Angels Moragues et Michel Chantereau dans le Loiret) ou par les référents régionaux du programme Vigie-flore en orange (Élodie Texier et l'association U'Cardu en Corse, David Happe et Jean-Marc Fourvel en Auvergne).

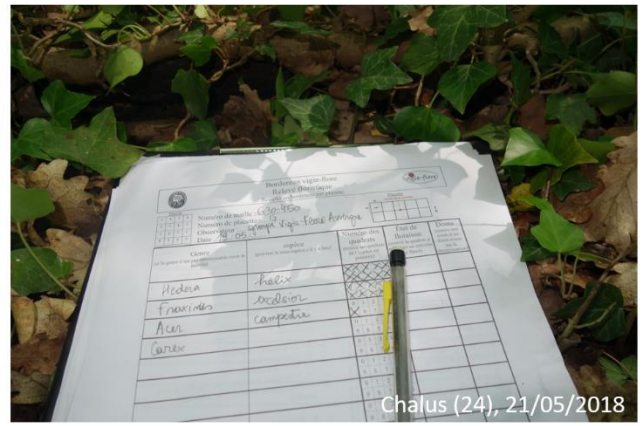


Figure 4. (b). Quelques souvenirs de ces journées en région.



Figure 4. (c) Quelques souvenirs des journées nationales.

- b) British Countryside Survey et National Plant Monitoring Scheme⁹ : deux suivis de la flore sauvage britannique

Le British Countryside Survey est un suivi des ressources naturelles en Grande-Bretagne. Ce suivi a été mis en place en 1978 et les sites sont échantillonnés à intervalle de temps discontinu (1978, 1990, 1998, 2007). L'objectif de ce suivi est de repérer les changements du paysage graduels et subtils qui se produisent au fil du temps (Countryside Survey data owned by NERC – Centre for Ecology & Hydrology in June 2018, Figure 5).

Le protocole d'échantillonnage de la flore présente une série de maille de 1 km de côté selon un quadrillage systématique du territoire. L'ensemble des mailles définies et échantillonnées constitue un échantillon représentatif de la flore de Grande-Bretagne. Lors de la campagne d'échantillonnage de 1978, 256 mailles ont été échantillonnées, puis 506 en 1990, 569 en 1998 et 591 en 2007. Au sein de chaque maille ont été définies entre 11 et 36 placettes dans différents types d'habitat (en moyenne 29 placettes). Le nombre total de placettes au sein d'une maille varie en fonction du paysage, la taille et la forme des placettes varient en fonction du type d'habitat (placettes linéaire ou de surface, présentant respectivement des longueurs ou des aires différentes en fonction du type de végétation, pour plus de détails sur le protocole d'échantillonnage et les types de placettes, voir Wood et al., 2017). Au total de 16 992 placettes ont été échantillonnées au sein de 591 mailles en Grande-Bretagne entre 1978 et 2007. La précision de relocalisation des placettes a été estimée à 85%.

⁹ Site internet du British Countryside Survey : <http://www.countrysidesurvey.org.uk/> et du National Plant Monitoring Scheme : <https://www.npms.org.uk/>

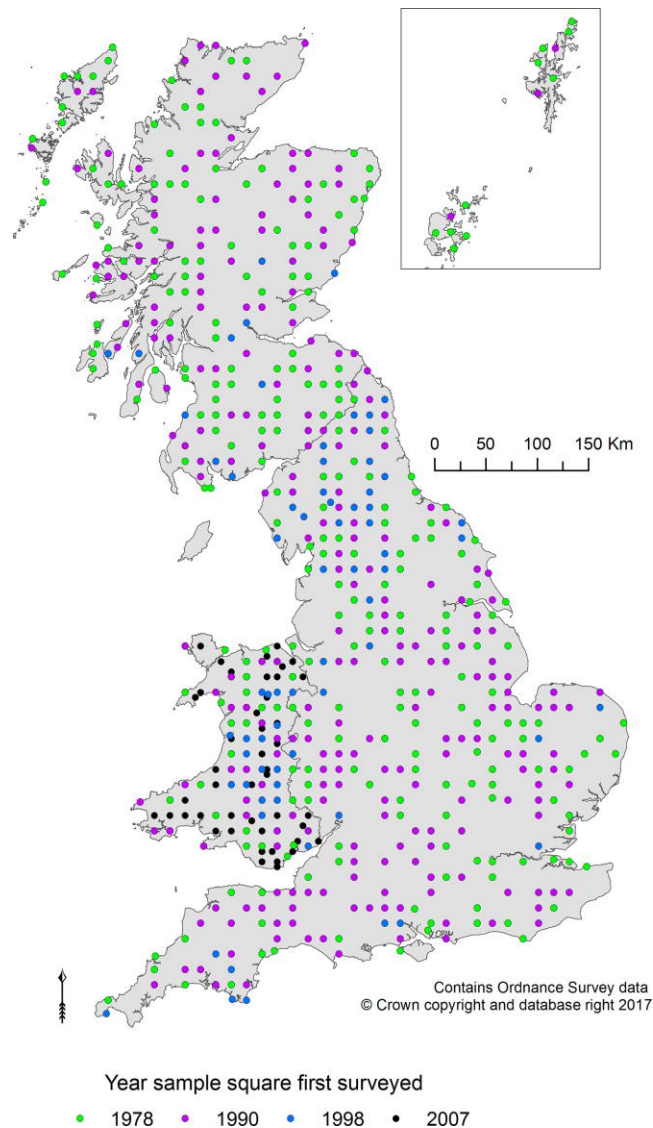


Figure 5. Distribution spatiale des sites suivis dans le cadre du British Countryside Survey en Grande-Bretagne entre 1978 et 2007 (tiré de Wood et al., 2017).

Le National Plant Monitoring Scheme est un suivi participatif de la flore en Grande-Bretagne ayant pour objet de collecter des données pour fournir des indicateurs annuels de changements de l'abondance et la diversité des plantes sauvages (Pescott et al., 2015, Annexe 4 pour la lettre de l'été du National Plant Monitoring Scheme présentant un article sur les similitudes et différences des programmes Vigie-flore et National Plant Monitoring Scheme). Mis en place en 2015, le protocole¹⁰ est semblable au protocole du British Countryside Survey (Wood et al., 2017). Les observateurs bénévoles s'attribuent une maille de 1 km de côté. Au sein de cette maille, le positionnement des placettes est réalisé par l'observateur en fonction du paysage, des types d'habitat et de la végétation. Cinq placettes doivent être positionnées en milieux semi-naturels si possible. La taille et la forme des

¹⁰ Protocole du National Plant Monitoring Scheme : https://www.npms.org.uk/sites/default/files/PDF/NPMS%20Guidance%20Notes_WEB_0.pdf

placettes varient en fonction du type d'habitat (placettes linéaire ou de surface, présentant respectivement des longueurs ou des aires différentes en fonction du type de végétation, pour plus de détails voir le protocole du National Plant Monitoring Scheme). L'observateur peut choisir entre 3 niveaux d'échantillonnage de la flore : la flore indicatrice¹¹, soit l'identification de 25-30 espèces indicatrices par habitat, la flore indicatrice élargie et la totalité des espèces (pour plus de détails, voir le site internet du programme). L'abondance des espèces est indiquée en pourcentage de recouvrement¹² (pour plus de détails, voir le protocole du National Plant Monitoring Scheme ou les différentes ressources disponible sur le site internet¹³).

- c) SOPHY, Tela Botanica, GBIF : trois bases de données floristiques pour estimer la distribution géographique des plantes en Europe de l'Ouest

SOPHY¹⁴ est une base de données phytosociologiques développée depuis 1978 (Brisse et al., 1995; Garbolino et al., 2012; de Ruffray et al., 1989), présentant 133 941 relevés phytosociologiques collectés en France entre 1913 et 2010, correspondant à 2 938 953 observations de plantes. La moitié de ces relevés a été collectée entre 1976 et 1996.

L'association Tela Botanica¹⁵ développe des outils numériques à l'attention des botanistes depuis 1999 afin de promouvoir les discussions, les projets collectifs et le partage de données autour des plantes. La base de données du réseau Tela Botanica comptabilise en juin 2018, 422 119 observations opportunistes de plantes, correspondant à 5 368 taxons au niveau spécifique ou infra-spécifique, principalement collectées en France et dans les pays voisins d'Europe de l'Ouest entre 1900, correspondant à des données historiques, d'herbiers, et 2018 (données d'observations publiques produites par le réseau Tela Botanica, dans le cadre du programme Flora Data, téléchargées en juin 2018). La moitié des observations de cette base de données ont été collectées entre 2012 et 2016 suite au développement de diverses outils numériques du réseau.

Le GBIF¹⁶ (Global Biodiversity Information Facility) est un portail mondial de données sur la biodiversité. Les données d'occurrence des espèces sont issues de collections ou d'observations de

¹¹ Liste des espèces indicatrices par habitat :

<https://mail.google.com/mail/u/0/#inbox/QgrcJHrtpqvCtltRTzDflmRMWKPhQlnfcfQ>

¹² Bordereau de relevés du National Plant Monitoring Scheme :

https://www.npms.org.uk/sites/default/files/PDF/NPMS%20Survey%20form%202016_v2_0.pdf

¹³ Ressources documentaires pour la mise en place du protocole du National Plant Monitoring Scheme :

<https://www.npms.org.uk/content/resources>

¹⁴ Informations supplémentaires autour de la base de données SOPHY : <https://sophy.tela-botanica.org/sophy.htm>

¹⁵ Site internet de l'association Tela Botanica : <https://www.tela-botanica.org/> et lien vers le programme Flora Data :

<https://www.tela-botanica.org/thematiques/flora-data>

¹⁶ Site internet du GBIF : <https://www.gbif.org/>

terrain provenant d'une diversité de structures et ont une distribution géographique mondiale. Dans le cadre de ce travail, nous avons collecté les données d'occurrence européenne, i.e. au sein du continent géographique européen des 2 428 espèces échantillonnées par le programme Vigie-flore.

Dans le cadre de ce travail de thèse, nous avons retenu les observations collectées avant 2010 correspondant aux 2 428 espèces échantillonnées par le programme Vigie-flore, soit 2 561 433 observations provenant de la base de données SOPHY, 48 934 observations provenant du réseau Tela Botanica et 13 232 743 observations provenant du GBIF, correspondant à 14 708 271 observations de plantes après suppression des redondances « espèce-longitude-latitude ».

d) Attributs des espèces végétales

Dans l'objectif d'examiner la réponse des espèces végétales aux changements environnementaux et de comprendre les mécanismes de changement de la biodiversité et de la composition des communautés végétales, plusieurs attributs spécifiques ont été recueillis à partir de différentes bases de données de traits des plantes. L'information concernant 34 traits d'histoire de vie des espèces a été collectée depuis les bases de traits Bioflor (Klotz et al., 2002; Kühn et al., 2004), Leda (Kleyer et al., 2008; Knevel et al., 2003), Ecoflora (Fitter and Peat, 1994), Baseflor (Julve, 1998), de livres botaniques (Jauzein and Nawrot, 2011; Spichiger et al., 2009; Tison and de Foucault, 2014) ou de la base de données du Conservatoire Botanique National de Bassin Parisien¹⁷ (CBNBP). Ces 34 traits d'histoire de vie sont liés à la forme de vie des plantes, à leur cycle de vie, au type de stratégie, à la reproduction, à la fleur, au vecteur du pollen, à la dispersion des fruits, des graines, à la physiologie, aux préférences écologiques des espèces. Nous avons également cherché à caractériser les facettes de la rareté des espèces à partir de leur abondance locale, leur répartition géographique et leur spécialisation à l'habitat (Rabinowitz, 1981). Nous avons calculé un indice d'abondance locale ainsi qu'un indice de répartition géographique des espèces à partir des données Vigie-flore. Trois indices de spécialisation des espèces à l'habitat ont été estimés pour la flore sauvage de France à partir des relevés phytosociologiques de la base de données SOPHY (Mobaied et al., 2015). Ces trois indices de spécialisation des espèces à l'habitat diffèrent les uns des autres selon les méthodes de calcul, basées sur l'indice de Fridley (Fridley et al., 2007), sur le bêta de Whittaker (Whittaker, 1960) et sur la similarité multi-site suivant la méthode de Manthey et Fridley (Baselga et al., 2007; Manthey and Fridley, 2009). Le tableau 1 présente la source des données, le nombre de classes dans le cas des attributs qualitatifs, la moyenne, le minimum et le maximum des valeurs dans le cas des attributs

¹⁷ Site internet du CBNBP : <http://cbtnp.mnhn.fr/cbtnp/>

quantitatifs ainsi le nombre d'espèces pour lesquelles des données ont été obtenues pour les 15 attributs qualitatifs et les 25 attributs quantitatifs.

Tableau 1. Type d'attribut, source des données, nombre de classes, moyenne, minimum et maximum des valeurs et nombre d'espèces pour lesquelles des données ont été obtenues sur les 2428 espèces échantillonnées par le programme Vigie-flore, pour les 15 attributs qualitatifs et les 25 attributs quantitatifs. Pour le groupe d'attributs correspondant à la physiologie sont renseignés la médiane, le 1^{er} et le 3^{ème} quartiles (des erreurs de saisie supposées dans les bases de données influencent trop la moyenne et les valeurs minimales et maximales).

Type of species attributes	Species attributes and life history traits	Source	Number of classes	Mean	Range	Number of species
Life form, life span and strategy type	Life form	Biolflor	17	none	none	1346
	Life span	Biolflor-Leda	6	none	none	1780
	Strategy type	Biolflor	7	none	none	1301
Reproduction	Self-sterility and self-incompatibility	Biolflor	12	none	none	1050
	Type of sexual reproduction	Baseflor	10	none	none	1921
	Vegetative reprod method	Ecoflora	27	none	none	797
	Type of reproduction	Biolflor	5	none	none	1346
	Beginning of flowering (month)	Baseflor	none	5.33	1 to 12	1447
	End of flowering (month)	Baseflor	none	6.70	0 to 9	1447
Flower	Flower colour	Baseflor	19	none	none	1832
	Nectar abundance	Biolflor	4	none	none	661
	Flower type	Spichiger et al. 2009	2	none	none	2263
Pollen vector	Pollen vector	Baseflor-Ecoflora-Biolflor	3	none	none	2081
	Species pollinator dependence (% of entomogam information)	Baseflor-Ecoflora-Biolflor	none	60.02	0 to 100	2081
Dispersal	Type of fruit	Baseflor	11	none	none	1877
	Type of dissemination	Baseflor	9	none	none	1903
	Method of propagation	Ecoflora	6	none	none	719
	Dispersal morphology	Leda	30	none	none	1107
Physiology	Maximum height (mm)	Ecoflora	none	60	40 to 100	1029
	Leaf area (dm ²)	Ecoflora	none	5.5	5.5 to 55	763
	Leaf mass (gr)	Leda	none	39.7	10.06 to 157.35	954
	Leaf size (mm)	Leda	none	1009	240 to 3366	989
	Seed mass (gr)	Leda	none	1.02	0.27 to 3.64	1265
Ecological preferences	Ellenberg values for Light	Baseflor	none	7.10	0 to 9	1491
	Ellenberg values for temperature	Baseflor	none	5.52	1 to 9	1671
	Ellenberg values for continentality	Baseflor	none	4.23	1 to 9	1479
	Ellenberg values for atmospheric moisture	Baseflor	none	5.41	1 to 9	1473
	Ellenberg values for moisture	Baseflor	none	5.17	1 to 12	1473
	Ellenberg values for soil reaction	Baseflor	none	6.09	1 to 9	1479
	Ellenberg values for nitrogen	Baseflor	none	4.85	1 to 9	1480
	Ellenberg values for salt	Baseflor	none	0.19	0 to 8	1487
	Type of soil texture	Baseflor	none	3.14	1 to 9	1487

	Organic matter in the soil	Baseflor	none	3.76	1 to 9	1490
	Urbanophily	CBNBP	none	3.51	0.02 to 23.34	830
Facets of commonness	Species abundance index	Vigie-Flore	none	3.31	0 to 10	2428
	Species range index (nb plot)	Vigie-Flore	none	21.85	1 to 784	2428
	Species range index (nb department)	Vigie-Flore	none	6.49	1 to 79	2428
	Habitat specialization index (based on Fridley' index)	Mobaied et al. 2015	none	400.44	48.27 to 751.9	1481
	Habitat specialization index (based on Whittaker's beta)	Mobaied et al. 2015	none	15.05	6.24 to 27.67	1481
	Habitat specialization index (based on Manthey and Fridley)	Mobaied et al. 2015	none	0.01	0.001 to 0.13	1481

e) Phylogénie des espèces végétales

La phylogénie Daphne comprend des informations au rang des espèces pour une grande partie de la flore vasculaire européenne des îles Britanniques, d'Allemagne, des Pays-Bas, de Suisse, totalisant 4 685 espèces (Durka and Michalski, 2012). Cette phylogénie a été construite à partir de la classification proposée par la seconde synthèse (APG III) du Angiosperm Phylogeny Group (2009). Celle-ci a été utilisée dans le cadre des analyses sur les espèces communes échantillonnées par le programme Vigie-flore. Les espèces ont été sélectionnées comme étant échantillonnées au moins 4 années sur la période d'étude et dans au moins 10 mailles en France, soit 550 espèces végétales. Ces 550 espèces les plus communes représentent 79 % des observations de la base de données Vigie-flore. La phylogénie Daphne a été rattachée à ces 550 espèces les plus communes de France (Figure 6). Seules 29 des 550 espèces végétales les plus communes n'ont pu être attachées à cette phylogénie, représentant 5,3 % des espèces étudiées.

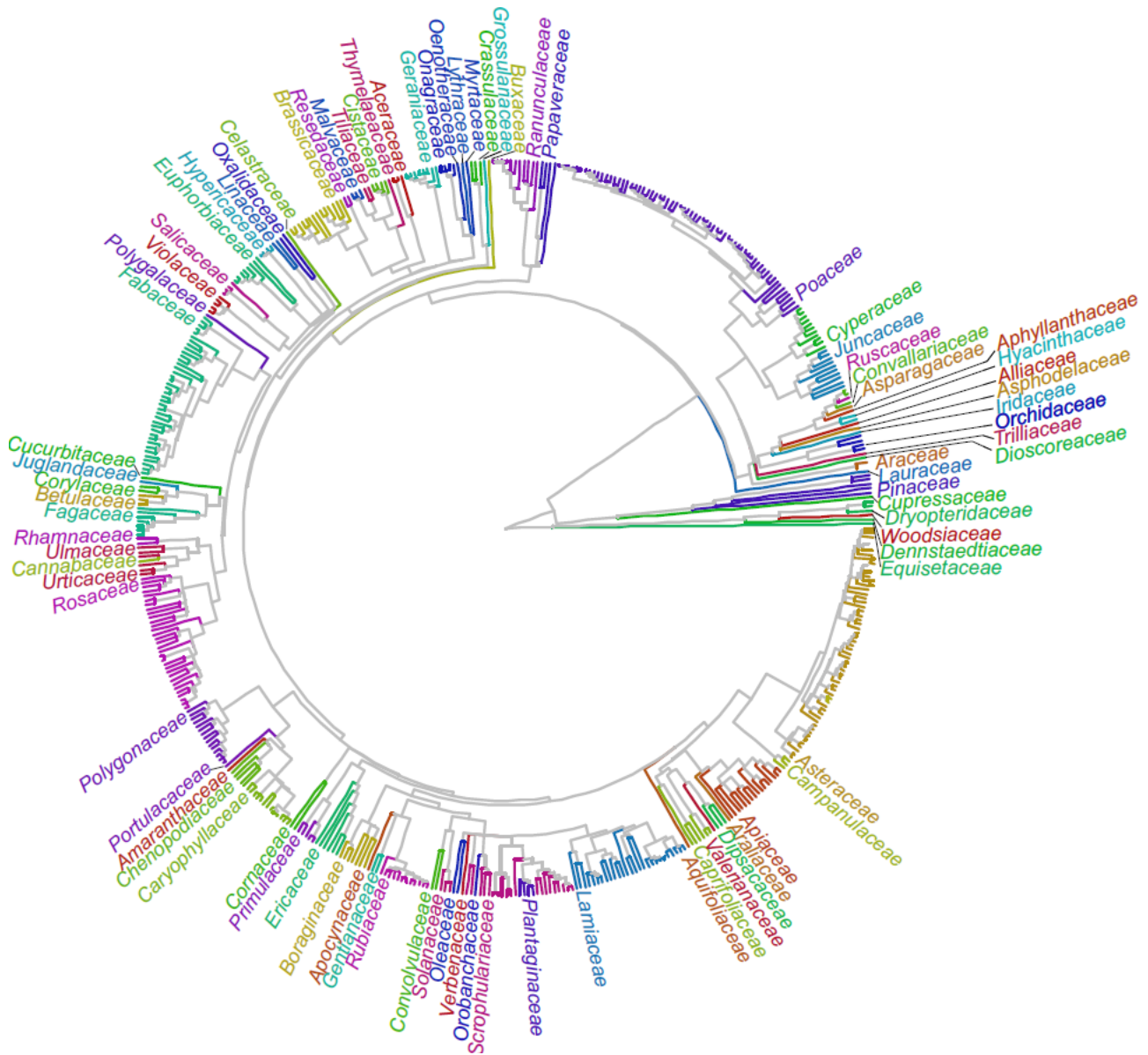


Figure 6. Phylogénie des 521 espèces les plus communes suivies en France dans le cadre de l'observatoire Vigie-flore. Les couleurs distinguent les familles botaniques de ces espèces.

B. Description des variables environnementales

Dans une première partie, nous présenterons les variables climatiques que nous avons collectées pour expliquer les changements floristiques au cours du temps. Puis, nous exposerons deux variables décrivant la qualité des paysages agricoles. Nous les avons mobilisées pour expliquer les variations spatiales de l'efficacité et de la variabilité du service de pollinisation que nous proposons. Ces deux variables sont, d'une part, un indicateur de l'intensité de l'agriculture et de l'extensivité du paysage agricole, et d'autre part, un potentiel relatif de pollinisation basé sur les habitats et les ressources disponibles pour les pollinisateurs publié en 2013.

a) E-Obs et Chelsa : deux bases de données climatiques

Deux sources de données climatiques ont été utilisées dans le cadre de ce travail de doctorat, soit les données provenant de la base E-Obs et les données provenant de la base Chelsa.

La base de données ENSEMBLES E-Obs¹⁸ rassemble des données de température journalière (moyenne, maximum, minimum, pluviométrie) collectées depuis le 1^{er} janvier 1950 et mises à jour chaque année (Haylock et al., 2008). Les données collectées par des stations météorologiques en France sont disponibles selon plusieurs grilles à différents degrés. Dans le cadre de ce travail, nous avons utilisé les températures journalières moyennes, maximales, minimales et la pluviométrie journalière de 2009 à 2017 des stations météorologiques les plus proches des placettes Vigie-flore sur une grille de 0,25 degré. À partir de ces données, dix variables climatiques ont été calculées : deux variables climatiques annuelles (la température moyenne annuelle et l'anomalie de la température annuelle) et huit variables climatiques relatives aux mois de Janvier à Mai, la période de croissance de la plupart des espèces de plantes (la température moyenne, l'anomalie de la température, la température maximale moyenne, le nombre de jours de canicule $T > 27^{\circ}\text{C}$, le nombre de jours de gel $T < 0^{\circ}\text{C}$, le nombre de jours de pluie, le nombre de jours sans pluie et la pluviométrie).

La base de données Chelsa¹⁹ rassemble des données climatiques à haute résolution pour l'ensemble de la surface terrestre de la Terre combinant des mesures réalisées dans diverses stations météorologiques à un algorithme prenant en compte des prédicteurs orographiques (Karger et al., 2017a, 2017b). Dans le cadre de ce travail, nous avons recueilli la température moyenne annuelle et la température moyenne de juillet pour la période 1979-2013 à une résolution de 1 km et 10 km provenant de l'ensemble de données climatiques à haute résolution (30 secondes d'arc) Chelsa pour l'ensemble des points d'observation de plantes en Europe de l'Ouest (14 708 271 données d'occurrence des 2428 espèces végétales échantillonnées dans le cadre du programme Vigie-flore). Ces deux variables climatiques ont été choisies en référence à l'indice d'Ellenberg de la température, un indice de la préférence climatique des espèces végétales d'Europe de l'Ouest construit via les préférences d'habitat et d'étage des espèces en neuf classes (Ellenberg, 1988). Bien que chacune des neuf classes de l'indice d'Ellenberg de la température soit obtenue par l'intermédiaire des préférences en matière d'habitat (1 : alpines à nivales, altiméditerranéennes ; 2 : subalpines, oroméditerranéennes ; 3 : montagnardes ; 4 : collinéennes, psychroatlantiques ; 5 : planitiales à montagnardes ; 6 : planitiales thermophiles, thermoatlantiques, thermocontinentales, subméditerranéennes,

¹⁸ Site internet de la base de données climatique E-Obs : <https://www.ecad.eu/download/ensembles/download.php>

¹⁹ Site internet de la base de données climatique Chelsa : <http://chelsa-climate.org/>

supraméditerranéennes ; 7 : eury méditerranéennes, méditerranéo-atlantiques ; 8 : mésoméditerranéennes ; 9 : thermoméditerranéennes à subdésertiques), chaque classe de l'indice est également associée à une température moyenne annuelle ainsi qu'à une température moyenne des mois les plus froids et une température moyenne des mois les plus chauds de l'année (Tableau 2).

Tableau 2. Valeurs climatiques correspondant aux étages de la végétation (tiré de Julve 1999).

Valeurs climatiques	Thermo-méditerranéen	Méso-méditerranéen	Supra-méditerranéen	Oro-méditerranéen	Alti-méditerranéen (inf et sup)	Planitiaire	Collinéen	Montagnard	Subalpin	Alpin
Altitude (Corse)	0-100	100-500 (100-1000)	500-900 (1000-1300)	(1300-1800)	(1800-2200- 2700)	0-500	500-950	950-1450	1450-2100	2100-2800
Température moyenne (°C)	>16	12 à 16	7 à 12	4 à 7	<4	10 à 13	9 à 10	7 à 9	4 à 7	<3
Température du mois le plus chaud (juillet, °C)	>23	>22	>22	<18	<16	17 à 22	<20	<10	<5	<4
Température du mois le plus froid (janvier, °C)	>6	>4	>3	<5	<3	2	<2	<0	<-5	<-10
Amplitude thermique (°C)	<15	<15	>17	>18	>20	17	>17	>10	>12	>15
Nombre de jours de gel	0	0	3 à 30	>90	>150	80	>80	>90	>150	>200
Pluviométrie annuelle (mm)	500-600	500-800	<800	<800	<500	600-1000	800-1200	1000-1500	1000-1500	1000-2000

- b) High Nature Value index : un indicateur de l'intensité de l'agriculture et de l'extensivité du paysage agricole

L'indice de Haute Valeur Naturelle a pour objet de caractériser l'intensité de l'agriculture française (Andersen et al., 2004; Pointereau et al., 2007, 2010). Cet indice est défini dans les zones où l'agriculture est l'usage du sol majoritaire. Il est constitué de trois composantes à l'échelle municipale en France. La première composante tient compte de la diversité des cultures et de la présence de prairies permanentes, une approche du système de rotation et de la diversité du paysage agricole. La seconde composante caractérise l'extensivité des pratiques agricoles, définies par un faible usage des pesticides et des intrants fertilisant minéraux, peu ou pas d'irrigation, et inclut des informations sur les prairies permanentes et les cultures annuelles (et non les cultures permanentes). La troisième composante estime la disponibilité des habitats semi-naturels dans les zones agricoles via une combinaison du nombre d'arbres fruitiers, longueur des haies, des lisières de forêt et nombre de mares. Ces trois composantes influencent le paysage agricole, la disponibilité des ressources et des sites de nidification pour les insectes pollinisateurs. Dans le cadre de cette étude, nous avons collecté les données relatives à l'indice de Haute Valeur Naturelle des paysages agricoles de l'année 2000 et avons calculé la valeur moyenne des composantes pour les départements français, pondérée par la surface agricole utile.

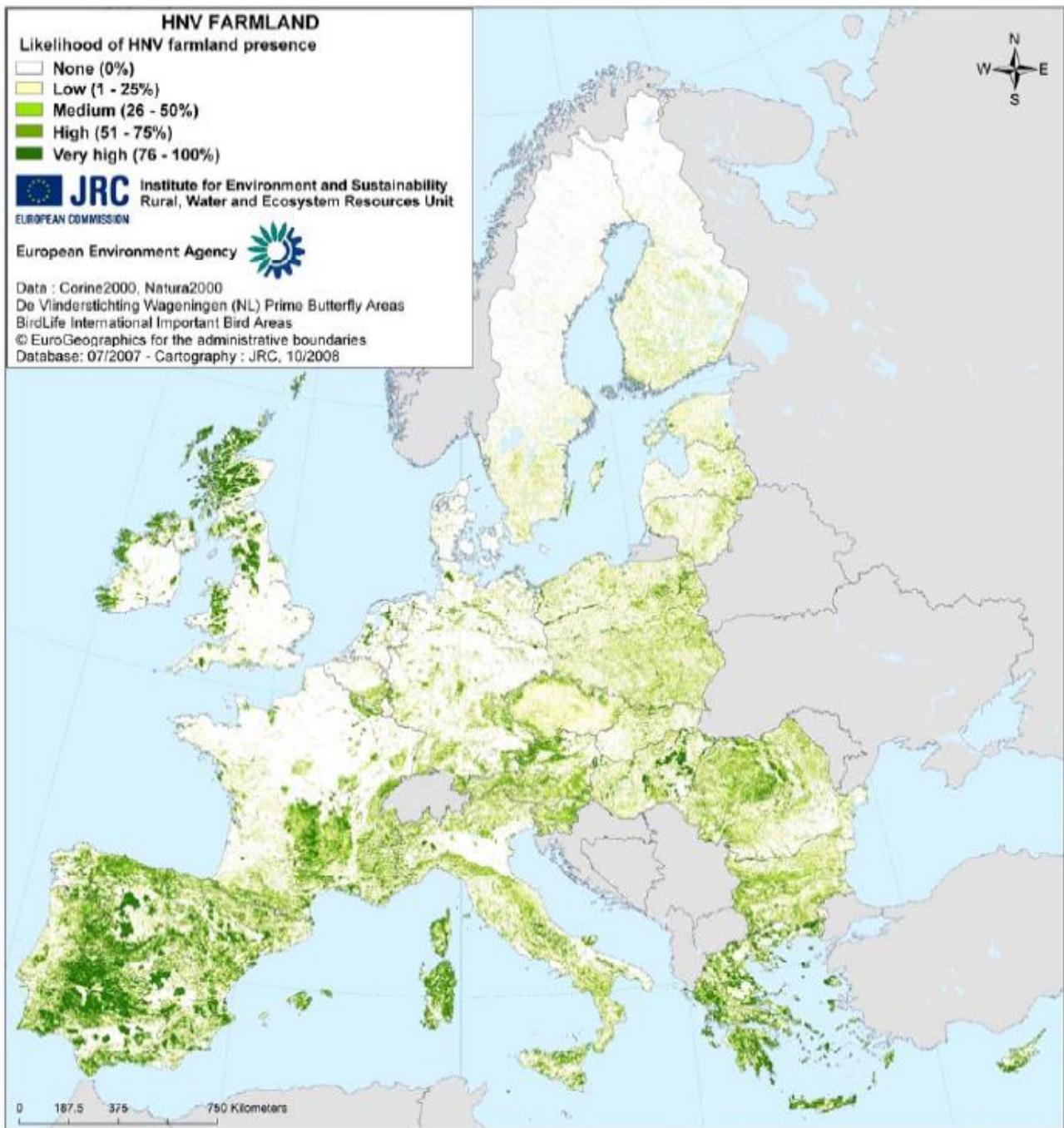


Figure 6. Zones agricoles à forte valeur naturelle (High Nature Value), indice à 3 composantes : la diversité des cultures, l’extensivité des pratiques agricoles, la présence d’éléments semi-naturels dans le paysage agricole (Paracchini et al., 2008).

- c) Relative Pollination Potential index : un potentiel relatif de pollinisation basé sur les habitats et les ressources disponibles pour les pollinisateurs

Une mesure du service de pollinisation comme un potentiel relatif de pollinisation a été proposée à l’échelle européenne pour évaluer comment le service de pollinisation était distribué sur la zone d’étude (Zulian et al., 2013). Unique proposition de mesure de ce service écosystémique à large

échelle spatiale réalisée à ce jour, le potentiel relatif de pollinisation est défini comme le potentiel des écosystèmes à soutenir la pollinisation des cultures par les abeilles sauvages. Cet indice combine des paramètres sur l'écologie des abeilles sauvages provenant de la littérature ou d'experts et des informations spatiales sur la disponibilité des ressources alimentaires et de sites de nidification pour les pollinisateurs sauvages. Le patron général de l'indice est une augmentation du potentiel de pollinisation le long d'un gradient Nord-Sud suivant le gradient de température en Europe (Figure 7, Zulian et al., 2013). Par la suite, nous avons confronté cet indice indirect de la pollinisation qui se base sur la disponibilité des ressources pour les pollinisateurs, à la mesure directe du service de pollinisation que nous proposons, établi à partir des rendements agricoles, produit final issu de la pollinisation.

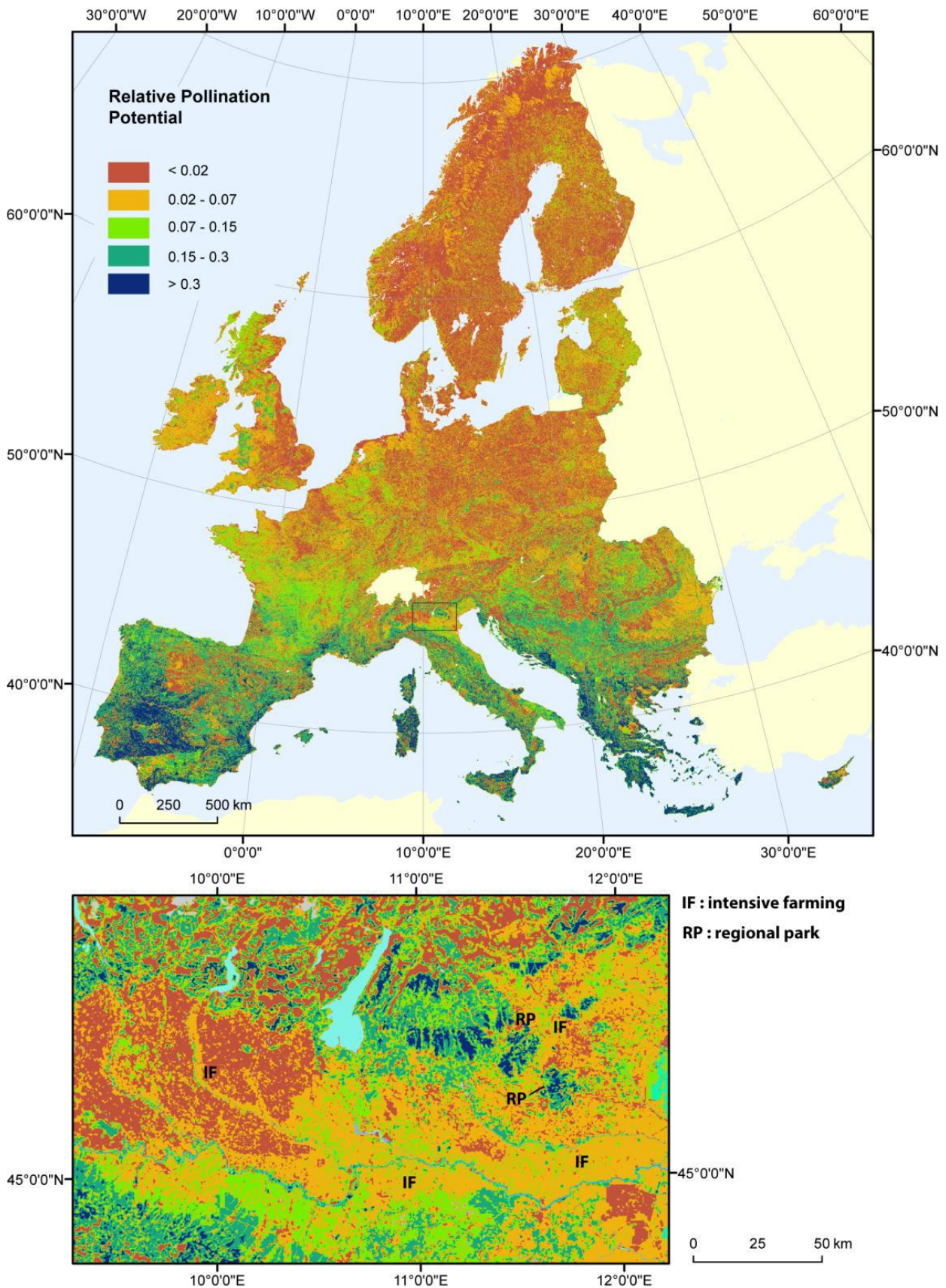


Figure 7. Relative Pollination Potential index (RPP, tiré de Zulian et al., 2013). Le RPP estime la capacité des habitats à soutenir la pollinisation des cultures par des pollinisateurs à distance de vol courte. Le rectangle noir est centré sur la vallée Pô, dans le Nord de l'Italie.

II. CHANGEMENT À COURT TERME DE LA PRÉFÉRENCE THERMIQUE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES EN LIEN AVEC LE CHANGEMENT CLIMATIQUE



Article 1 : Short-term climate-induced change in French plant communities

Travail réalisé en collaboration avec Vincent Devictor, Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, Université de Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, grâce à l'obtention de la bourse GDR-EcoStat en 2016.

A. Contexte

Les réponses des espèces aux changements climatiques ont été étudiées pour un certain nombre d'espèces animales. Ainsi, des déplacements altitudinaux et latitudinaux ont été observés, notamment pour les espèces présentant de fortes capacités de dispersion. Concernant les plantes, la majorité des études se sont focalisées sur les impacts du changement climatique à large échelle temporelle sur la distribution des espèces ou la composition des communautés dans les milieux forestiers de plaine et d'altitude. Dans cette étude, nous avons cherché à examiner la réponse des communautés végétales au changement climatique à l'échelle nationale en France, dans tous types d'habitats, principalement en plaine, et sur une courte période de temps (2009-2017) à partir des données du programme de sciences participatives Vigie-flore.

B. Résultats majeurs

Nos résultats montrent une augmentation de la préférence thermique moyenne des communautés végétales à l'échelle nationale et régionale, liée à l'augmentation des températures en France. Ces changements de la préférence thermique moyenne des communautés correspondent à un remaniement dans la composition des communautés végétales, avec une tendance d'une augmentation de l'abondance des espèces annuelles et à préférence thermique élevée. C'est le cas par exemple d'*Avena barbata*, *Anisantha madritensis*, *Atriplex patula*, *Bromus arvensis*, *Buglossoides arvensis*, *Chaenorrhinum minus*, *Echinochloa crus-galli*, *Gnaphalium uliginosum*, *Kickxia elatine*, *Vulpia myuros*... Ces résultats suggèrent pour la première fois, qu'une réponse des communautés végétales aux changements climatiques peut être détectée sur une courte période concernant majoritairement des milieux ouverts et en plaine.

C. Mots-clés

Plantes, suivi floristique, préférence thermique moyenne des communautés, changement climatique, cycle de vie, programme de sciences participatives.

Short-term climate-induced change in French plant communities

Gabrielle Martin^{1*}, Vincent Devictor², Eric Motard³, Nathalie Machon¹, Emmanuelle Porcher¹

¹Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum national d'Histoire naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne Université, Paris, France

²ISEM, Université de Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

³Institute of Ecology and Environmental Sciences - Paris, Sorbonne Université-CNRS-IRD-INRA-P7-UPEC, Paris, France

*Corresponding author: gabrielle.martin@mnhn.fr

ABSTRACT

Latitudinal and altitudinal range shifts in response to climate change have been reported for numerous animal species, especially those with high dispersal capacities. In plants, the impact of climate change on species distribution or community composition has been documented mainly over long periods (decades) and in specific habitats, often forests. Here, we broaden the results of such long-term, focused studies by examining climate-driven changes in plant community composition over a large area (France) encompassing multiple habitat types and over a short period (2009-2017). To this end, we measured mean community thermal preference, calculated as the community-weighted mean of the Ellenberg temperature indicator value, using data from a standardized participatory monitoring scheme. We report a fast increase in the mean thermal preference of plant communities both at national and regional scale, which we relate to climate change. This change in mean thermal preference corresponds to a reshuffling of plant community composition, potentially resulting from increases in the abundance of annual, warm-adapted species. Our results suggest for the first time that the response of plant communities to climate change can be detected over short time periods. Whether such changes are sufficient to cope with the current climate warming remains to be ascertained.

KEYWORDS

Plants, monitoring, mean community thermal preference, climate change, lifespan, citizen science.

INTRODUCTION

Climate change is considered a significant global threat to biodiversity [1–3], with impacts on biodiversity from individuals to ecosystems. In ecological communities, climate change drives compositional changes, in particular via latitudinal and altitudinal shifts, especially in species with high dispersal capacities, including birds, insects or marine invertebrates [3–5]. In less mobile species, such as plants, elevation has shifted upward during the 20th century in highland French temperate forests [6], although not as fast as temperatures. In contrast, lowland forest plant communities have not shifted northward, highlighting a higher inertia of the latter [7]. Whether and how plant communities are able to track climate changes in all habitat types is still unclear.

Most studies demonstrating an effect of climate change on plant communities used heterogeneous data collected over decades and focused on a particular habitat, owing to the scarcity of available data. To improve our understanding of how climate change and other drivers could influence biodiversity, real-time monitoring data on the basis of highly standardized schemes are required across large spatio-temporal scales [8]. Citizen science, defined as the involvement of volunteers in research [9], represents a powerful tool that can contribute to investigating the impacts of climate change on biodiversity [4,10]. Such monitoring makes it possible to report subtle changes in biological studies of climate change, including analyses of phenology, from populations to communities.

In this study, we examine nine years of change in plant community composition across France, using data collected through a participatory monitoring scheme, to assess whether such data can be used to detect short-term effects of climate warming beyond alpine or forest areas. The systematic sampling of monitoring sites particularly encompasses numerous lowland open habitats, which have received limited attention in studies of the response of plant communities to climate change. We address the following questions: (1) has the mean plant community thermal preference changed over the past nine years? (2) Can this change be related to climatic variables? (3) Are the temporal changes in mean community thermal preference and in abundances of individual species related to species lifespan?

MATERIALS AND METHODS

Monitoring data

We used data from Vigie-flore, a French citizen science program monitoring wild flora and having involved a total of 321 skilled amateur botanists. The data were collected yearly between 2009 and 2017 in 586 1kmx1km squares sampled from a systematic grid (one square every 10 km), which ensures representative sampling of habitat types. Each square contains eight systematically distributed 10 m² plots (Figure S1), each divided into ten 1 m²-quadrats. In each plot, the presence of all vascular plants was recorded in each quadrat, as well as habitat type following the CORINE

biotope nomenclature [11], a European hierarchical classification of vegetation types. For each plot, the number of quadrats in which a species was observed provides a proxy for species abundance. Individual plots were recorded at different intensities over time, depending on the behaviour of recorders, such that on average there were 2.9 years of observation per plot, and 5.3 plots sampled per 1 km² square, for a total of 3,118 plots.

Species characteristics

We collected information for two species-specific attributes most likely to be related to climate change: (1) the Ellenberg temperature indicator value (hereafter ETIV), characterizing the optimum temperature class for growth and survival of a species (nine classes), and (2) lifespan (Electronic Supplementary Material I and Table S1). ETIV and lifespan were available for 1,709 and 1,780 out of the 2,428 species sampled, representing 85.6% and 89.3% of total observations, respectively. We calculated the community-weighted Mean Thermal Preference (hereafter MTP), i.e. the abundance-weighted sum of ETIV of all species [12]. Note that MTP is comparable to the Community Temperature Index [13], but is not a direct measure of mean temperature, because ETIV consists in classes of temperature preference. We also calculated MTP with presence/absence data instead of abundance, to test whether temporal trends could be detected with lower resolution data [14]. Finally, we calculated MTP within two extreme lifespan classes: annuals vs. perennials. The survey sites are not distributed homogeneously in space and time, which may cause spurious temporal trends in MTP due to a spatial displacement of sampled sites. To control for this, we performed the same analysis at a regional level, in Île-de-France, the region with the highest site density (188 squares sampled throughout the nine years, Figure S1).

Climate data

For each plot, we collected daily precipitation sum, mean, minimum and maximum temperature between 2009 and 2017 (Electronic Supplementary Material II), from which we calculated 10 climatic variables per plot. Two variables used annual data: mean annual temperature and annual temperature anomaly; while the remaining eight used information from January to May (the growing period of most plant species): mean temperature, temperature anomaly, mean maximum temperature, number of heatwave days ($T^{\circ}\text{C} > 27^{\circ}\text{C}$), freezing days ($T^{\circ}\text{C} < 0^{\circ}\text{C}$), rainy days, drought days, and pluviometry. We used a random forest analysis to extract the most important climatic variable explaining MTP, which was mean annual temperature (Electronic Supplementary Material II and Table S2).

Statistical analyses

We first controlled for a potential bias attributable to uneven sampling effort by checking that there was no temporal trend in the average latitude of sampled sites. We then performed Bayesian hierarchical models to estimate the temporal trend in MTP (1) at a national scale and within Île-de-France, (2) using either abundance data or presence/absence data and (3) in communities where only annuals vs. only perennials species were retained (Electronic Supplementary Material III). Note that this approach captures changes in the relative abundance of species with fixed thermal preference rather than changes in species-specific adaptation to new climatic conditions. We then examined the relationship between the 2009-2017 change in MTP in a plot and the temporal change in mean annual temperature, using Spearman's correlation coefficients.

To further investigate the role of species lifespan in the community-level trends, we used Bayesian models to estimate the temporal trend in abundance for the 550 most common species (75 annuals and 349 perennials) that were observed at least four out of nine years and in at least ten squares (Electronic Supplementary Material III). We tested whether species trends were related to lifespan (annual and perennial plants), to ETIV, or to the interaction of both variables by a linear regression in which each species was weighted by the inverse of the standard error associated with the estimated temporal trend. All analyses were performed using R [15] (Electronic Supplementary Material IV).

RESULTS

At the community level, MTP increased through time at the national scale, both with abundance and presence/absence data (Figure 1a,c). This increase was also observed within Île-de-France (Figure 1c and S2). At the national scale, the temporal trend increased significantly with latitude, i.e. the trend was significantly larger in northern vs. southern France (significant latitude:year interaction, not shown). The increase in MTP of plant communities occurred simultaneously with an increase in mean annual temperature (Electronic Supplementary Material II, Table S3, Figure S3), such that there was a significant positive but weak correlation between MTP change and the mean annual temperature change over time (Figure 1d): plots in which the temperature has increased tended to be also plots for which MTP has increased. Moreover, we found a significant increase in MTP of annual, but not of perennial species, at national and regional scales (Figure 1b,c).

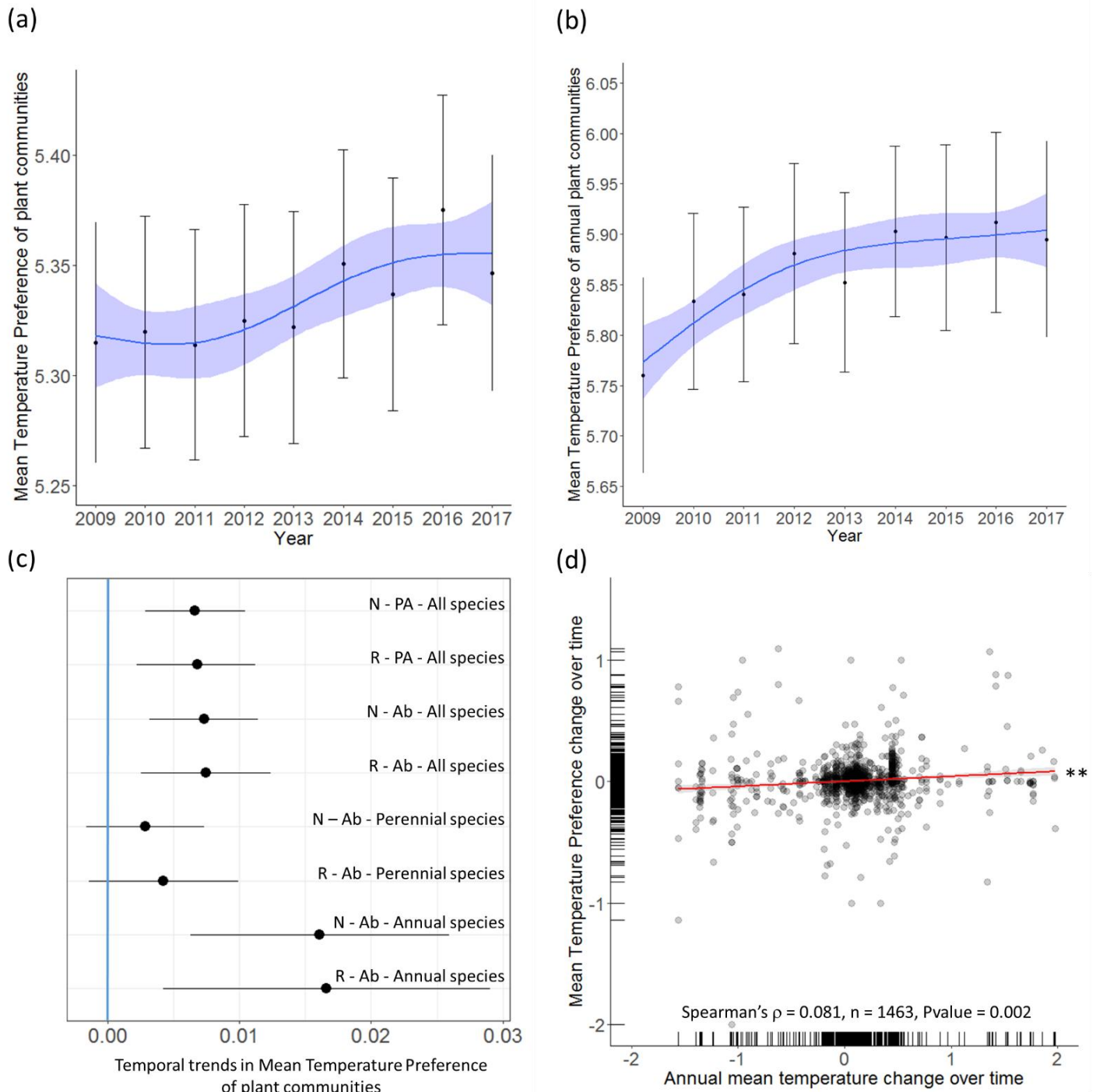


Figure 1. National temporal trend in MTP of plant communities from 2009 to 2017 calculated with abundance data, (a) for all species or (b) annual species only. The blue line is a generalized additive model estimate of the temporal trend, with its associated standard error (blue band). The black dots and error bars correspond to the inter-annual variations of the variable, with its associated standard error. (c) Temporal trends in MTP from 2009 to 2017 estimated using Bayesian models. N/R: National/Regional scale, Ab/PA: Abundance/Presence-Absence data. Dots indicate the mean of the posterior distribution, and bars correspond to the 95 % credible interval for the temporal trends. (d) Correlation between the plant MTP change and the annual mean temperature change over time. Each

point represents one plot.

Changes at the community level were explained by differences in temporal trends among species. We found a significant positive relationship between species temporal trends and lifespan (Estimate=0.194, $n=424$, $df=1.402$, $F=3.978$, $P=0.047$, Figure 2). The interaction between ETIV and lifespan was close to significance (Estimate=-0.028, $n=424$, $df=1.402$, $F=3.013$, $P=0.083$), but no relation was found between temporal trends and ETIV.

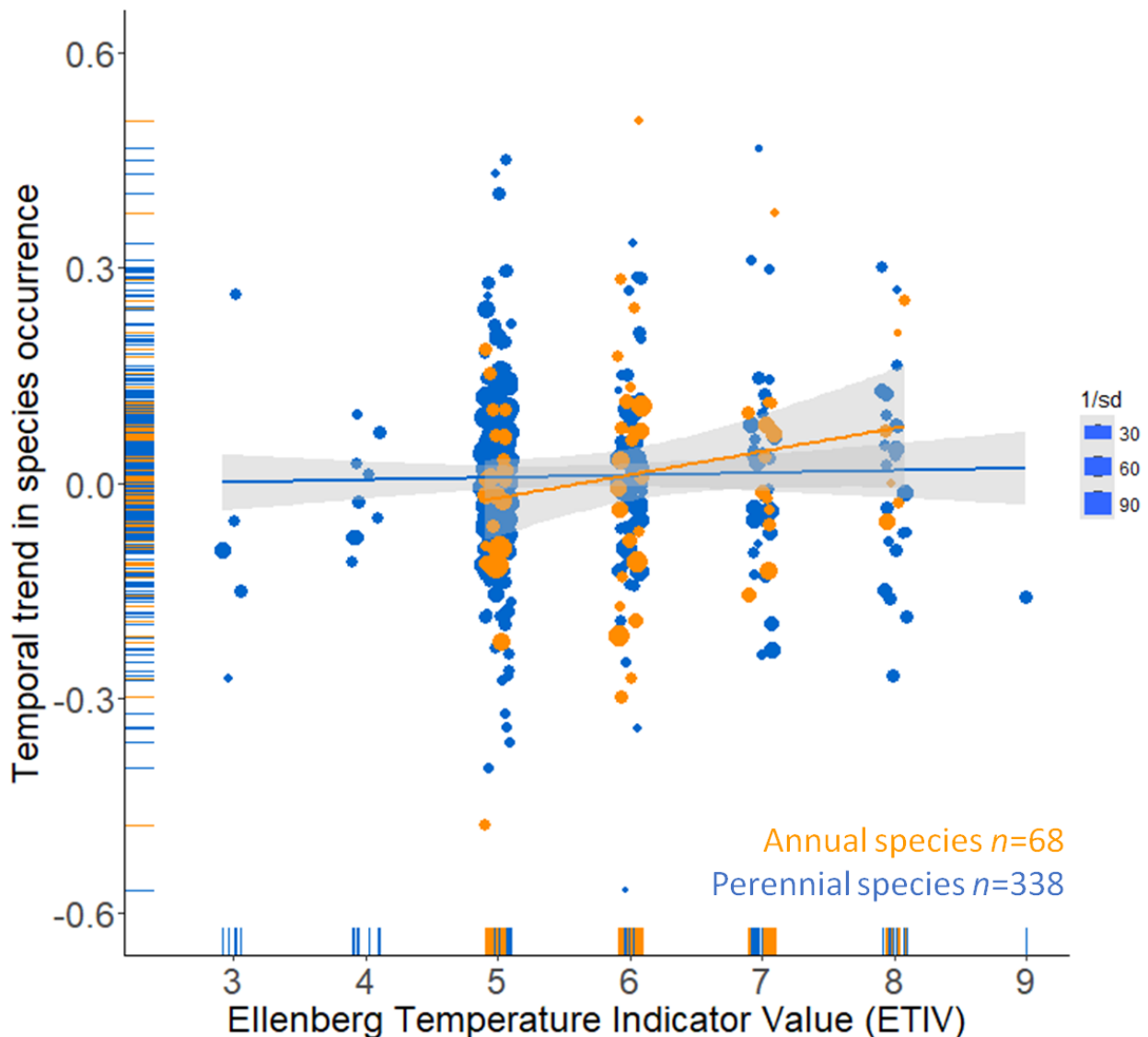


Figure 2. Relationship between the temporal trends of the most common species and their ETIV for annuals (orange) and perennials (blue). Each dot represents the temporal trend for a species, with a size proportional to the inverse of the standard error. The lines correspond to the regressions, with their associated standard error (grey band).

DISCUSSION

Our work complements longer-term, single habitat studies by documenting a small but steady increase in MTP of plant communities over all habitat types at national and regional scales, detectable over nine years only, and most likely driven by temperature change. This increase is measurable even with presence/absence data, suggesting a true reshuffling of plant communities, as opposed to mere abundance fluctuations of common species. In contrast to Bertrand and collaborators [7], who observed no response of lowland forest plant communities to climate change on a longer period, we show with a dataset encompassing mostly low-altitude sites that lowland plant communities can be modified by climate change, despite their limited dispersal capabilities. The difference may arise because our dataset contained a high proportion of open habitats, in which plant communities may experience higher turnover than in forests. MTP changes appear to be driven chiefly by changes in occurrence or abundance of annuals, with rapid life cycles, with a trend towards a greater increase in the abundance of warm-adapted species, as revealed by the examination of the temporal trends of the 550 most common species (79 % of observations).

The general pattern (albeit marginally significant here) of a decline of cold-adapted species and a relative stability, or increase, of warm-adapted species is consistent with longer-term studies documenting responses to climate change via species latitudinal and altitudinal range shifts, or local changes in abundance (including local decline and extinction of cold-adapted species), particularly in European and North American temperate forests [6,7,16–18]. Yet, the causal role of climate change in the observed increase in the MTP of plant communities still has to be confirmed, for example by checking that this increase is sustained in the near future, or by examining possible confounding drivers, such as eutrophication or urbanization. Urbanization is unlikely to be responsible for increased MTP, because most plots are located in farmland. The Ellenberg Nitrogen Indicator Value is positively, but not strongly, correlated with ETIV, such that nitrophilous plant species should have a limited role in the increase in MTP. Yet, we still need a more quantitative assessment of the impact of such confounding factors.

The detection of this subtle but rapid change in plant communities was made possible by citizen science monitoring and a large sampling effort in space and time. Such data can be of great value [19] but still come with several downsides deserving further attention. For example, possible biases could be related to uneven sampling effort, identification errors or uncomplete trait data. Spatial heterogeneity in the sampling effort was addressed by examining trends within a small region. Identification errors, as well as missing trait data are unlikely to be systematically biased in favour of

high species thermal preference, such that these problems should not influence our results. Finally, the observed trend in MTP could be caused partly by temporal changes in species phenology. Because the Vigie-flore protocol recommends a single annual spring to summer survey, there may be a phenology-influenced bias in species detection and identifiability against undeveloped or non-flowered species. Climate change has led to phenological shifts in flowering plants [20], which could increase the detectability of warm-adapted species as the climate warms.

Whether such rapid community changes are sufficient to cope with the current climate warming, or instead reflect mostly a maladaptive loss of cold-adapted species, remains to be ascertained. Future research efforts could also be focused on analysing trends in MTP across habitats or protection regimes and on identifying possible consequences of changes for biotic homogenization or plant-pollinator interactions.

COMPETING INTERESTS

The authors declare no competing interests.

AUTHORS' CONTRIBUTIONS

VD, NM, EP conceived the ideas, designed methodology; GM, VD, EP analysed the data; GM, EP led the writing of the manuscript. All authors contributed to the drafts and gave final approval for publication.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Vigie-flore volunteers (List S1) who made this work possible, the E-OBS dataset from the EU-FP6 project ENSEMBLES (<http://ensembles-eu.metoffice.com>), the data providers in the ECA&D project (<http://www.ecad.eu>), François Duchenne, Nicolas Dubos, Karine Princé, Jeanne Vallet, Sandrine Pavoine, Guillaume Fried, François Chiron, Bruno Colas for their constructive comments and advice.

FUNDING

This project was supported by grants from the Région Île-de-France (DIM ASTREA) and the GDR Ecostat.

REFERENCES

1. Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA. 2003 Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* **421**, 57–60. (doi:10.1038/nature01333)

2. Thuiller W, Lavorel S, Araujo MB, Sykes MT, Prentice IC. 2005 Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**, 8245–8250. (doi:10.1073/pnas.0409902102)
3. Parmesan C. 2006 Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**, 637–669. (doi:10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100)
4. Devictor V *et al.* 2012 Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change* **2**, 121–124. (doi:10.1038/nclimate1347)
5. Vellend M, Baeten L, Becker-Scarpitta A, Boucher-Lalonde V, McCune JL, Messier J, Myers-Smith IH, Sax DF. 2017 Plant Biodiversity Change Across Scales During the Anthropocene. *Annual Review of Plant Biology* **68**, 563–586. (doi:10.1146/annurev-arplant-042916-040949)
6. Lenoir J, Gégout J-C, Marquet PA, de Ruffray P, Brisse H. 2008 A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science* **320**, 1768–1771. (doi:10.1126/science.1156831)
7. Bertrand R, Lenoir J, Piedallu C, Riofrío-Dillon G, de Ruffray P, Vidal C, Pierrat J-C, Gégout J-C. 2011 Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* **479**, 517–520. (doi:10.1038/nature10548)
8. Henry P-Y *et al.* 2008 Integrating ongoing biodiversity monitoring: potential benefits and methods. *Biodiversity and Conservation* **17**, 3357–3382. (doi:10.1007/s10531-008-9417-1)
9. Dickinson JL, Zuckerberg B, Bonter DN. 2010 Citizen Science as an Ecological Research Tool: Challenges and Benefits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **41**, 149–172. (doi:10.1146/annurev-ecolsys-102209-144636)
10. Hurlbert AH, Liang Z. 2012 Spatiotemporal Variation in Avian Migration Phenology: Citizen Science Reveals Effects of Climate Change. *PLoS ONE* **7**, e31662. (doi:10.1371/journal.pone.0031662)
11. Bissardon M, Guibal L, Rameau J-C. 1997 *CORINE biotopes. Types d'habitats français*. ENGREF, MNHN.
12. Garnier E *et al.* 2004 Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* **85**, 2630–2637. (doi:10.1890/03-0799)

13. Devictor V, Julliard R, Couvet D, Jiguet F. 2008 Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **275**, 2743–2748. (doi:10.1098/rspb.2008.0878)
14. Newbold T, Butchart SHM, Şekerciöğlü ÇH, Purves DW, Scharlemann JPW. 2012 Mapping Functional Traits: Comparing Abundance and Presence-Absence Estimates at Large Spatial Scales. *PLoS ONE* **7**, e44019. (doi:10.1371/journal.pone.0044019)
15. R Development Core Team. 2008 R: A language and environment for statistical computing.
16. De Frenne P *et al.* 2013 Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**, 18561–18565. (doi:10.1073/pnas.1311190110)
17. Bowler DE *et al.* 2017 Cross-realm assessment of climate change impacts on species' abundance trends. *Nature Ecology & Evolution* **1**, 0067. (doi:10.1038/s41559-016-0067)
18. Steinbauer MJ *et al.* 2018 Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature* (doi:10.1038/s41586-018-0005-6)
19. Couvet D, Devictor V, Jiguet F, Julliard R. 2011 Scientific contributions of extensive biodiversity monitoring. *Comptes Rendus Biologies* **334**, 370–377. (doi:10.1016/j.crv.2011.02.007)
20. Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F. 2012 Impacts of climate change on the future of biodiversity: Biodiversity and climate change. *Ecology Letters* **15**, 365–377. (doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x)

ELECTRONIC SUPPLEMENTARY MATERIALS

I. Species attributes

We collected information for two species-specific attributes: (1) the Ellenberg temperature indicator values (hereafter ETIV), characterizing the optimum temperature class for growth and survival of a species (nine classes), from the database Baseflor [1], and (2) lifespan, described using seven broad classes obtained by combining classes from the Biolflor [2] and LEDA [3] databases (Table S1).

Table S1. Procedure used to combine lifespan information from Biolflor and LEDA traitbases.

Lifespan (Biolflor database)	Lifespan (LEDA database)	Single or combined lifespan categories	Number of species
a (annual)	Annuals	annual	17
a (annual) - b (biennial)	Annuals	annual/biennial	1
b (biennial)	Annuals	annual/biennial	1
p (perennial-pollakanthic)	Annuals	annual/perennial	1
a (annual)	annuals + perennials	annual/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	annuals + perennials	annual/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	annuals + perennials + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/perennial	2
a (annual) - b (biennial) - p (perennial-pollakanthic)	annuals + perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
a (annual) - p (perennial-pollakanthic)	annuals + perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	2
p (perennial-pollakanthic)	annuals + perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	5
p (perennial-pollakanthic)	annuals + perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	annuals + perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials) + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	annuals + perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/biennial/perennial	2
a (annual)	annuals + perennials + summer annuals	annual/perennial	2
a (annual)	annuals + perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
a (annual) - b (biennial)	annuals + perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	3
a (annual) - p (perennial-pollakanthic)	annuals + perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
b (biennial)	annuals + perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic)	annuals + perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-	annual/biennial/perennial	1

Chapitre II - Préférence thermique des communautés végétales et changement climatique

	annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)		
a (annual)	annuals + perennials + summer annuals + winter annuals	annual/perennial	2
a (annual)	annuals + perennials + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	3
a (annual) - b (biennial)	annuals + perennials + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
a (annual)	annuals + perennials + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
a (annual) - p (perennial-pollakanthic)	annuals + perennials + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
a (annual) - b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic)	annuals + perennials + winter annuals	annual/biennial/perennial	1
a (annual)	annuals + perennials + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	annuals + poly-annuals > 50 years (long-lived perennials)	annual/perennial	1
a (annual)	annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	16
a (annual) - b (biennial)	annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	4
a (annual) - b (biennial) - p (perennial-pollakanthic)	annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
b (biennial)	annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	3
b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic)	annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
a (annual)	annuals + summer annuals	annual	34
a (annual)	annuals + summer annuals + poly-annuals > 50 years (long-lived perennials)	annual/perennial	1
a (annual)	annuals + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	10
a (annual) - b (biennial)	annuals + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	2
a (annual)	annuals + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
a (annual)	annuals + summer annuals + winter annuals	annual	5
a (annual)	annuals + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	18
a (annual) - b (biennial)	annuals + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
a (annual)	annuals + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
a (annual)	annuals + winter annuals	annual	2
a (annual)	annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	11

Chapitre II - Préférence thermique des communautés végétales et changement climatique

a (annual) - b (biennial)	annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	2
a (annual)	perennials	annual/perennial	2
a (annual) - p (perennial-pollakanthic)	perennials	annual/perennial	2
b (biennial) - p (perennial-pollakanthic)	perennials	biennial/perennial	1
h (perennial-hapaxanthic)	perennials	perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	perennials	perennial	396
p (perennial-pollakanthic)	perennials + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	perennial	28
p (perennial-pollakanthic)	perennials + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials) + poly-annuals > 50 years (long-lived perennials)	perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	perennials + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials) + poly-annuals > 50 years (long-lived perennials) + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	perennial	3
p (perennial-pollakanthic)	perennials + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials) + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	perennial	26
p (perennial-pollakanthic)	perennials + poly-annuals > 50 years (long-lived perennials)	perennial	11
p (perennial-pollakanthic)	perennials + poly-annuals > 50 years (long-lived perennials) + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	perennial	2
a (annual)	perennials + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/perennial	1
a (annual) - p (perennial-pollakanthic)	perennials + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/perennial	2
p (perennial-pollakanthic)	perennials + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	perennial	84
a (annual)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennial/perennial	3
b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic) - p (perennial-pollakanthic)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennial/perennial	1
b (biennial) - p (perennial-pollakanthic)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennial/perennial	3
p (perennial-pollakanthic)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennial/perennial	4
b (biennial)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	biennial/perennial	2
b (biennial) - p (perennial-pollakanthic)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	biennial/perennial	1
a (annual) - b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic) - p (perennial-pollakanthic)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials) + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials) + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	biennial/perennial	1
b (biennial) - p (perennial-pollakanthic)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	biennial/perennial	2

Chapitre II - Préférence thermique des communautés végétales et changement climatique

p (perennial-pollakanthic)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	biennial/perennial	3
a (annual) - p (perennial-pollakanthic)	perennials + summer annuals	annual/perennial	3
b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic) - p (perennial-pollakanthic)	perennials + summer annuals	annual/biennial/perennial	1
h (perennial-hapaxanthic) - p (perennial-pollakanthic)	perennials + summer annuals	annual/perennial	3
a (annual) - b (biennial) - p (perennial-pollakanthic)	perennials + summer annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
a (annual) - p (perennial-pollakanthic)	perennials + summer annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials) + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	perennials + summer annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/perennial	2
a (annual) - b (biennial)	perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
h (perennial-hapaxanthic) - p (perennial-pollakanthic)	perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
a (annual)	perennials + summer annuals + winter annuals	annual/perennial	1
b (biennial) - p (perennial-pollakanthic)	perennials + summer annuals + winter annuals	annual/biennial/perennial	1
b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic)	perennials + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	perennials + winter annuals	annual/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	perennials + winter annuals + poly-annuals > 50 years (long-lived perennials)	annual/perennial	1
a (annual) - b (biennial)	perennials + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
b (biennial)	perennials + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic)	perennials + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
a (annual) - b (biennial)	poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
b (biennial)	poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	biennial/perennial	1
b (biennial) - p (perennial-pollakanthic)	poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	biennial/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	perennial	8
p (perennial-pollakanthic)	poly-annuals < 5 years (short-lived perennials) + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	perennial	5
p (perennial-pollakanthic)	poly-annuals > 50 years (long-lived perennials)	perennial	3
p (perennial-pollakanthic)	poly-annuals > 50 years (long-lived perennials)	perennial	2

Chapitre II - Préférence thermique des communautés végétales et changement climatique

	perennials) + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)		
a (annual) - p (perennial-pollakanthic)	poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/perennial	1
b (biennial) - p (perennial-pollakanthic)	poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	biennial/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	perennial	32
a (annual)	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	2
a (annual) - b (biennial)	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
b (biennial)	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennial/perennial	14
b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic)	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennial/perennial	5
b (biennial) - p (perennial-pollakanthic)	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennial/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennial/perennial	1
a (annual) - b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic)	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic)	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	biennial/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	biennial/perennial	1
a (annual)	summer annuals	annual	65
a (annual) - b (biennial) - p (perennial-pollakanthic)	summer annuals	annual/biennial/perennial	1
a (annual) - p (perennial-pollakanthic)	summer annuals	annual/perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	summer annuals	annual/perennial	1
a (annual)	summer annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/perennial	1
a (annual) - p (perennial-pollakanthic)	summer annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/perennial	1
a (annual)	summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	9
a (annual) - b (biennial)	summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
a (annual) - b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic)	summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
b (biennial)	summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
b (biennial) - p (perennial-pollakanthic)	summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	2
a (annual) - p (perennial-pollakanthic)	summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
a (annual)	summer annuals + winter annuals	annual	19
a (annual) - b (biennial)	summer annuals + winter annuals	annual/biennial	1
a (annual) - p (perennial-pollakanthic)	summer annuals + winter annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/perennial	1
a (annual)	summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	4
a (annual) - b (biennial)	summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
a (annual) - b (biennial)	summer annuals + winter annuals + strict	annual/biennial/perennial	1

Chapitre II - Préférence thermique des communautés végétales et changement climatique

	monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)		
a (annual)	winter annuals	annual	6
a (annual) - b (biennial)	winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial	1
a (annual) - p (perennial-pollakanthic)	winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
b (biennial)	winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
NA	annuals	annual	5
NA	annuals + summer annuals	annual	3
NA	perennials	perennial	57
NA	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennial/perennial	1
NA	perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/biennial/perennial	1
NA	poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	perennial	3
NA	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennial/perennial	1
NA	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	biennial/perennial	1
NA	summer annuals	annual	26
NA	summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	6
NA	summer annuals + winter annuals	annual	1
NA	summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/perennial	1
NA	winter annuals	annual	1
a (annual)	NA	annual	72
a (annual) - b (biennial)	NA	annual/biennial	7
a (annual) - b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic)	NA	annual/biennial/perennial	1
a (annual) - p (perennial-pollakanthic)	NA	annual/perennial	4
b (biennial)	NA	biennial	10
b (biennial) - h (perennial-hapaxanthic)	NA	biennial/perennial	2
b (biennial) - p (perennial-pollakanthic)	NA	biennial/perennial	3
h (perennial-hapaxanthic) - p (perennial-pollakanthic)	NA	perennial	1
p (perennial-pollakanthic)	NA	perennial	284
p (perennial-pollakanthic) - p (perennial-pollakanthic)	NA	perennial	1
NA	NA	NA	917

II. Climate data and Random Forest analysis

For each plot, we collected daily mean temperature, daily minimum temperature, daily maximum temperature and daily precipitation sum between 2009 and 2017 from the ENSEMBLES dataset [4], using data from the nearest E-OBS station in France on a 0.25 degree grid. Climate data were extracted using the R package `climateExtract` [5], and `devtools` [6]. We then calculated 10 climatic variables per plot, two using annual data (mean annual temperature and annual temperature anomaly) and eight using information from January to May (growing period of many plants): mean temperature, temperature anomaly, mean maximum temperature, number of heatwave days ($T^{\circ}\text{C} > 27^{\circ}\text{C}$), freezing days ($T^{\circ}\text{C} < 0^{\circ}\text{C}$), rainy days, drought days, and pluviometry. The temperature anomaly is the sum of the differences between the observed daily temperature and the mean temperature over a period on a site.

We then performed a Random Forest regression analysis to identify the climatic variable(s) explaining the greatest variability in MTP of plant communities. The Random Forest analysis is a nonparametric technique derived from classification and regression trees. This method, which has been applied in various ecological studies [7,8], shows high accuracy and the ability to model complex interactions between variables. To perform the model, we defined two essential parameters: *mtry*, i.e. the number of variables to try at each split, and *ntree*, i.e. the number of trees to run. To maximize the accuracy of the Random Forest analysis, i.e. minimize the measure of the prediction error (Out Of Bag (OOB) error), *mtry* and *ntree* can be varied. We determined the parameter *mtry* thanks to the internal RF function `TuneRF` [R package `randomForest`, 9]; this function computes the optimal number of variables starting from the default (total number of variables/3 for regression) and tests half and twice this threshold for the value with the minimum OOB error rate. It is already known that a *mtry* of 1 can produce good accuracy [9,10], but it is recommended to include at least two variables to avoid using also the weaker regressors as splitters [11]. Here, even if the best accuracy was obtained for a *mtry* of 1, we performed the Random Forest regression analysis with a *mtry* of 2 following Grömping [11]. The *ntree* parameter was set to 1000 to obtain stable results. Variable importance of the 10 climatic variables (i.e. the mean annual temperature, the annual temperature anomaly, and eight variables estimated from January to May: mean temperature, temperature anomaly, mean maximum temperature, number of heatwave days, freezing days, rainy days, drought days, and pluviometry) was estimated as the total decrease in node impurities, measured by residual sum of squares from splitting on the variable, averaged over all trees.

Finally, as a result of the Random Forest regression analysis, we selected the annual mean temperature, the most relevant climatic variable by ranking the variables according to their

importance measure (Table S2).

We performed a linear regression of the annual mean temperature against years to describe the temporal trend of climate change on the sampled plots of the study. We included geographical coordinates in the model to account for residual spatial autocorrelation. We recovered one slope per square, since climate data were only available at that scale; all plots within a square were thus attributed the same temporal trend in climate data, describing the temporal trend of annual mean temperature.

Table S2. Importance measures of the 10 climatic variables resulting from a Random Forest regression analysis and explaining the share of variability of the MTP of plant communities.

Climatic variables	Importance
Annual mean temperature	725
Number of freezing day from January to May	365
Mean temperature from January to May	342
Mean maximum temperature from January to May	243
Number of drought day from January to May	204
Pluviometry from January to May	160
Annual temperature anomaly	135
Temperature anomaly from January to May	133
Number of rainy day from January to May	99
Number of heatwave day from January to May	55

III. Estimation of temporal trends in mean temperature preference and species occurrence

We performed Bayesian hierarchical models to estimate the temporal trend in MTP of plant communities (1) at a national scale and within Île-de-France, (2) using either abundance data or presence/absence data and (3) of annuals vs. perennials species. The underlying model describes the MTP value as a function of year for all plant communities. We assumed that MTP of plant communities was normally distributed, with a mean that depended linearly on year, geographical coordinates and survey square, and constant variance. The linear model was the following:

$$MTP_{ijk} = m + a \cdot year_i + b \cdot lat_{ijk} + c \cdot long_{ijk} + d \cdot lat_{ijk}^2 + e \cdot long_{ijk}^2 + Square_j + \epsilon_{ijk}^2$$

where MTP_{ijk} is the mean temperature preference of the plant community in plot k of square j and year i , m is the intercept, lat and $long$ are the latitude and longitude of the plot, $Square$ is the random

effect of square with variance σ_s^2 and σ_{ijk}^2 is the residual variance.

We also performed Bayesian hierarchical models to generate estimates of the temporal trend in common species abundance, as estimated at the 10m² plot level by the number of 1m² quadrats in which these species were observed. We selected the 550 most common species that were observed at least four out of nine years and in at least ten squares. We modelled species abundance assuming a binomial distribution with $n = 10$ trials²⁰ and a logit-transformed probability p depending linearly on year, survey plot, square and geographical coordinates as follows:

$$\text{logit}(p_{ijk}) = m + a \cdot \text{year}_i + b \cdot \text{lat}_{ijk} + c \cdot \text{long}_{ijk} + d \cdot \text{lat}_{ijk}^2 + e \cdot \text{long}_{ijk}^2 + \text{Square}_j + \text{Plot}_k$$

where p_{ijk} is the probability to observe the species in each 1m² square of plot k of square j and year i , m is the intercept, lat and $long$ are the latitude and longitude of the plot, $Square$ is the random effect of square with variance σ_s^2 , $Plot$ is the random effect of plot with variance σ_p^2 .

For all Bayesian hierarchical models, we chose only non-informative priors, sampled from Gaussian distributions with a mean of 0 and a variance of 10^{10} for most parameters, and gamma distributions with shape parameter $k = 0.001$ and rate $\beta = 0.001$ for precision (inverse of variance) parameters. Parameters were estimated using WinBUGS [12]. Four chains were run using priors to draw 100,000 samples, discarding the first 50,000 iterations. Samples were thinned by 1 in 10 to reduce autocorrelation and obtain mean trends from the remaining posterior distributions. Convergence was checked using the Rhat statistics (all Rhat < 1.2) and WinBUGS traceplots (superposition of the 4 chains). Posterior mean community and species trends were interpreted as different from zero when 95 % of the distribution did not overlap zero.

IV. R packages used

All analyses were performed using R version 3.2.4 [13] and R packages *Taxonstand* version 2.1 [14], R packages *TR8* [15], R packages *climateExtract* version 0.2.0 [5], R packages *randomForest* [9], R packages *caret* version 6.0-78 [16], R packages *plotmo* version 3.3.4 [17], R packages *R2jags* version 0.5-7 [18], R packages *mcmcplots* version 0.4.2 [19], R packages *car* [20], R packages *lme4* [21], R packages *nlme* version 3.1-131 [22], R packages *dplyr* version 0.7.3 [23], R packages *reshape2* [24], R packages *devtools* version 1.13.4 [6], R packages *effects* version 2.1.0 [25], R packages *ggplot2* version 2.1.0 [26], R packages *ggthemes* version 3.4.0 [27], R packages *gridExtra* version 2.3 [28]. Plant functional traits were collected using the R package *TR8* [15].

²⁰ The 10 quadrats within a plot are always sampled; there are thus no missing data within a plot.

REFERENCES RELATED TO THE ELECTRONIC SUPPLEMENTARY MATERIAL

1. Julve P. 1998 Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France.
2. Kühn I, Durka W, Klotz S. 2004 BiolFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology: BiolFlor - a plant-trait database. *Diversity and Distributions* **10**, 363–365. (doi:10.1111/j.1366-9516.2004.00106.x)
3. Knevel IC, Bekker RM, Bakker JP, Kleyer M. 2003 Life-history traits of the Northwest European flora: The LEDA database. *Journal of Vegetation Science* **14**, 611–614.
4. Haylock MR, Hofstra N, Klein Tank AMG, Klok EJ, Jones PD, New M. 2008 A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. *Journal of Geophysical Research* **113**. (doi:10.1029/2008JD010201)
5. Schmucki R. NA climateExtract: Extract Climate Data From a Local NETCDF File.
6. Wickham H, Chang W. 2016 devtools: Tools to Make Developing R Packages Easier.
7. Prasad AM, Iverson LR, Liaw A. 2006 Newer Classification and Regression Tree Techniques: Bagging and Random Forests for Ecological Prediction. *Ecosystems* **9**, 181–199. (doi:10.1007/s10021-005-0054-1)
8. Cutler DR, Edwards TC, Beard KH, Cutler A, Hess KT, Gibson J, Lawler JJ. 2007 Random forests for classification in Ecology. *Ecology* **88**, 2783–2792. (doi:10.1890/07-0539.1)
9. Liaw A, Wiener M. 2002 Classification and regression by randomForest. , 18–22.
10. Breiman L. 2001 *Random forests*. Springer. Kluwer Academic Publishers. See http://machinelearning202.pbworks.com/w/file/attach/60606349/breiman_randomforests.pdf.
11. Grömping U. 2009 Variable Importance Assessment in Regression: Linear Regression versus Random Forest. *The American Statistician* **63**, 308–319. (doi:10.1198/tast.2009.08199)
12. Lunn DJ, Thomas A, Best N, Spiegelhalter D. 2000 WinBUGS - A Bayesian modelling framework: Concepts, structure, and extensibility. *Statistics and Computing* **10**, 325–337.
13. R Development Core Team. 2008 R: A language and environment for statistical computing.
14. Cayuela L, Stein A, Oksanen J. 2017 Taxonstand: Taxonomic Standardization of Plant Species Names.

15. Bocci G. 2015 TR8: an R package for easily retrieving plant species traits. *Methods in Ecology and Evolution* **6**, 347–350. (doi:10.1111/2041-210X.12327)
16. Kuhn M *et al.* 2017 caret: Classification and Regression Training.
17. Milborrow S. 2017 plotmo: Plot a Model's Response and Residuals.
18. Su Y-S, Masanao Y. 2015 R2jags: Using R to Run 'JAGS'.
19. Curtis SM. 2015 mcmcplots: Create Plots from MCMC Output.
20. Fox J, Weisberg S. 2011 An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition.
21. Bates DM, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2015 Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**. (doi:10.18637/jss.v067.i01)
22. Pinheiro JC, Bates DM, DebRoy S, Sarkar D, R Development Core Team. 2017 nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.
23. Wickham H, Francois R, Henry L, Müller K. 2017 dplyr: A Grammar of Data Manipulation.
24. Wickham H. 2007 Reshaping Data with the reshape Package. *Journal of Statistical Software* **21**, 1–20.
25. Fox J. 2003 Effect Displays in R for Generalised Linear Models. *Journal of Statistical Software* **8**, 1–27.
26. Wickham H. 2009 Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis.
27. Arnold JB. 2017 ggthemes: Extra Themes, Scales and Geoms for 'ggplot2'.
28. Auguie B. 2017 gridExtra: Miscellaneous Functions for 'Grid' Graphics.

Table S3. Type II Anova results for the linear mixed models testing for a temporal change in the mean annual temperature over time.

Fixed effects	<i>n</i>	Estimate	Standard error	Chisq	<i>P</i> value
Year	7854	0.1094	0.0032	1203.82	<0.001
Longitude	7854	3.9921	0.7605	27.56	<0.001
Latitude	7854	-7.5612	1.9008	15.82	<0.001
Longitude*Longitude	7854	-0.0318	0.0096	10.89	<0.01
Latitude*Latitude	7854	0.0819	0.0204	16.15	<0.001
Longitude*Latitude	7854	-0.0872	0.0158	30.30	<0.001

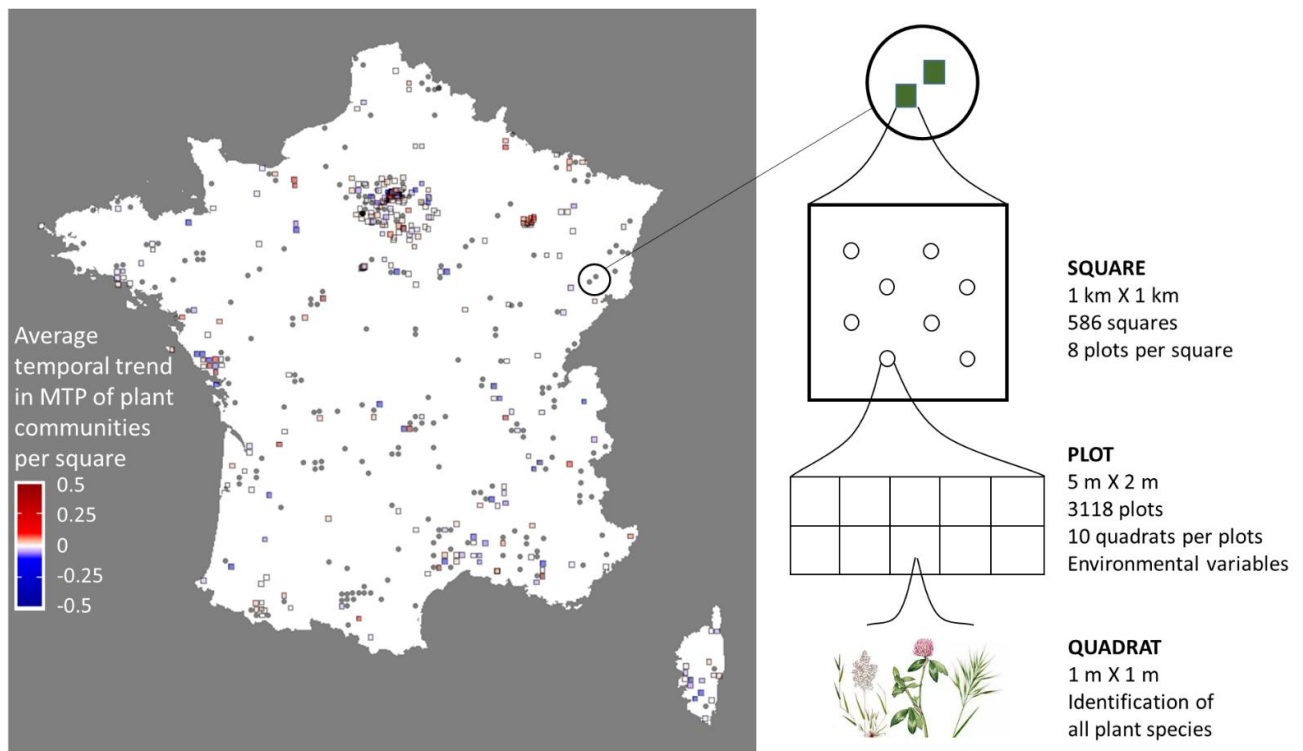


Figure S1. Spatial distribution and hierarchical structure of the Vigie-flore sampling sites. Plant species are sampled in 1 km X 1 km squares. In each square, plant species were recorded in several plots with a standardized protocol. On the map, square colours indicate the average (over all plots) temporal trend in Mean Temperature Preference (MTP) of plant communities on the study period. Six squares had average temporal trends in MTP of plant communities greater than 0.5 (0.51, 0.55, 0.62 and 1) or below -0.5 (-0.67 and -0.79), they were capped at 0.5 and -0.5 respectively to improve readability. Plots and squares that were surveyed only once, for which no temporal trend could be calculated, are plotted as circles.

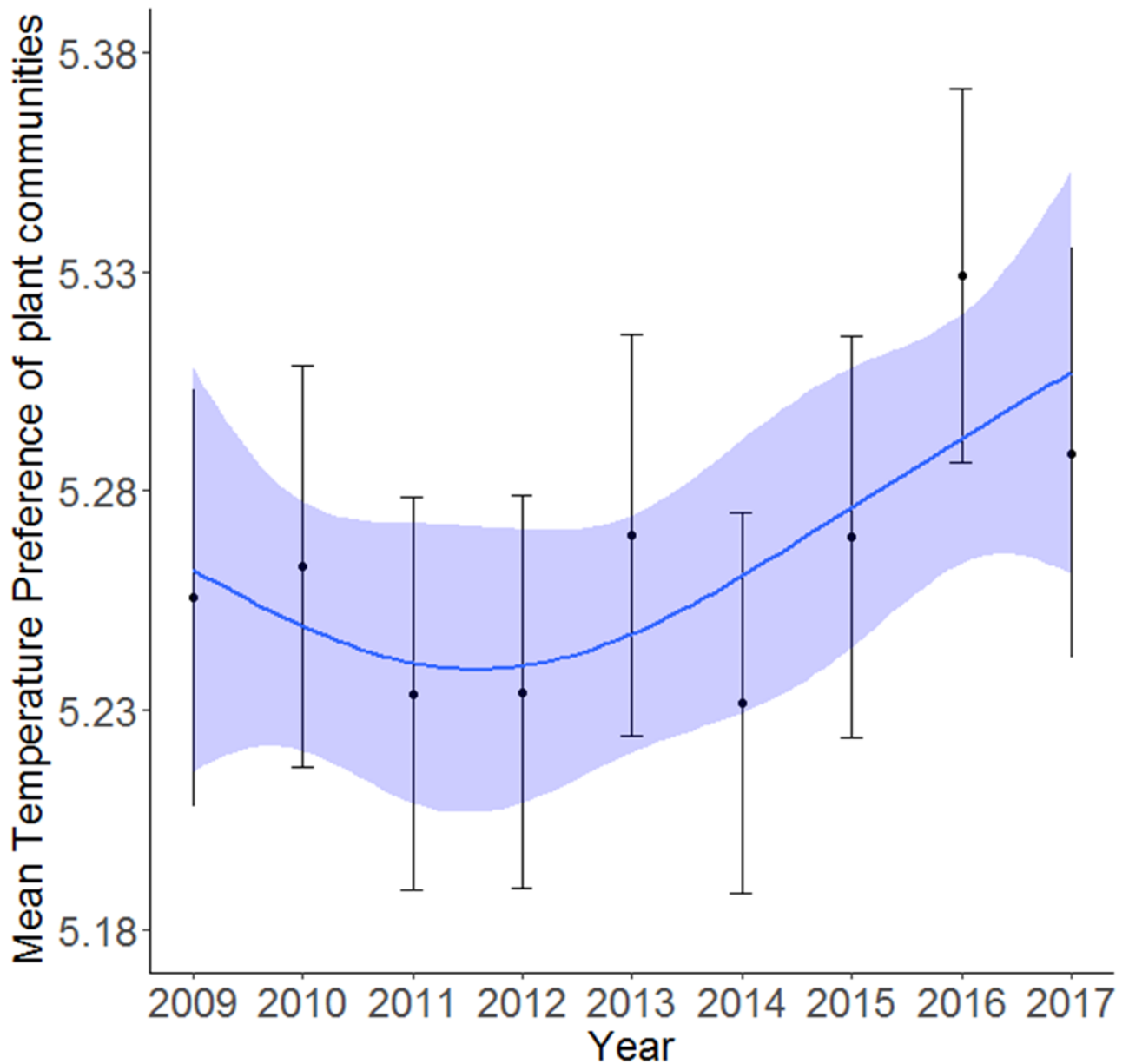


Figure S2. Regional temporal trend in MTP of plant communities from 2009 to 2017 calculated with abundance data in Île-de-France. The blue line is a generalized additive model estimate of the temporal trend, with its associated standard error (blue band). The black dots and error bars correspond to the inter-annual variations of the variable, with its associated standard error.

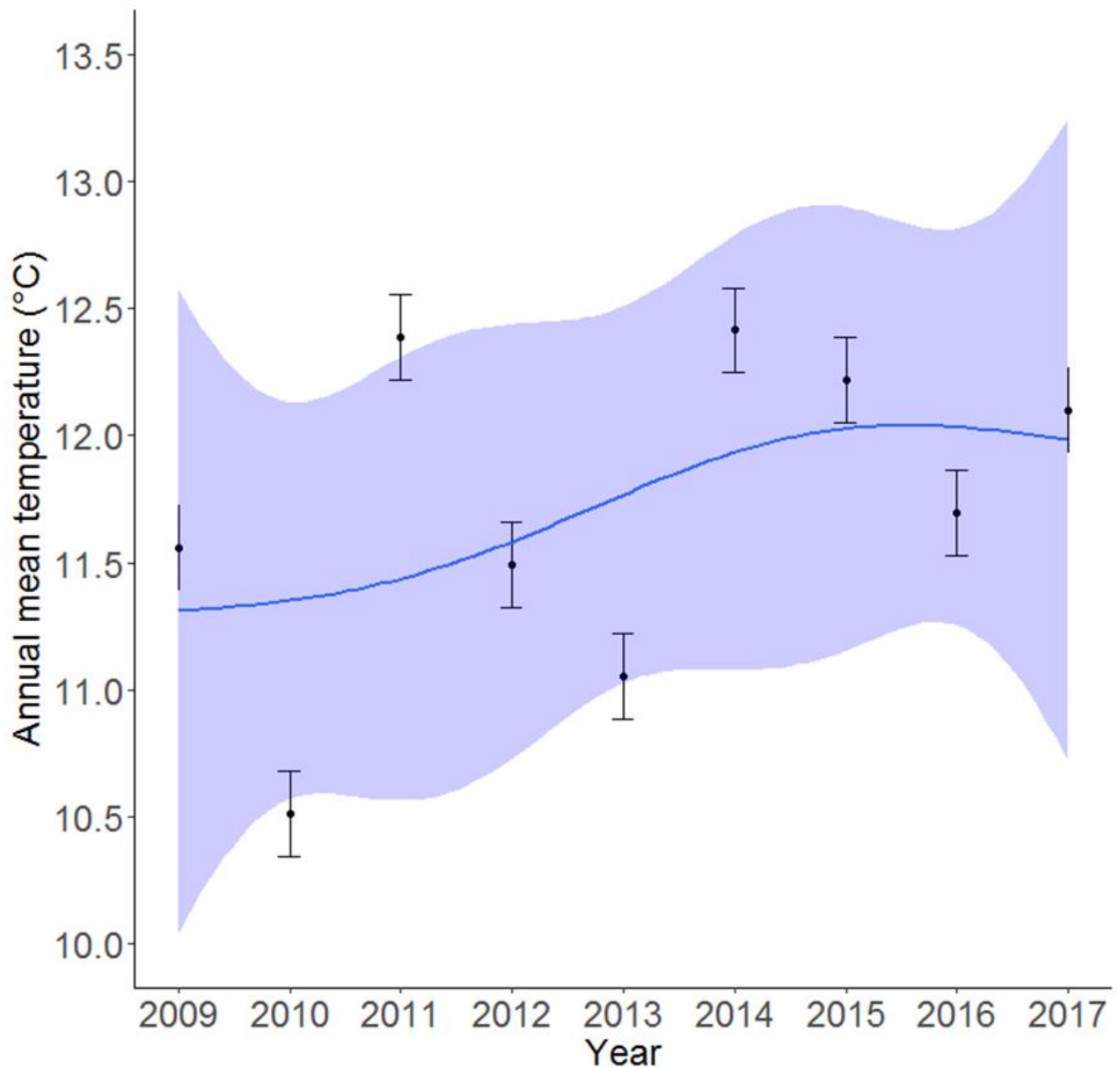


Figure S3. Temporal trend of annual mean temperature estimated from 2009 to 2017 in the sampling sites. The blue line is a generalized additive model estimate of the temporal trend, with its associated standard error (blue band). The black dots and error bars correspond to the inter-annual variations of the variable, with its associated standard error.

List S1. The 321 Vigie-flore volunteers involved in the wild flora monitoring:

Abadie Jean-Claude, Abadie Juliet, Abraham Christelle, Aguetant Laurent, Allemand Denis, Anglaret Cédric, Arnould Loic, Arondel Bruno, Association Asterella, Association Les Amis Du Jardin Botanique Littoral Paul Jovet, Association Les Marais Du Verdier, Association Tela Botanica, Aupoix Alain, AUTRET Françoise, Avenas Élise, Avril Damien, Balard Yvette, Balloux Gabriel, Baradat Mathilde, Barbet-Massin Morgane, Barreda Flavie, Bastin André, Batsere Françoise, Baudet Nicolas, Baurens-Franc Christophe, Bebin Clément, Bégin Sophie, Benezet Ruddy, Béraud Jean-Marc, Berger Romain, Biancardini Famille, Bircker Loic, Bodiguel Brigitte, Boisbineuf Christelle, Boissier Marc, Bonnafoux Florence, Bonnafoux Vincent, Bonneau Pierre, Bonneil Philippe, Bos Nathalie, Bosquet Christian, Bouard Hervé, Boudies Catherine, Bouffard Frédéric, Bouligand Sandrine, Boutegege Serge, Bouveris Nicole, Bouvier Chantal, Brajon Émilie, Brasseur Jean-Emmanuel, Breuil Anne, Briand Françoise, Brin Antoine, Buckvald Nathalie, Bultel Yvan, Burchianti Mireille, Busch Geneviève, Callewaert Pierre, Calme Catherine, Calmet Claire, Camenen-Houdayer Danièle Canel Celie, Canevet Marie-Françoise, Caron Matthieu, Casenave Isabelle, Catieau Alexis, Causeur Nicole, Cellier Pierre, Chabanois Gérard, Chamaux Jérôme, Chammard Émilie, Chappert-Bessiere Joceline, Chapuis Gabriel, Chardinal Sophie, Chatelain Marion, Cherrier Camille, Chevalier Adélie, Chevalier Richard, Chiffolleau Bertrand, Cholet Jérémie, Clochard Alain, Cocquempot Marine, Coiffard Clément, Collectivité Territoriale (Reserve Naturelle) Poupart, Conservatoire Botanique National Du Bassin Parisien Cbnbp, Coupiac Louis, Couric Pauline, Crouzet Pierre, Cuille Rosalie, Danet Pierre, De Chastenet Cedissia, De Kerimel Aymeric, De La Brosse Caroline, Delafoy Arielle, Delisle Pascal, Delphin Chantal, Deschatres Aurelien, Desvois Régine, Devers Florence, Dezerald Hervé, Domenech Boris, Douard Anne, Douarre Marie, Druetz Flora, Dubosc Sarah, Duffaut Philippe, Dumas Françoise, Dumez Nicolas, Durand Alexandre, Duron Quiterie, Duytschaever Francis, Engel Geneviève, Eriksson Marion, Esnault Sarah, Etcheverry Georgette, Farcat Charlotte, Fatz Pierre-Marie, Féral Camille, Fernandes Val, Filleur Lucas, Fournel Isabelle, Fourvel Jean-Marc, Fried Guillaume, Galerme Jean Baptiste, Galerme Jean Pierre, Garnier Boudier Joanne, Gatto Claire, Gaudry Jérôme, Gauthier Jacques, Gelin Muriel, Gelmetti Anne Marie, Geneix Gilles, Georganidis Michèle, Germaine Clémence, Ghesquiere Jean-Christophe, Ghestem Murielle, Goguet Liselotte, Gombault Clémentine, Gorremans Jean-Luc, Gotteland Pierre, Gourdel Laurence, Gourlin Benjamin, Grange Milena, Grignon Céline, Guais Daniel, Guichard Bernard, Guiller Clémence, Guittet Jean, Haeffner Hugues, Haenggi Philippe, Hance Emmanuel, Happe David, Heuze Sylvère, Hillion Jeanne, Hubert Eric, Hugot Nicolas, Huve Rosalia, Indorf Marc-Frederic, Jacot Pierre-Alain, Jagoda Daniel, Jardin Botanique Besançon, Jargeat Patricia, Javaux Benjamin, Jaymond Delphine, Joset Henri, Jourdan Christine, Joyaux Sandrine, Jullin Franck, Kania Daniel, Laffargue Lucie, Lafon Céline, Lagier Anne-Marie, Lallemand Johann, Lambert Cécile, Lamouroux Paule, Lanciaux Maxime,

Lantuejoul Eric, Larbouillat Annick, Laviaille Jeanne, Le Fur Patrick, Le Garrec Sandra, Leblanc Marie, Leclerc Catherine, Leduc Vinciane, Lefebvre Manon, Lekieffre Alix, Lemoine Yves, Lemouzy Claire, Leneveu Justine, Lenne Patricia, Lepage Elen, Lequeuvre Charly, Lerat Christine, Lerat Elodie, Lesné Sébastien, Leveslin Gérard, Leviol Isabelle, Levy-Leonesio Patricia, Locqueville Jonathan, Lodziak Michel, Lonchamp Jean-Pierre, Longeot Yves, Luciani Bernadette, Luigi Catherine, Mace Bruno, Machon Nathalie, Magrou Nathalie, Maguet Nicolle, Marchal Pierre-Luc, Marsteau Christine, Martin Gabrielle, Martin Hilaire, Martin Nicolas, Martinelli Marion, Masonnave François, Massouh Jacques, Master Promo, Mathieu Daniel, Mathieu Joël, Maurel Noëlie, Meyer Claire-Lise, Michel Prisca, Mistarz Margaux, Mollereau Aurore, Monferrand Christophe, Monthus Alain, Montpied Pierre, Moragues Angels, Morelon Stéphanie, Morin Delphine, Morlon Claire, Motard Éric, Muratet Audrey, Mutuel Arnaud, Naudin Marie-Noëlle, Nesty Matthieu, Nettleship-Begin Pierre, Neveu Dany, Nicolas Dole, Nonglaton Gilles, Noraz Éloïse, Onf Bergerie, Ostermann Lukas, Oszczak Joëlle, Oudot Le Secq Marie-Pierre, Parachout Marie, Pascal Marie-Élise, Pelatan François, Pellecuer Hélène, Perret Jeannette, Peyrard Morgan, Picard Francis, Pichard Adeline, Pirot Manuel, Plessier Claudine, Politi Bertoncini Alzira, Ponchant Monique, Pons Virginie, Porcher Pascale, Quénaon Christine, Ravot Charlotte, Raynaud Xavier, Réal Juliette, Régentête Christine, Rémaud Dominique, Rémaud Marie Bernadette, Renault Gérard, Réserve Naturelle Nationale Saint-Mesmin, Ressayre Patrick, Revault Pascal, Riberol Lionel, Rist Delphine, Rivière Yann, Robert Jean-Louis, Rodrigues Mélanie, Ropars Lise, Rossier Dominique, Rouger Caroline, Roussel Dany, Rouveyrol Paul, Sahl Amandine, Sanson Karine, Sapaly Élise, Sartre Isabelle, Scheidegger Anne, Serret Patrick, Signoret Sandrine, Silberfeld Thomas, Sonneville Hélène, Soulas Patrick, Spicher Fabien, Stratmains Emmanuel, Tasso Dominique, Tauran Julien, Texier-Pauton Élodie, Thébault Ludovic, Thiebaut David, Thys Évelyne, Tinchant Anne, Tinguay Hugues, Torre Fabrice, Tositti Arnaud, Toty Anne, Truong Minh-Xuan, Turcati Laure, Tzvetan Gwladys Mai, Valette Nicolas, Van Panhuys-Sigler Michèle, Vérite Vincent, Viallon Camille, Vidal Rodolphe, Videlot Vincent, Vilard Vanessa, Villeneuve Aurélie, Virton-Lavorel Anthony, Wahl Marie-Salomé, Waligorski Stanislas, Wernert Dominique, Wolff Anne, Ybres Nicolas.

**III. IMPACTS DU CHOIX DE LA VARIABLE BIOCLIMATIQUE ET DE
L'ÉCHELLE SPATIALE SUR LA DÉTECTABILITÉ DU CHANGEMENT DE
LA PRÉFÉRENCE THERMIQUE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES EN
LIEN AVEC LE CHANGEMENT CLIMATIQUE**



Gentiana verna, Col de Tentes, Cirque de Gavarnie, 07/07/2018

Article 2 : The choice of bioclimatic variable and spatial scale critically influences the detectability of climate-driven changes in plant communities

Travail réalisé en collaboration avec Oliver Pescott, Reto Schmucki, David Roy et Simon Smart, NERC Centre for Ecology & Hydrology, Crowmarsh Gifford, Wallingford, United Kingdom grâce à l'obtention de la bourse Transhumance (École Doctorale) en 2018.

A. Contexte

La préférence thermique moyenne des communautés est une mesure calculée à partir des préférences thermiques des espèces, largement utilisée pour déceler et comprendre les réponses des espèces et des communautés aux changements environnementaux. Malgré sa popularité, une mesure précise de cette préférence thermique, et plus généralement des traits des espèces, demeure difficile pour au moins deux raisons : la disponibilité limitée des données et les variations intra-spécifiques, rarement incorporées dans les analyses des traits moyens au niveau de la communauté. Dans cette étude, nous avons cherché à examiner comment les choix méthodologiques de documentation d'un trait particulier influencent la détection de la réponse des espèces et des communautés aux changements environnementaux. Nous avons considéré comme cas d'étude l'impact du changement climatique et ses conséquences sur la préférence thermique moyenne des communautés végétales. Dans ce cadre, nous avons calculé huit indices caractérisant la température moyenne de l'aire de distribution géographique des espèces, pour l'ensemble des espèces échantillonnées par le programme Vigie-flore. Pour cela, nous avons fait varier trois paramètres de calcul de ces indices : l'étendue géographique considérée, la variable bioclimatique choisie et la résolution spatiale des données climatiques. Nous avons comparé ces indices (quantitatifs : huit indices construits à partir de la distribution géographique des espèces) à l'indice d'Ellenberg de la température (qualitatif : indice Ellenberg de la température construit à partir des habitats préférentiels des espèces), d'une part au niveau spécifique, et d'autre part au niveau des communautés par le calcul de la préférence thermique moyenne.

B. Résultats majeurs

La comparaison des choix méthodologiques réalisés pour calculer la préférence thermique des espèces apporte des informations nouvelles pour comprendre les modifications de la flore en réponse

au changement climatique. La comparaison de l'indice d'Ellenberg, caractéristique de la préférence thermique pré-réchauffement climatique, avec les indices de température moyenne actuelle de l'aire de distribution suggère que la préférence thermique des espèces annuelles adaptées aux températures froides a augmenté plus que celle des pérennes, suggérant des adaptations locales ou une plus grande plasticité des annuelles et/ou l'extinction des pérennes à la limite sud de leur aire de distribution. Les indices qui omettent la limite nord de l'aire de distribution des espèces (i.e. données d'observation nationales) ou les températures froides de l'hiver (i.e. la température moyenne du mois de juillet) peuvent ignorer les changements liés à ces espèces à préférence thermique froide. Au niveau des communautés, la détectabilité des changements de la préférence thermique moyenne dépend essentiellement de l'étendue géographique considérée et du type d'indice (qualitatif ou quantitatif) de la préférence thermique des espèces, en particulier des espèces annuelles. Celle-ci est plus faible quand l'indice est calculé sans prendre en compte les conditions froides (limite nord de l'aire de distribution des espèces et températures hivernales). Celle-ci pourrait être surestimée à partir de l'indice d'Ellenberg, ne tenant pas compte de l'adaptation locale des espèces annuelles. Cette étude apporte des éléments de compréhension nouveaux de la réponse des espèces au changement climatique et souligne l'intérêt de questionner les choix méthodologiques lors de construction d'indices.

C. Mots-clés

Plantes, préférence thermique moyenne des communautés, distribution européenne des espèces, changement climatique, suivi floristique, échelle nationale et européenne, GBIF et bases de données opportunistes françaises, indice d'Ellenberg de la température, variables bioclimatiques Chelsa.

The choice of bioclimatic variable and spatial scale critically influences the detectability of climate-driven changes in plant communities

Gabrielle Martin^{1*}, Oliver L. Pescott², Reto Schmucki², Nathalie Machon¹, Emmanuelle Porcher¹

Gabrielle Martin¹ gabrielle.martin@mnhn.fr, Nathalie Machon¹ nathalie.machon@mnhn.fr, Emmanuelle Porcher¹ emmanuelle.porcher@mnhn.fr, Oliver Pescott² olipes@ceh.ac.uk, Reto Schmucki² retoschm@ceh.ac.uk

¹Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum national d'Histoire naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne Université, CP 135, 57 rue Cuvier 75005 Paris, France

²Centre for Ecology & Hydrology and Biological Records Centre, Wallingford OX10 8BB, United Kingdom

*Corresponding author:

Gabrielle Martin

UMR 7204 – CESCO – CP 135

Muséum national d'Histoire naturelle

Département Homme et environnement,

43 rue Buffon, 75005 Paris, France

Tel: + 33 1 40 79 81 02 - mail: gabrielle.martin@mnhn.fr

ABSTRACT

Species traits, and their community-weighted means, are widely used to document and understand species and community responses to environmental change. Despite their popularity, an accurate measurement of species traits remains challenging, for at least two reasons: limited data availability and intraspecific variation that is seldom incorporated in community-level trait analyses. In this study we examine how methodological choices to document species traits can affect the study of species and community responses to environmental change, using climate change as a thoroughly studied illustrative example. We calculated, for 2,420 plant species, eight indices characterizing species temperature preferences. These indices were obtained by varying (i) the spatial extent of the species observation datasets (national versus European), (ii) the spatial resolution of climatic variables (1 versus 10 km), and (iv) the bioclimatic variables used to characterize thermal preference (annual mean temperature versus mean temperature of July). We examined the correlation among these eight plant temperature indices and the Ellenberg temperature indicator value, a qualitative index built using information on habitat preferences. Using community responses to climate change as an example to study how methodological choices to document species traits can affect the conclusions from species and community responses to environmental change, we also examined nine years of change in the mean temperature preference of plant communities in a variety of habitats across France, using data from a participatory monitoring program. Although all indices were strongly correlated with each other, we show that the detectability of temporal increases in the mean temperature preference of plant communities critically depends on the spatial scale and the index type used to estimate species temperature preferences, particularly for annual species. In contrast, the choice of the bioclimatic variable did not influence the temporal trends in mean temperature preference of plant communities. Cold-adapted species thermal preference assessment was strongly dependent on the bioclimatic variable used, spatial extent and the spatial resolution. Annual species tended to be more sensitive to the spatial extent than perennials. This study shows how methodological choices to document species thermal preference may help understand species and community responses to climate change, but also blur the detectability of the resulting temporal changes.

KEYWORDS

Plants, thermal preference, European species distribution, climate change, monitoring, national versus European extent, GBIF and national opportunistic plant databases, Ellenberg indicator value, CHELSA bioclimatic variables.

INTRODUCTION

Species traits – morphological, anatomical, physiological or phenological features measurable at the individual level (Violle et al., 2007) – are an efficient means to document, understand or predict species response to environmental change (Kattge et al., 2011a). At the community level, several indices have been proposed to measure relevant aspects of community trait composition, among which the ‘community-weighted mean trait value’, i.e. the sum of species trait values weighted by their relative frequency in the community. This index is recognized as a useful and generalizable tool to assess species distribution change and community composition change, summarising shifts in mean trait values within communities due to environmental selection for certain functional traits (Garnier et al., 2004; Mouillot et al., 2013; Ricotta and Moretti, 2011). For instance, environmental change consequences can be inferred by comparing community-weighted mean between two points in time (Dierschke and Wittig, 1991) and for several traits, as has been shown for many taxa in response to increases in temperature (Devictor et al., 2008, 2012; Lindström et al., 2013; Martin et al.), changing precipitation regimes (Griffin-Nolan et al., 2018) and to increased pollution (Stevens et al., 2010). Indeed, examining many species trait values together allows for a more precise and consistent indication of the functional structure of communities than a single species trait value (Diekmann, 2003), provided that species traits can be reliably characterised.

Despite the massive effort assembling large trait databases in many taxonomic groups (e.g. TRY (Kattge et al., 2011b), Bioflor (Kühn et al., 2004), Leda (Kleyer et al., 2008; Knevel et al., 2003), PLANTS (Green, 2002), Ecoflora (Fitter and Peat, 1994), BROT (Paula et al., 2009), CATMINAT (Julve, 1998)... in plants, Phylacine in mammals (Faurby et al., 2018), macroinvertebrates taxa (Statzner et al., 2008)...), accurate measurement of species traits remains challenging, for at least two reasons: (1) limited data availability and lack of standardization (Kattge et al., 2011a; Pérez-Harguindeguy et al., 2016; Schneider et al., 2018) and (2) intraspecific variation (Messier et al., 2010; Violle et al., 2012). The intraspecific trait variability is defined as a substantial variation between and within individuals of a species (Messier et al., 2010). This can optimize plant performance and fitness in response to abiotic and biotic constraints, results from genetic variation and phenotypic plasticity where the expression is strongly modulated by the environment (Kattge et al., 2011a). For example, the species thermal preference expressed by individuals at the boundaries of a species range could vary compared to that expressed by individuals at the center of its range. This intraspecific trait variability may carry useful information but may also hide patterns if it is improperly incorporated into species-level analyses. It may have important consequences and lead to inference problems according to the spatial scale at which the specific trait was measured.

In this study, we examine how methodological choices to document species traits can affect the conclusions from species and community responses to environmental change, using community responses to climate change as an example. Indeed, climate change is becoming a major driver of biodiversity change (Bellard et al., 2012; Chapin et al., 2000; Leadley et al., 2010; Maxwell et al., 2016; Pereira et al., 2010). Changes in species range (spatial response), phenology (temporal response) or physiological or behavioural changes to match with new climatic conditions are all amongst the documented impacts of recent climate change (Bellard et al., 2012; Parmesan, 2006). Specifically, a concurrent increase in the abundance of warm-adapted species and decrease of cold-adapted species has been documented in Europe and North America for several taxonomic groups (De Frenne et al., 2013). In Europe, an upward shift of plant species distribution towards mountain summits has been shown (Bertrand et al., 2011; Lenoir et al., 2008; Steinbauer et al., 2018), as well as a northward latitudinal range shifts for several taxonomic groups, including birds, butterflies, and plants (Devictor et al., 2008, 2012; Lindström et al., 2013; Martin et al.; Parmesan, 2006; Thomas and Lennon, 1999).

The spatial response of species and communities to climate change, i.e. latitudinal and altitudinal range shifts, have been examined via an assessment of the thermal preference (or optimum) of species and the mean of such thermal preferences in communities. In plants, two types of traits, with contrasting properties, are generally used to characterize thermal preference (but see also Lenoir et al., 2008; Savage and Vellend, 2015 for species' optimum altitudinal distribution ranges; and Steinbauer et al., 2018 for species richness increases) : the species temperature index, also used in other taxonomic groups (e.g. Devictor et al., 2012 for birds), and the habitat-based Ellenberg Temperature indicator value (Diekmann, 2003; Godefroid and Dana, 2006). The Species Temperature Index (STI) is a quantitative metric calculated as the average temperature across the distribution range of a species. This index depends on the availability of data on a species distribution, the spatial extent of the species distribution data used and the temperature variable selected. In contrast, the Ellenberg temperature indicator value is a more integrative, but qualitative, metric, characterizing the realized species ecological niche from field experience of plant ecologists and/or from floristic or phytosociological records in western central Europe. Since their publication (Ellenberg, 1974), Ellenberg indicator values became an important tool to understand plant community composition change and have been widely used in applied plant ecology (Diekmann, 2003). They have been adapted to several countries such as Switzerland (Landolt, 1977; Landolt et al., 2010), Great Britain (Hill et al., 1999), Italy (Pignatti et al., 2001), Greece (Böhling et al., 2002), and the Faroe Islands (Lawesson et al., 2003). To date, no study has investigated the consequences of methodological

choices among these different indices on our ability to detect temporal trends in thermal preferences at the community level.

Here, we evaluate how methodological choices to assess species thermal preferences have consequences for our understanding of plant community responses to environmental drivers. From now on, we will use the term “species thermal preference” to design the species temperature requirements in absolute, equivalent to the species climate envelope as a conceptual measure. Second, we will use the term “plant temperature indices” to design the eight indices calculated in this study on the basis of the mean temperature of the species distribution area. We specifically address the following questions: (i) are different thermal preference indices correlated with each other? (ii) Do different thermal preference indices yield similar temporal trends in the mean community thermal preference? To this end, we calculated eight plant temperature indices for 2,420 taxa surveyed in the French plant monitoring program Vigie-flore (<http://vigienature.mnhn.fr/page/vigie-flore>). These indices were obtained by varying (i) the spatial extent of species observations dataset (national versus European), (ii) the spatial resolution of the climatic variables (1 km versus 10 km), and, (iv), the temperature variables used to characterize species’ thermal preferences (annual mean temperature versus mean temperature of July). We then examined the correlation among these eight plant temperature indices and the Ellenberg index. Finally, we used these different indices to examine nine years of change in plant community composition in a variety of habitats across France using data from the Vigie-flore monitoring program. Such data have been used previously to report a rapid increase in the thermal preference of plant communities related to climate change, mainly resulting from an increased abundance of annual, warm-adapted species (Martin et al.). Here, we assess whether these changes in average thermal preference of plant communities depend on the methodological choice of the species temperature index.

MATERIALS AND METHODS

1. Plant monitoring data and standardisation of species names
 - a. Vigie-flore monitoring scheme

We used data from Vigie-flore, a French citizen science program involving 321 skilled amateur botanists to monitor wild flora. The data were collected yearly between 2009 and 2017 in 586 1 km x 1 km squares sampled from a systematic grid (Supplementary Figure 1). Each square contains eight systematically distributed 10m² plots, each divided into ten 1 m² quadrats (Supplementary Figure 1). The presence of all vascular plants, as well as habitat type following CORINE biotope nomenclature, was recorded in all quadrats of as many plots as possible (up to eight) per square. The number of quadrats in which a species is observed provides a proxy for species abundance in a plot, we

considered it as a frequency measure in the rest of the document. On average there were 2.9 years of observations per plot, and 5.3 plots sampled per square; the totals used in our analyses were 3,118 plots and 100,523 plant observations.

b. Standardization of species names

For the 2,420 species observed at least once in Vigie-flore since 2009, we needed both distribution and trait data, requiring the accurate joining of multiple databases with potentially different taxonomies. We therefore verified each species name to retain the scientific accepted name of each species and its associated GBIF ID. To this end, for each of 2,420 species, we searched for scientifically accepted names using the R package *taxize* (Chamberlain and Szoecs, 2013; Chamberlain et al., 2018a). We chose the Catalogue of Life resource, which returned the fewest failed queries, and kept only the best matches using the *gnr_resolve* function. We downloaded the GBIF taxon ID from taxonomic names through the R package *rgbif* (Chamberlain and Boettiger, 2017; Chamberlain et al., 2018b). Only 7 of 2,420 species names did not match with the Catalogue of Life. In this case, we retrieved the accepted name manually on the Plant List website (<http://www.theplantlist.org/>) and the GBIF taxon ID on the GBIF website (<https://www.gbif.org/>).

c. Species attributes

We collected information for two species-specific attributes most likely to be related to climate change using the R package *TR8* (Bocci, 2015): the Ellenberg temperature indicator value (hereafter “Ellenberg index”) and lifespan. The Ellenberg index characterizes the climatic preference, i.e. the optimum temperature class for growth and survival, of western European species via species habitat preferences (nine classes: from arctic or alpine to Mediterranean habitats), uploaded from the database Baseflor (Julve, 1998). This index is qualitative in nature, because it is mainly inferred from field experience of plant ecologists, i.e. observations of species occurrences at different sites collected mainly in Germany between the 1950s to the 1980s (Diekmann, 2003). Each of the nine classes of the Ellenberg index are also associated with a corresponding annual mean temperature, as well as average temperatures of the coldest and hottest months of the year. Lifespan is described using seven broad classes obtained by combining classes from the Bioflor (Klotz et al., 2002; Kühn et al., 2004) and LEDA (Kleyer et al., 2008; Knevel et al., 2003) databases. The procedure used to combine lifespan information from Bioflor and LEDA traitbases is available on the Electronic Supplementary Material Table S1 in Martin et al. . The Ellenberg index and lifespan were available for 1,709 and 1,780 of the 2,420 species sampled, respectively, representing 85.6% and 89.3% of the total observations in Vigie-flore. Thereafter, we focused most of our analyses on two extreme lifespan classes: annuals, which are expected to respond rapidly to climate change and temperature increases,

when possible, owing to their short life cycles, vs. perennials, which are expected to exhibit more inertia.

2. Species distribution data at national (France) and European scales

We retrieved three databases, SOPHY, Tela Botanica and GBIF plant records, available at national and European (GBIF only) scales.

SOPHY is a phytosociological database developed since 1978 (Brisse et al., 1995; de Ruffray et al., 1989). It contains 133,941 phytosociological records collected between 1913 and 2010 in France, representing 2,938,953 plant species observations. Half of these records were collected between 1976 and 1996 and were distributed throughout France (Supplementary Figure 2). We retained SOPHY observations for the 2,420 species recorded in the Vigie-flore scheme, corresponding to 2,561,433 out of the 2,938,953 observations.

Tela Botanica (<https://www.tela-botanica.org/>) is a French network of French-speaking botanists that implements web-based tools to promote discussions, collective projects and data sharing. The Tela Botanica database includes 422,119 opportunistic plant observations, mainly in France and in neighbouring countries, for 5,368 taxa at the specific and infraspecific levels, collected between 1900 (herbarium data) and 2018 (Public observation data produced by the Tela Botanica network, as part of the Flora Data program available here <https://www.tela-botanica.org/thematiques/flora-data>, uploaded in June 2018). Around half of these records were collected between 2012 and 2016 (Supplementary Figure 2). We retained Tela Botanica observations for the 2,420 species recorded in the Vigie-flore scheme and collected before 2010, corresponding to 48,934 out of 422,119 plant observations.

We retrieved GBIF observations for the 2,420 species recorded in the Vigie-flore scheme using the R package *rgbif* (Chamberlain and Boettiger, 2017; Chamberlain et al., 2018b). We extracted data from 2,822 collections or datasets in Europe. We retrieved 13,232,743 opportunistic plant observations collected between 1900 and 2010. Half of these records were collected between 1988 and 2005 and were distributed throughout Europe (Supplementary Figure 2). We collected observation information for 2,142 species of the 2,420 sampled by the Vigie-flore monitoring scheme.

3. Plant Temperature Index

Each species observed in Vigie-flore was characterized by a species temperature index, which is the average temperature across its range (Devictor et al., 2008).

a. Concatenation of all plant observations datasets and creation of species aggregates

We concatenated the GBIF, Tela Botanica and SOPHY plant observations in one dataset on the basis of accepted scientific names. As a critical step, we created ten species aggregates (*Centaurea jacea* aggr., *Centaurea paniculata* aggr., *Festuca rubra* aggr., *Festuca ovina* aggr., *Hieracium murorum* aggr., *Rosa multiflora* aggr., *Rosa canina* aggr., *Rubus fruticosus* aggr., *Sorbus aria* aggr. and *Taraxacum* aggr., Supplementary Table 1 for more details on species included in each aggregate) on the basis of established identification difficulties even for experienced botanists, and differences in the approaches to these species complexes in different countries. These aggregates were built based on the French *Flora Gallica* (Tison and de Foucault, 2014), the *New Flora of the British Isles* (Stace, 2010) and expert knowledge (OLP, author). Finally, we kept 14,708,271 unique plant observations for 2,351 species in Europe (out of the 2,420 species observed in Vigie-flore), with an observation corresponding to a unique combination of a species accepted name and geographical coordinates. We collected on average 6,256 observations per species (median: 1,534, range: 1-83,201). For 69 species observed in Vigie-flore, we did not recover any other observation data in Europe; these 69 species represented 0.24 % of the Vigie-flore dataset and are either (i) rare species characterized by a narrow distribution, (ii) cultivated species in agricultural habitats or (iii) horticultural species in urban areas; no plant temperature index could be calculated for these species. Note that we also retrieved a single observation for 15 species, and fewer than 50 observations for 166 species: a plant temperature index was calculated for these 181 species but they are likely to have limited ecological relevance. These 181 species represented 0.39 % of the Vigie-flore dataset and are considered as rare species characterized by a narrow distribution. Whilst technically we were not always using "species" (i.e. also some species aggregates), we used the word throughout for convenience.

b. European climate data and plant temperature indices

For each location where a plant was observed throughout Europe, we collected the annual mean temperature and the mean temperature of July for the time period 1979-2013 at a 1 km and 10 km resolution from the high resolution (30 arc sec) climate data set CHELSA (Karger et al., 2017b, 2017a). These two climatic variables were chosen in reference to the Ellenberg index (Julve, 1998), in which the annual mean temperature and the mean temperature of the hottest month, July in Europe (CHELSA source), are detailed for each class of the index. Climate data were extracted from the CHELSA rasters using the R package *raster* (Hijmans, 2017), *sf* (Pebesma, 2018), and *rdryad* (Chamberlain et al., 2018b). For each species, we then calculated the mean temperature of the distribution area weighted by the sampling effort, defined as the number of observations in a 1 km cell (all species) divided by the total number of observations across the focal distribution area (all species included). This yielded eight plant temperature indices, in addition to the Ellenberg index,

differing from each other with respect to: (i) spatial resolution of climate data (1 km or 10 km), (ii) spatial extent (France or Europe), (iii) climatic variables (annual mean temperature or the mean temperature of July).

4. Statistical analyses

In the following, the eight plant temperature indices and the Ellenberg index are collectively referred to as “thermal preference indices”.

a. Comparison of plant temperature indices

We examined the relationships among the nine thermal preference indices using Spearman’s correlation coefficient. We also performed a hierarchical cluster analysis based on a distance matrix calculated from all thermal preferences index values. We also examined how thermal preference indices were related to plant traits and influenced by calculation choices by performing a linear regression of plant temperature indices against the Ellenberg index, lifespan, the three construction parameters (spatial extent, spatial resolution and bioclimatic variable) and all two- and three-way interactions (higher-order interactions were non-significant).

b. Calculation of the community-weighted mean for each of the plant temperature indices

For each of nine thermal preference indices, we calculated a community-weighted mean temperature preference of plant communities, named hereafter “mean temperature preference”, i.e. the frequency-weighted sum of thermal preference index of all species (Garnier et al., 2004). We also calculated the same indices using Vigie-flore plot presence/absence data, instead of frequency, to test whether temporal trends could be detected with lower resolution data (Newbold et al., 2012). Finally, we calculated the mean temperature preference within two extreme lifespan classes: annuals vs. perennials. Species lacking indicator values were disregarded and were not taken into account in the community-weighted mean calculations.

c. Estimating temporal trends in mean temperature preferences of plant communities in France using a Bayesian hierarchical model

We used a Bayesian hierarchical model to estimate a temporal trend in mean temperature preference: (1) using either frequency data or presence/absence data; and (2), of annual vs. perennial species. The underlying model describes the mean temperature preference value as a function of year for all plant communities. We assumed that mean temperature preference of plant communities was normally distributed, with a mean that depended linearly on year, geographical coordinates and survey square, and constant variance. The linear model was the following:

$$MTP_{ijk} = m + a*year_i + b*lat_{ijk} + c*long_{ijk} + d*lat_{ijk}^2 + e*long_{ijk}^2 + Square_j + \sigma^2_{ijk}$$

where MTP_{ijk} is the mean temperature preference of the plant community in plot k of square j and year i , m is the intercept, lat and $long$ are the latitude and longitude of the plot, $Square$ is the random effect of square with variance σ^2_s and σ^2_{ijk} is the residual variance. For all Bayesian hierarchical models, we chose only non-informative priors, sampled from Gaussian distributions with a mean of 0 and a variance of 10^{10} for most parameters, and gamma distributions with shape parameter $k = 0.001$ and rate $\beta = 0.001$ for precision (inverse of variance) parameters. Parameters were estimated using WinBUGS (Lunn et al., 2000). Four chains were run using priors to draw 100,000 samples, discarding the first 50,000 iterations. Samples were thinned by 1 in 10 to reduce autocorrelation and obtain mean trends from the remaining posterior distributions. Convergence was checked using the Rhat statistics (all Rhat < 1.2) and WinBUGS traceplots (superposition of the 4 chains). Posterior mean community and species trends were interpreted as different from zero when 95 % of the highest posterior density interval did not include zero. We ran nine version of this model using the R packages *R2jags* (Su and Masanao, 2015) and *mcmcplots* (Curtis, 2015), once for each mean temperature preference of plant communities calculated on the basis of each thermal preference index. Note that we tested several types of priors, including more informative priors for the year effect (normal distribution with a negative or positive mean and a small variance) to test the robustness of our results to this decision; these tests did not affect our results.

d. Comparison of temporal trends in mean temperature preference of plant communities across the nine thermal preference indices

In the following, we collected the standardized year effect from the Bayesian models (standardized slope of the mean temperature preference of plant communities against years) for all nine thermal preference indices to compare their temporal trends. As a first step, we explored the effect of index type, data source (frequency or presence/absence data) and their interaction on temporal trends in mean temperature preference of plant communities using a linear regression. In addition, we explored the effect of index type, lifespan and their interaction on temporal trends in mean temperature preference of plant communities using a linear regression, focusing on annuals vs. perennials. As a second step, to test how the choice of a specific index (among the eight plant temperature indices only) may influence the detection of temporal trends in mean temperature preference of plant communities, we performed three linear regressions of temporal trend in mean temperature preference of plant communities against each of the three construction parameters (spatial extent, spatial resolution or bioclimatic variables), data source (frequency or presence/absence data), and their interaction. Note that we could not test the effects of all construction parameters in a single model, because only a single temporal trend is available for each combination of construction parameter and data source. In addition, as before, we also compared the behavior of annuals vs. perennials: we

performed three linear regressions of temporal trend in mean temperature preference of plant communities against each of the three construction parameters (spatial extent, spatial resolution or bioclimatic variables), lifespan, and their interaction.

All analyses and figures were performed using R version 3.2.4 (R Development Core Team, 2008) and R packages *data.table* (Dowle and Srinivasan, 2017), *doBy* (Højsgaard and Halekoh, 2018), *stringr* (Wickham, 2018), *car* (Fox and Weisberg, 2011), *lme4* (Bates et al., 2015), *ggplot2* (Wickham, 2009), *ggthemes* (Arnold, 2017), *jtools* (Long, 2018), *sp* (Pebesma and Bivand, 2005), *maptools* (Bivand and Lewin-Koh, 2016), *RColorBrewer* (Neuwirth, 2014), *rje* (Evans, 2014), *devtools* (Wickham and Chang, 2016).

RESULTS

1. Relationships among all thermal preference indices

We found strong significant positive correlations among the nine thermal preference indices (all Spearman's $\rho > 0.74$, $P < 0.0001$; Figure 1a and Supplementary Table 2), but these were structured according to construction parameters and their interactions (Figure 1a, Table 1). The Ellenberg index, originally built from a separate dataset not used elsewhere in our analyses (Julve, 1998), exhibited the smallest correlations with the eight plant temperature indices ($0.74 < \rho < 0.79$, Table S2), although these were still strong. The choice of bioclimatic variable (annual mean temperature vs. mean temperature of July) also strongly structured the dataset, followed by spatial extent (Europe vs. France, Table 1 and Figure 1b). Spatial resolution (1 km vs. 10 km) had the smallest effect. Below we detail the effects of the different construction parameters and their interactions, including those with the Ellenberg index and lifespan.

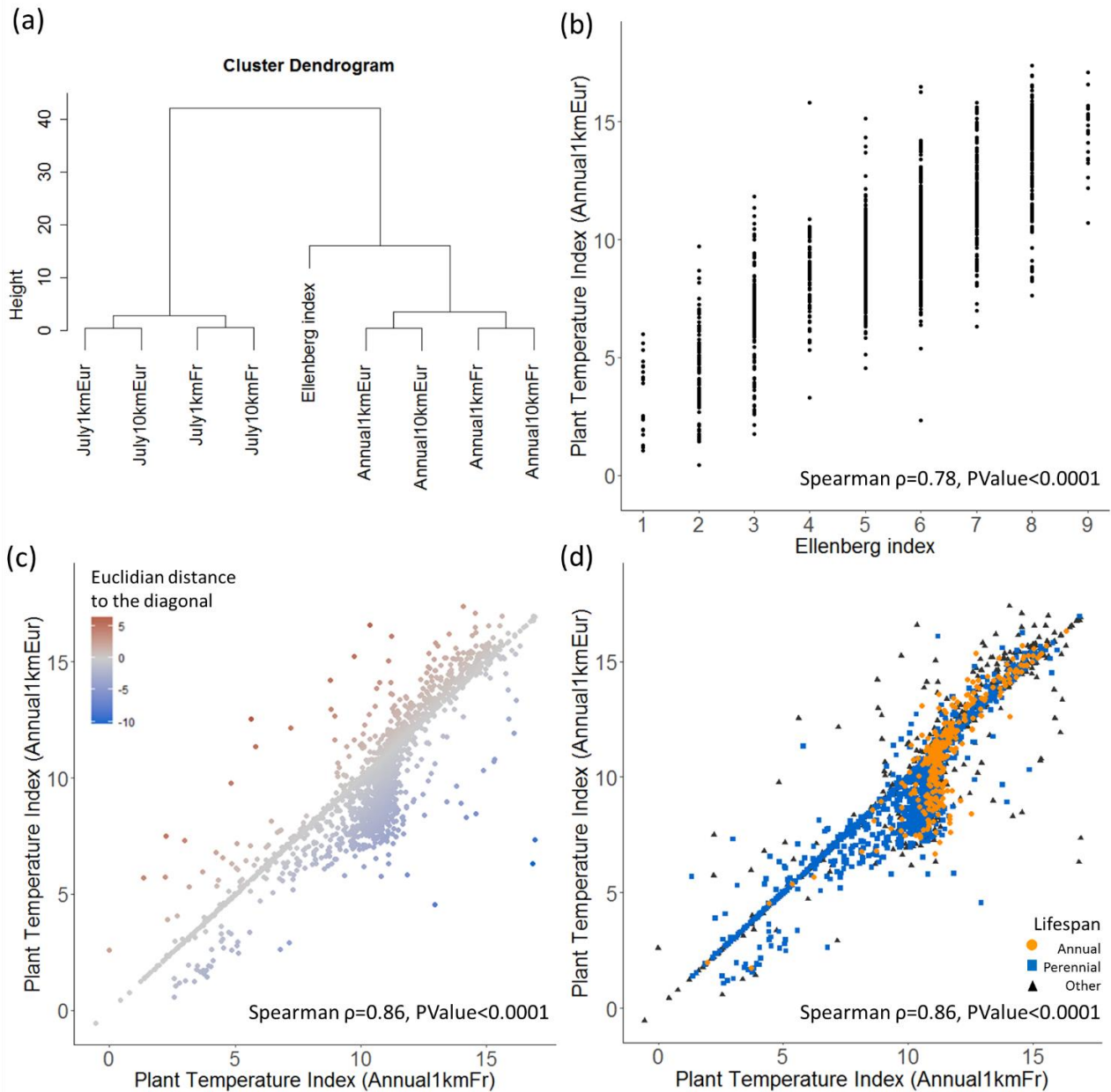


Figure 1. Relationships among thermal preference indices. Hierarchical cluster dendrogram obtained from the hierarchical cluster analysis (a). Correlation between the plant temperature index (Annual1kmEur) and the Ellenberg index (b). Correlation between two plant temperature indices calculated at the European (Annual1kmEur) and French (Annual1kmFr) scales (c and d). Colors represent the Euclidian distance to the diagonal (c) and separated three groups of species: (1) species with similar spatial distributions at the French and European scales (~French endemic species) in grey; (2) southern species in red, for which the plant temperature index from French data is underestimated because it does not include the temperature of the species range in Southern Europe; and (3) northern species in blue, for which the plant temperature index from French data is overestimated for the opposite reason. Colors coupled with forms represent 2 categories of lifespan: annual in orange circle, perennial in blue square and other lifespan types are in black triangles (d).

Each index is named after its construction parameters; bioclimatic variables: *Annual* for annual mean temperature vs. *July* for mean temperature of July; spatial resolution: *1km* vs. *10km*; spatial extent: *Eur* for Europe vs. *Fr* for France.

Table 1. Type III Anova (F tests) results for the linear mixed model of plant temperature indices against the Ellenberg index, lifespan, the three construction parameters (spatial extent, spatial resolution and bioclimatic variable) and all two- and three-way interactions (higher-order interactions were non-significant). Multiple R-squared was about 0.93, *n* was 11,588 data and degrees of freedom were 1.11,507. Model included 1,450 species out of the 2,420 sampled in the Vigie-flore monitoring scheme (no Ellenberg index data was retrieved for 719 species, no lifespan data was retrieved for 648 species, no plant temperature indices was calculated for 69 species).

Effect	F value	P value	
Ellenberg index	20718.95	<0.0001	***
spatial extent	703.76	<0.0001	***
spatial resolution	31.22	<0.0001	***
bioclimatic variable	128498.84	<0.0001	***
lifespan	10.53	<0.0001	***
Ellenberg index:spatial extent	58.69	<0.0001	***
Ellenberg index:spatial resolution	3.91	<0.05	*
Ellenberg index:bioclimatic variable	65.30	<0.0001	***
Ellenberg index:lifespan	77.00	<0.0001	***
spatial extent:spatial resolution	0.23	0.63	
spatial extent:bioclimatic variable	22.74	<0.0001	***
spatial extent:lifespan	8.50	<0.0001	***
spatial resolution:bioclimatic variable	0.70	0.40	
spatial resolution:lifespan	0.21	0.98	
bioclimatic variable:lifespan	0.16	0.99	
Ellenberg index:spatial extent:spatial resolution	0.19	0.66	
Ellenberg index:spatial extent:bioclimatic variable	1.47	0.22	
Ellenberg index:spatial extent:lifespan	4.96	<0.0001	***
Ellenberg index:spatial resolution:bioclimatic variable	0.10	0.75	
Ellenberg index:spatial resolution:lifespan	0.47	0.83	
Ellenberg index:bioclimatic variable:lifespan	0.90	0.50	
spatial extent:spatial resolution:bioclimatic variable	0.01	0.94	
spatial extent:spatial resolution:lifespan	0.01	1.00	
spatial extent:bioclimatic variable:lifespan	0.16	0.99	
spatial resolution:bioclimatic variable:lifespan	0.00	1.00	

a. Bioclimatic variable

We found a strong and consistent **effect of the bioclimatic variable** on our plant temperature indices (Table 1): expectedly, the plant temperature index calculated with the mean temperature of July is significantly higher than that calculated with the annual mean temperature. This effect of the bioclimatic variable depended partly on spatial extent (significant **interaction between bioclimatic variable and spatial extent**, Table 1): the difference between plant temperature indices calculated from the mean temperature of July and those calculated from the annual mean temperature was larger with European vs. French data, but this interaction only had a minor effect (Supplementary Figure 3a).

The choice of the bioclimatic variable also affected the correlation between plant temperature indices and the Ellenberg index, as shown by the significant **interaction between bioclimatic variable and the Ellenberg index** (Table 1 and Supplementary Figure 3b). This effect is also illustrated by the hierarchical cluster analysis showing a greater similarity between the Ellenberg index and plant temperature indices calculated with the annual mean temperature (Figure 1a) than with indices calculated with the mean temperature of July.

b. Spatial extent

The significant **effect of spatial extent** on the plant temperature indices is characterized by higher values at the French vs. European extent (Figure 1c). Three groups of species can be identified: (1) species with similar spatial distributions at the French and European scales. For these species, spatial extent does not affect the calculation of plant temperature index; (2) southern species, for which the plant temperature index from French data is underestimated because it does not include the temperature of the species range in Southern Europe; (3) northern species, for which the plant temperature index from French data is overestimated for the opposite reason. The latest group of species appears to be the most numerous, hence the overall effect of spatial extent reducing the average plant temperature index at the European vs. French scale.

Beyond the interaction with the bioclimatic variable described above, we found another significant **interaction between spatial extent and the Ellenberg index** (Table 1 and Supplementary Figure 3c) showing a greater similarity between plant temperature indices calculated with the European species distribution and the Ellenberg index than indices calculated using the French species distribution. This is also likely to be related to overestimation of the plant temperature index for many species when only the southernmost part of the species range is included in the calculation. This stronger relationship between Ellenberg index and plant temperature indices with European data is particularly true for annual vs. perennial species (significant **three-way interaction between spatial**

extent, lifespan and the Ellenberg index, Table 1 and Supplementary Figure 4): the strength of the relationship remained the same for perennial species, but was slightly increased with European vs. French data for annual species.

Finally, the effect of spatial extent on the plant temperature index also depended on lifespan alone (significant **spatial extent x lifespan interaction**, Supplementary Figure 3d), but this interaction was exclusively driven by biennial species, for which there was no difference in plant temperature index regardless of spatial extent. These species are few (13 out of 1,450 species in this analysis) and we ignore this interactive effect in the following.

c. Spatial resolution

The significant **effect of spatial resolution** on the plant temperature index is characterized by higher values at the 10 km vs. 1 km resolution, resulting most likely from the averaging effect at the coarser spatial resolution (10 km), especially in mountain areas, where temperature can vary at a fine spatial grain depending on elevation and aspect. However the magnitude of the effect of spatial resolution on plant temperature indices is negligible in comparison to other effects, such as the magnitude of the significant **interaction between spatial resolution and the Ellenberg index** (Table 1 and Supplementary Figure 3e), tending to suggest that the correlation between the plant temperature indices and the Ellenberg index is stronger at a resolution of 1 km: differences between plant temperature indices calculated at a 1 km or a 10 km resolution are greater for cold-adapted species (low Ellenberg index) than for hot-adapted species (high Ellenberg index).

d. Lifespan

On average, annual species have significantly higher plant temperature index values than perennial ones (Figure 1d), but this difference depended on the Ellenberg index (significant **interaction between Ellenberg index and lifespan**, Table 1 and Figure 2). Alternatively, the relationship between plant temperature index and the Ellenberg index depended on lifespan, being stronger for perennials than for annuals.

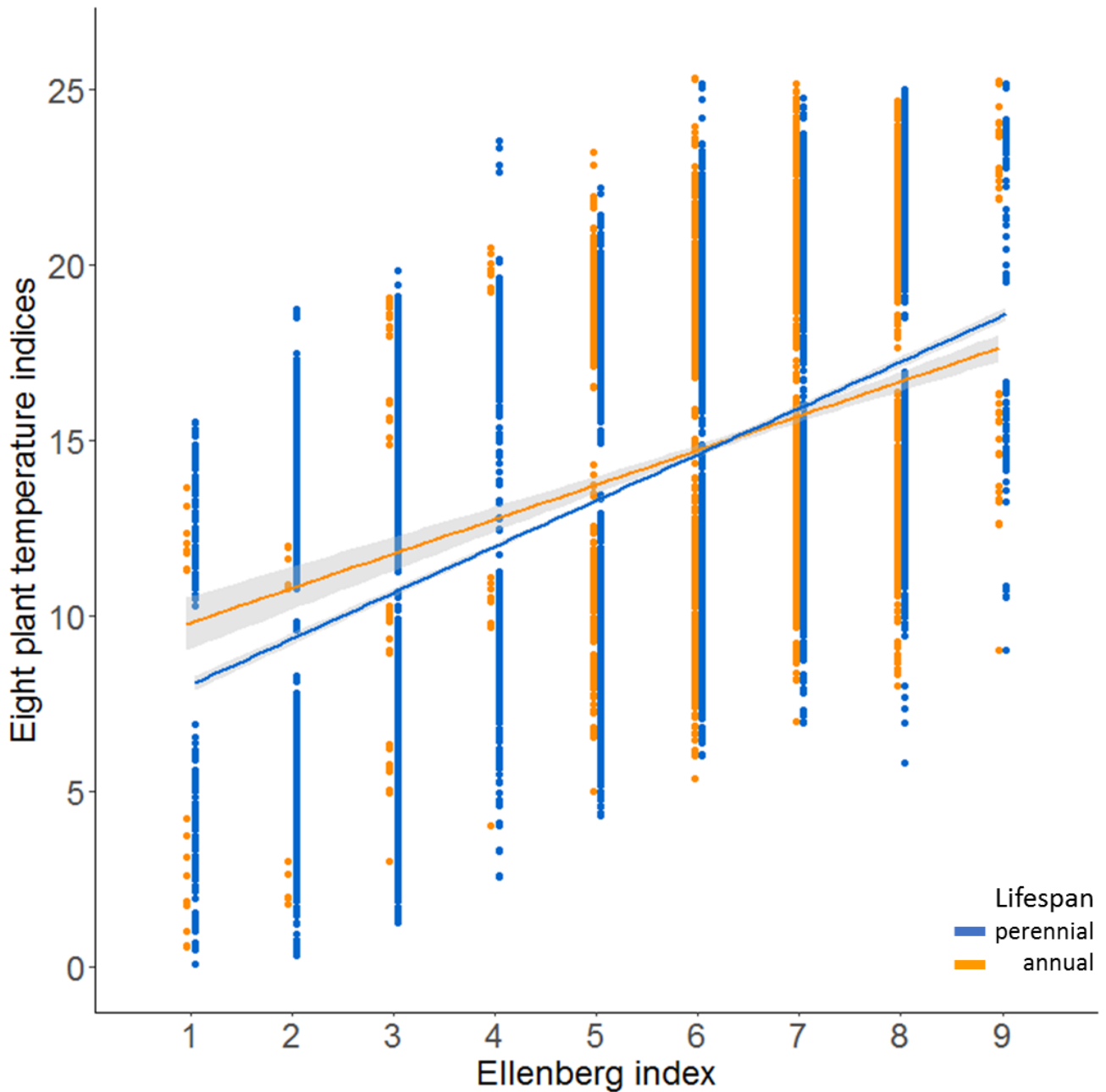


Figure 2. Relationship between the eight plant temperature indices and Ellenberg index for annuals (orange) vs. perennials (blue) species. The lines correspond to the regressions, with their associated standard error (grey band). For clarity, only the two extreme lifespans have been represented.

2. Contrasting temporal trends in mean temperature preference of plant communities across the nine thermal preference indices

Although the temporal trends in the mean temperature preference of plant communities were generally positive, we observed consistent differences across indices (Figure 3; more details on temporal trends and their associated standard error on Supplementary Table 3). The Ellenberg index, spatial extent and lifespan were the most important drivers of these differences; their effects are

presented below. In contrast, the choice of the spatial resolution of climate data and the bioclimatic variable did not influence the temporal trends in mean temperature preference of plant communities. We observed a small effect of the data source (frequency vs. presence/absence) on the obtained temporal trends. The significant temporal trends are predominantly due to changes in the distribution or abundance of annual species (Martin et al., n.d.), as suggested by the significantly larger temporal trend in mean temperature preference of plant communities when this trend is computed using annual species only than when perennials only are considered (Figure 3 and Table 2).

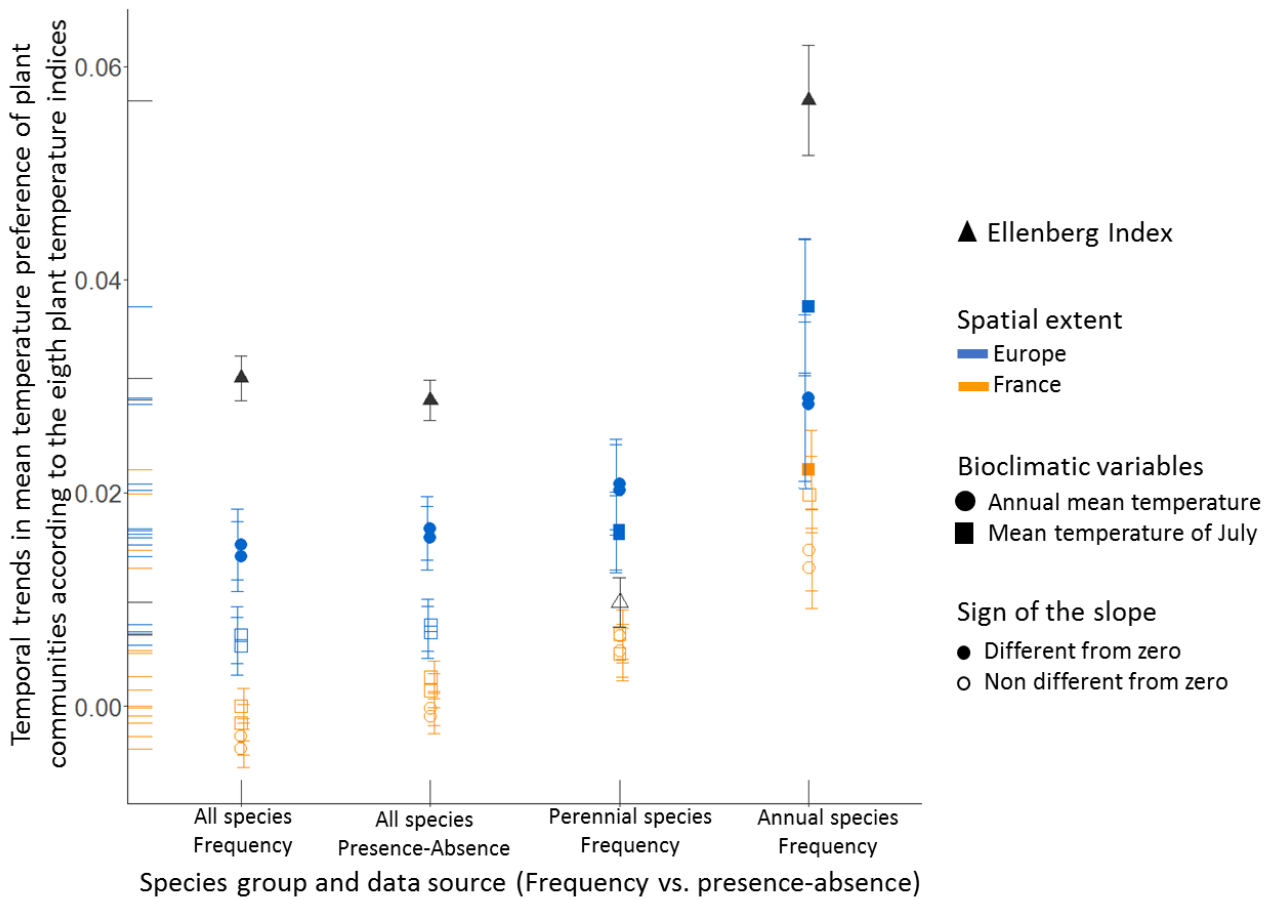


Figure 3. Comparison of the 36 standardized temporal trends in mean temperature preference of plant communities, corresponding to nine plant temperature indices x (two types of data (frequency vs. presence/absence) or two subsets of plant species (annuals vs. perennials) and estimated using Bayesian hierarchical models. Each dot with its associated error bars represents a temporal trend for a combination of species group and data source. Colors and symbols indicate construction parameters of plant temperature indices used to calculate the temporal trend in mean temperature preference of plant communities: Ellenberg index (black triangles), spatial extent (Europe = blue, France = orange), bioclimatic variables (circles = annual mean temperature, square = mean temperature of July). Closed (open) symbols indicate slopes that are (are not) significantly different from zero.

Table 2. The first part of the table represents type III Anova (F tests) results for the linear mixed models of temporal trends in mean temperature preference of plant communities calculated using the nine thermal preference indices against either data source (frequency or presence-absence) or lifespan (annuals or perennials) and index type (Ellenberg index and the eight plant temperature indices). The second part of the table, separated from the first one by a white row, represents type III Anova (F tests) results for the linear mixed models of temporal trends in mean temperature preference of plant communities calculated using the eight plant temperature indices against either data source (frequency or presence-absence) or lifespan (annuals or perennials) and one of the three construction parameters (spatial extent, spatial resolution and bioclimatic variable). Each model is separated from the others by a black line.

Effect	F value	P value		R2
index type	9.48	<0.01	**	0.27
data source	2.39	0.13		0.27
index type:data source	0.07	0.80		0.27
index type	5.55	<0.05	* **	0.69
lifespan	18.64	<0.001	*	0.69
index type:lifespan	7.49	<0.05	*	0.69
Effect	F value	P value		R2
spatial extent	17.37	<0.001	* **	0.44
data source	4.48	<0.05	*	0.44
spatial extent:data source	0.13	0.72		0.44
spatial extent	60.59	<0.000 1	* **	0.90
lifespan	52.24	<0.000 1	* **	0.90
spatial extent:lifespan	0.74	0.41		0.90
spatial resolution	0.07	0.79		0.09
data source	2.76	0.11		0.09
spatial resolution:data source	0.00	0.98		0.09
spatial resolution	0.06	0.81		0.42
lifespan	8.59	<0.05	*	0.42
spatial resolution:lifespan	0.00	0.99		0.42
bioclimatic variable	0.00	1.00		0.10
data source	2.78	0.11		0.10
bioclimatic variable:data source	0.21	0.65		0.10
bioclimatic variable	0.51	0.49		0.50
lifespan	10.01	<0.01	**	0.50
bioclimatic variable:lifespan	1.53	0.24		0.50

a. Impact of index type (Ellenberg index vs. eight plant temperature indices) on temporal trends in mean temperature preference of plant communities

We found a significant **effect of the index type** (Ellenberg index vs. eight plant temperature indices) on the temporal trends in mean temperature preference of plant communities (Table 2 and Figure 3), the Ellenberg index resulted in higher temporal trends in mean temperature preference of plant communities than those calculated with the eight plant temperature indices, except for perennial species. This effect of the index type depended partly on the lifespan (significant **interaction between index type and lifespan**, Table 2 and Figure 3): the difference between temporal trends in mean temperature preference of plant communities calculated with the Ellenberg index and those calculated with the eight plant temperature indices was larger for annual than for perennial plants, but this interaction only had a minor effect.

b. Impact of spatial extent on temporal trends in mean temperature preference of plant communities

For two types of indices, namely the Ellenberg index and the plant temperature indices calculated from European data and annual mean temperature, we observed a consistent increase in mean temperature preference of plant communities, except when perennials only were considered for the Ellenberg index (Figure 3). In contrast, when the plant temperature indices were calculated from French data only, or with the mean temperature of July, the temporal trends in mean temperature preference of plant communities were rarely different from zero (significant **effect of spatial extent**, Table 2 and Figure 3). The three only exceptions were (1) French distribution data, mean temperature of July when annuals only were considered, (2) European distribution data, mean temperature of July when annuals only were considered and (3) European distribution data, mean temperature of July, when perennials only were considered (Figure 3).

c. Impact of lifespan and data source on temporal trends in mean temperature preference of plant communities

We found a significant **effect of lifespan** (Table 2 and Figure 3) on the temporal trends in mean temperature preference of plant communities, annuals exhibited higher values than perennial plants. On average, temporal trends in mean temperature preference of plant communities calculated with frequency data were consistently higher than those calculated with presence/absence data (significant **effect of the data source**, i.e. frequency vs. presence/absence), but this effect was minor, significant for one model out of four (Table 2).

d. The choice of the bioclimatic variable did not influence the temporal trends in mean temperature preference of plant communities

We did not find any effect of the bioclimatic variable on the detection of a temporal trend in mean temperature preference of plant communities. Even if we observed consistent positive temporal trends in mean temperature preference of plant communities with annual mean temperature (within a given spatial extent, i.e. Europe), but not with the mean temperature of July when all species were considered, bioclimatic variable as a construction parameter of species temperature index, did not structure our dataset.

DISCUSSION

This study focused on the consequences of different methodological choices to assess species temperature index on the detectability of plant community composition changes. It did not give us the true changes in plant communities, but it highlighted some expectations to explain species' responses to climate change. The nine thermal preference indices have shown strong and positive relationships, yet with a greater similarity between Ellenberg index and plant temperature indices calculated with the annual mean temperature as a bioclimatic variable. The eight plant temperature indices were mostly influenced by the choice of bioclimatic variable and spatial extent, much less by the spatial resolution of climate data. These differences among indices led to contrasting temporal trends in mean temperature preference of plant communities. Below we discuss the extent to which relationships among thermal preference indices, varying according to methodological choices, bring some new elements to analyse plant species responses to climate change.

1. Methodological choices matter to outline the different ways a plant species can respond to climate change

Species temperature index is a commonly used measure to predict the long-term responses of plants to climate warming. To this end, annual mean temperature is generally used to construct this index, fewer studies related to the Ellenberg index, while it is popular among plant ecologists as it reflects habitat quality (Diekmann, 2003; Dierschke, 1994; Martin et al.). In the case of plants, several bioclimatic variables influence species development, relevant for different phases of the lifespan, as the temperature and moisture conditions (Thuiller et al., 2005), the number of wet days per year (Kreft and Jetz, 2007), the number of heatwave days and frost days (Normand et al., 2009). Methodological

choice, such as bioclimatic variable, spatial extent and spatial resolution, bring different aspects to understand plant species response to climate change.

2. The Ellenberg index, mirroring past species thermal preference, suggests contrasting responses to climate depending on lifespan

At species level, the Ellenberg index can be considered as a “reference” thermal preference before climate change, because it was elaborated over 60 years ago (Ellenberg, 1950, 1974, 1979, 1988), before the onset of climate warming. Besides, it encapsulates a species-specific habitat association and is less subjected to biases than the plant temperatures indices, which are sensitive to incomplete species distribution data for example. In contrast, plant temperatures indices are built with recent climate data, such that they should give a recent picture of species thermal preferences. Relationships between Ellenberg index and plant temperature indices values provide some elements of species’ response to climate change.

At the species level, the expected relationship between Ellenberg index and plant temperature indices depends on the recent response of plant species to climate warming. First, a perfect correlation between Ellenberg index and plant temperature indices would suggest that the latter have not changed in time relatively to the Ellenberg index. This should be the case if a species migrates northward to track its climatic niche. Second, higher values of plant temperature indices vs. the Ellenberg index would indicate that the species temperature index has increased through time relatively to the Ellenberg index. It should be the case if a species range does not change, for various reasons such as local adaptation, phenotypic plasticity or even maladaptation. The increase of species temperature index should be higher if a species adapts or is plastic than if a species (e.g. a perennial species) can neither adapt nor move and local populations go extinct in the southernmost part of its range.

Here, we observed that annuals with low thermal preferences have increased their species thermal preference more than perennials relatively to the Ellenberg index. This suggests that annuals have adapted locally or are most plastic than perennials. Indeed, annual species, characterized by a short lifespan, are expected to react more rapidly to climate change and may adapt locally to higher temperatures in just few generations (Franks et al., 2007). To our knowledge, no study so far has documented altitudinal or latitudinal range shift for annual species only. Perennial species, characterized by a longer lifespan and slower genetic adaptation, are likely to suffer from the increase in temperature and disappear in areas of their distribution range where the temperature anomaly is the greatest, often in southern boundaries (Vitasse et al., 2011). The stronger relationships between the Ellenberg index and plant temperature indices in perennials compared to annuals, suggests that some perennials may have started to disappear in southern parts of their range. Such a shift in the

mean latitude of tree seedlings toward the North in North America has been reported (Woodall et al., 2009). Nevertheless, some authors emphasize that trees are capable of long-distance gene flow and that genes can move over spatial scales larger than habitat shifts predicted under climate change within one generation (Kremer et al., 2012). Species may lag behind an increase of temperature if they cannot disperse and colonize across fragmented landscapes, notably in case of habitat specialists (Warren et al., 2001).

Methodological choice of indices therefore have consequences to understand the response of species to climate change: indices that omit the coldest part of the range (e.g. using French data) or the coldest time of the year (e.g. mean temperature of July) may overlook changes driven by species with the lowest thermal preferences. Species characterized by an optimal cold temperature of the distribution area are better reflected by indices based on the annual mean temperature or the habitat class, i.e. the Ellenberg index, than the mean temperature of July. Indeed, the mean temperature of July is a more homogenous variable between hot and cold temperature in summer at the European spatial extent than the annual mean temperature.

In addition, our work illustrates that plant temperature indices calculated from the French plant distributions were mainly over-estimated in the case of northern species, while a finer spatial resolution has shown a more accurate plant temperature index mainly for cold-adapted species. Unfortunately, these species appear to be those primarily affected by temperature increases, as for example in mountains (Bertrand et al., 2011; Kelly and Goulden, 2008; Lenoir et al., 2008; Steinbauer et al., 2018) and for which detecting changes in thermal preference is crucial. Moreover, the increase in extinction rates of species as they reach mountain summits (Bentley et al., 2018), and a recent rise in richness and abundance of species historically established at lower altitudes reinforce the special concern regarding the sensitivity of cold-adapted species to methodological choices (Rumpf et al., 2018; Steinbauer et al., 2018).

3. Methodological choices translate into different temporal trends in mean thermal preferences of plant communities

At the community level, the temporal trends in mean thermal preference before climate change, as measured by the average Ellenberg index, should depend on species migration: the mean thermal preference of plant communities should stay constant through time if species migrate, or increase if they do not move. However, measuring mean thermal preference via plant temperature indices, which may have changed since the onset of climate warming, may impede the detection of temporal trends. These two predictions have both ecological and methodological consequences.

From an ecological viewpoint, we reported a stronger increase in the mean thermal preference of plant communities when annuals only were considered than with perennials. As we explained above, annuals are expected to migrate more rapidly than perennials. Indeed, a couple of studies did not observed evidence for climate-mediated migration of perennials species in lowlands (Bertrand et al., 2011; Zhu et al., 2012).

From a methodological viewpoint, we observed a lower detection of temporal trends in the mean temperature preference of plant communities when the coldest conditions of the species distribution area are omitted, i.e. either with French data or with the mean temperature of July. This could be due to the fact that cold-adapted species are more affected by climate change and specifically temperature increase, with many studies reporting an increase of species richness and abundance in highlands (Bentley et al., 2018; Lenoir et al., 2008; Pauli et al., 2012; Rumpf et al., 2018; Steinbauer et al., 2018) or compositional changes in boreal regions (Bjorkman et al., 2018). In contrast, in warmer conditions, mountain species seems to be more influenced by water availability (Pauli et al., 2012). Also, migration may be more prevalent in highland and adaptation more prevalent in lowland, a suggested for forest plant species (Bertrand et al., 2011). Adaptation could be the main strategy of species adapted to intermediate temperature, constituting the main part of lowlands biodiversity. Indeed, lowland plants tend to have a broad range of tolerance to temperature variation, as well as intraspecific variation resulting from genetic variation and phenotypic plasticity which could allow species to have different indicator values in different parts of their range for example (Diekmann, 2003; Hill et al., 1999, 2000). Nevertheless, it is largely unknown to what extent plants can acclimate to climate change in situ thanks to specific plasticity (Corlett, 2011; Corlett and Westcott, 2013).

Finally, Ellenberg index may overestimate the actual changes in the mean thermal preference of plant communities because it does not account for the recent changes in the thermal preference of annual species, as we explained above. This index may thus display a currently incorrect representation of species thermal preference of specific groups, notably for annual species.

This study shows how methodological choices to document species thermal preference may help understand species and community responses to climate change, but also blur the detectability of the resulting temporal changes. A number of additional steps can be taken to improve our understanding of the processes involved in tracking climate. First, other bioclimatic variables could be tested, such as the mean temperature of the coldest month, which is known to limit the northern limit of species' range, mainly due to the species inability to undergo full fruit maturation (Chuine, 2010). Second, a recent article revealed covariation between the species temperature index and others traits and

suggested solutions to decorrelate species' response to climate change from other environmental drivers (Bowler and Böhning-Gaese, 2017).

COMPETING INTERESTS

The authors declare no competing interests.

AUTHORS' CONTRIBUTIONS

GM, OP, RS, EP conceived the ideas and designed methodology; GM, OP, RS, EP analysed the data; GM and EP led the writing of the manuscript. All authors contributed to the drafts and gave final approval for publication.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Vigie-flore volunteers (List S1).

FUNDING

This project was supported by grants from the Région Île-de-France (DIM ASTREA) and from the doctoral school 227 of the National Museum of Natural History « Sciences de la Nature et de l'Homme : évolution et écologie ».

REFERENCES

- Arnold, J.B. (2017). ggthemes: Extra Themes, Scales and Geoms for “ggplot2”.
- Bates, D.M., Mächler, M., Bolker, B., and Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., and Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity: Biodiversity and climate change. *Ecology Letters* 15, 365–377.
- Bentley, L.K., Robertson, M.P., and Barker, N.P. (2018). Range contraction to a higher elevation: the likely future of the montane vegetation in South Africa and Lesotho. *Biodiversity and Conservation*.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C., and Gégout, J.-C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479, 517–520.
- Bivand, R.S., and Lewin-Koh, N. (2016). maptools: Tools for Reading and Handling Spatial Objects.

Bjorkman, A.D., Myers-Smith, I.H., Elmendorf, S.C., Normand, S., Rüger, N., Beck, P.S.A., Blach-Overgaard, A., Blok, D., Cornelissen, J.H.C., Forbes, B.C., et al. (2018). Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature*.

Bocci, G. (2015). TR8: an R package for easily retrieving plant species traits. *Methods in Ecology and Evolution* 6, 347–350.

Böhling, N., Greuter, W., and Raus, T. (2002). Indicator values for vascular plants in the Southern Aegean (Greece). *Braun-Blanquetia* 32, 1–109.

Bowler, D.E., and Böhning-Gaese, K. (2017). Improving the community-temperature index as a climate change indicator. *PLOS ONE* 12, e0184275.

Brisse, H., de Ruffray, P., Grandjouan, G., and Hoff, M. (1995). European vegetation survey. La banque de données phytosociologiques " SOPHY ". *Annali di botanica* *LIII*, 191–223.

Chamberlain, S., and Boettiger, C. (2017). R Python, and Ruby clients for GBIF species occurrence data.

Chamberlain, S., and Szoeacs, E. (2013). taxize - taxonomic search and retrieval in R.

Chamberlain, S., Szoeacs, E., Foster, Z., Arendsee, Z., Boettiger, C., Ram, K., Bartomeus, I., Baumgartner, J., O'Donnell, J., Oksanen, J., et al. (2018a). taxize: Taxonomic information from around the web.

Chamberlain, S., Barve, V., Mcglinn, D., Oldoni, D., Geffert, L., and Ram, K. (2018b). rrgbif: Interface to the Global Biodiversity Information Facility API.

Chapin, F.S.I., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., et al. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234–242.

Chuine, I. (2010). Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3149–3160.

Corlett, R.T. (2011). Impacts of warming on tropical lowland rainforests. *Trends in Ecology & Evolution* 26, 606–613.

Corlett, R.T., and Westcott, D.A. (2013). Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution* 28, 482–488.

Curtis, S.M. (2015). mcmcplots: Create Plots from MCMC Output.

De Frenne, P., Rodriguez-Sanchez, F., Coomes, D.A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellend, M., Bernhardt-Romermann, M., Brown, C.D., Brunet, J., Cornelis, J., et al. (2013). Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 18561–18565.

Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., and Jiguet, F. (2008). Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275, 2743–2748.

Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, Å., et al. (2012). Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change* 2, 121–124.

Diekmann, M. (2003). Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review. *Basic and Applied Ecology* 4, 493–506.

Dierschke, H. (1994). *Pflanzensoziologie*. (Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer).

Dierschke, H., and Wittig, B. (1991). Die Vegetation des Holtumer Moores (Nordwest-Deutschland). Veränderungen in 25 Jahren (1963–1988). *Tuexenia* 11, 171–190.

Dowle, M., and Srinivasan, A. (2017). data.table: Extension of `data.frame`.

Ellenberg, H. (1950). Ackerunkraut-Gemeinschaften als Bodenzeiger. *Landwirtschaftlicher Zentraldienst (Stuttgart-Hohenheim), Merkblatt* 1–14.

Ellenberg, H. (1974). Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas - Indicator values of vascular plants in central Europe. *Scripta Geobotanica* 9, 1–97.

Ellenberg, H. (1979). Zeigerwerte von Gefäßpflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobotanica* 9, 1–122.

Ellenberg, H. (1988). *Vegetation ecology of Central Europe* (New York, USA: Cambridge University Press).

Evans, R. (2014). rje: Miscellaneous useful functions.

Faurby, S., Davis, M., Østergaard Pedersen, R., Schowanek, S.D., Antonelli, A., and Svenning, J.-C. (2018). *PHYLACINE 1.2: The Phylogenetic Atlas of Mammal Macroecology*.

Fitter, A.H., and Peat, H.J. (1994). The Ecological Flora Database. *The Journal of Ecology* 82, 415.

Fox, J., and Weisberg, S. (2011). *An {R} Companion to Applied Regression*, Second Edition.

Franks, S.J., Sim, S., and Weis, A.E. (2007). Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* *104*, 1278–1282.

Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., et al. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* *85*, 2630–2637.

Godefroid, S., and Dana, E.D. (2006). Can Ellenberg's indicator values for Mediterranean plants be used outside their region of definition? *Journal of Biogeography* *34*, 62–68.

Green, W. (2002). *USDA PLANTS* Compilation.

Griffin-Nolan, R.J., Bushey, J.A., Carroll, C.J.W., Challis, A., Chieppa, J., Garbowski, M., Hoffman, A.M., Post, A.K., Slette, I.J., Spitzer, D., et al. (2018). Trait selection and community weighting are key to understanding ecosystem responses to changing precipitation regimes. *Functional Ecology* *32*, 1746–1756.

Hijmans, R.J. (2017). *raster: Geographic Data Analysis and Modeling*.

Hill, M.O., Mountford, J.O., Roy, D.B., and Bunce, R.G.H. (1999). *Ellenberg's indicator values for British plants*. (Huntingdon: Institute of Terrestrial Ecology).

Hill, M.O., Roy, D.B., Mountford, J.O., and Bunce, R.G.H. (2000). Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach. *Journal of Applied Ecology* *37*, 3–15.

Højsgaard, S., and Halekoh, U. (2018). *doBy: Groupwise Statistics, LSmeans, Linear Contrasts, Utilities*.

Julve, P. (1998). *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France*.

Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P., and Kessler, M. (2017a). Data from: *Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas* (Dryad Digital Repository).

Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P., and Kessler, M. (2017b). *Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas*. *Scientific Data* *4*, 170122.

Kattge, J., Ogle, K., Bönisch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Madin, J., Nadrowski, K., Nöllert, S., Sartor, K., and Wirth, C. (2011a). A generic structure for plant trait databases. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 202–213.

Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J., et al. (2011b). TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17, 2905–2935.

Kelly, A.E., and Goulden, M.L. (2008). Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 11823–11826.

Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J., et al. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96, 1266–1274.

Klotz, S., Kühn, I., and Durka, W. (2002). BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 1–333.

Knevel, I.C., Bekker, R.M., Bakker, J.P., and Kleyer, M. (2003). Life-history traits of the Northwest European flora: The LEDA database. *Journal of Vegetation Science* 14, 611–614.

Kreft, H., and Jetz, W. (2007). Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 5925–5930.

Kremer, A., Ronce, O., Robledo-Arnuncio, J.J., Guillaume, F., Bohrer, G., Nathan, R., Bridle, J.R., Gomulkiewicz, R., Klein, E.K., Ritland, K., et al. (2012). Long-distance gene flow and adaptation of forest trees to rapid climate change: Long-distance gene flow and adaptation. *Ecology Letters* 15, 378–392.

Kühn, I., Durka, W., and Klotz, S. (2004). BiolFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology: BiolFlor - a plant-trait database. *Diversity and Distributions* 10, 363–365.

Landolt, E. (1977). *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. (Zürich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidgenössischen Technischen Hochschule, Stiftung Rübel).

Landolt, E., Bäumler, B., and Erhardt, A. (2010). *Flora indicativa: Ecological indicator values and biological attributes of the flora of Switzerland and the Alps*. (Bern, Stuttgart, Wien: Haupt Verlag).

- Lawesson, J.E., Fosaa, A.M., and Olsen, E. (2003). Calibration of Ellenberg indicator values for the Faroe Islands. *Applied Vegetation Science* 6, 53–62.
- Leadley, P., Pereira, H.M., Alkemade, R., Fernandez-Manjarrés, J.F., Proença, V., Scharlemann, J.P.W., and Walpole, M.J. (2010). Biodiversity Scenarios: Projections of 21st century change in biodiversity and associated ecosystem services. (Montréal: Secretariat of the Convention on Biological Diversity).
- Lenoir, J., Gégout, J.-C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., and Brisse, H. (2008). A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science* 320, 1768–1771.
- Lindström, Å., Green, M., Paulson, G., Smith, H.G., and Devictor, V. (2013). Rapid changes in bird community composition at multiple temporal and spatial scales in response to recent climate change. *Ecography* 36, 313–322.
- Long, J.A. (2018). *_jtools: Analysis and Presentation of Social Scientific Data_*.
- Lunn, D.J., Thomas, A., Best, N., and Spiegelhalter, D. (2000). WinBUGS - A Bayesian modelling framework: Concepts, structure, and extensibility. *Statistics and Computing* 10, 325–337.
- Martin, G., Devictor, V., Motard, E., Machon, N., and Porcher, E. Short-term climate-induced change in French plant communities. Submitted to *Biology Letters*.
- Maxwell, S.L., Fuller, R.A., Brooks, T.M., and Watson, J.E.M. (2016). The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* 143–145.
- Messier, J., McGill, B.J., and Lechowicz, M.J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology: How do traits vary across ecological scales? *Ecology Letters* 13, 838–848.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., and Bellwood, D.R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 167–177.
- Neuwirth, E. (2014). *RColorBrewer: ColorBrewer Palettes*.
- Newbold, T., Butchart, S.H.M., Şekercioglu, Ç.H., Purves, D.W., and Scharlemann, J.P.W. (2012). Mapping Functional Traits: Comparing Abundance and Presence-Absence Estimates at Large Spatial Scales. *PLoS ONE* 7, e44019.

Normand, S., Treier, U.A., Randin, C., Vittoz, P., Guisan, A., and Svenning, J.-C. (2009). Importance of abiotic stress as a range-limit determinant for European plants: insights from species responses to climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography* 18, 437–449.

Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 637–669.

Paula, S., Arianoutsou, M., Kazanis, D., Tavsanoğlu, Ç, Lloret, F., Buhk, C., Ojeda, F., Luna, B., Moreno, J.M., Rodrigo, A., et al. (2009). Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin. *Ecology* 90, 1420–1420.

Pauli, H., Gottfried, M., Dullinger, S., Abdaladze, O., Akhalkatsi, M., Alonso, J.L.B., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Calzado, R.F., et al. (2012). Recent Plant Diversity Changes on Europe's Mountain Summits. *Science* 336, 353–355.

Pebesma, E.J. (2018). sf: Simple Features for R.

Pebesma, E.J., and Bivand, R.S. (2005). Classes and methods for spatial data: the sp Package.

Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proenca, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarres, J.F., Araujo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., et al. (2010). Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science* 330, 1496–1501.

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., et al. (2016). Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 64, 715.

Pignatti, S., Bianco, P., Fanelli, G., Guarino, R., Petersen, J., and Tescarollo, P. (2001). Reliability and effectiveness of Ellenberg's indices in checking flora and vegetation changes induced by climatic variations. In "Fingerprints" of Climate Change, G.-R. Walther, C.A. Burga, and P.J. Edwards, eds. (Boston, MA: Springer US), pp. 281–304.

R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing.

Ricotta, C., and Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167, 181–188.

de Ruffray, P., Brisse, H., Grandjouan, G., and Hoff, M. (1989). «SOPHY», une banque de données phytosociologiques: son intérêt pour la Conservation de la nature. Actes du colloque «Plantes

sauvages et menacées de France: bilan et protection». Brest, 8-10 octobre 1987. (Brest: BRG, Paris), pp. 129–150.

Rumpf, S.B., Hülber, K., Klöner, G., Moser, D., Schütz, M., Wessely, J., Willner, W., Zimmermann, N.E., and Dullinger, S. (2018). Range dynamics of mountain plants decrease with elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* *115*, 1848–1853.

Savage, J., and Vellend, M. (2015). Elevational shifts, biotic homogenization and time lags in vegetation change during 40 years of climate warming. *Ecography* *38*, 546–555.

Schneider, F.D., Jochum, M., Le Provost, G., Ostrowski, A., Penone, C., Fichtmüller, D., Güntsch, A., Gossner, M.M., König-Ries, B., Manning, P., et al. (2018). Towards an Ecological Trait-data Standard.

Stace, C. (2010). *New Flora of the British Isles*. Third Edition. (New York, USA: Cambridge University Press).

Statzner, B., Bonada, N., and Dolédec, S. (2008). Conservation of taxonomic and biological trait diversity of European stream macroinvertebrate communities: a case for a collective public database. In *Biodiversity and Conservation in Europe*, D.L. Hawksworth, and A.T. Bull, eds. (Dordrecht: Springer Netherlands), pp. 367–390.

Steinbauer, M.J., Grytnes, J.-A., Jurasinski, G., Kulonen, A., Lenoir, J., Pauli, H., Rixen, C., Winkler, M., Bardy-Durchhalter, M., Barni, E., et al. (2018). Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature*.

Stevens, C.J., Thompson, K., Grime, J.P., Long, C.J., and Gowing, D.J.G. (2010). Contribution of acidification and eutrophication to declines in species richness of calcifuge grasslands along a gradient of atmospheric nitrogen deposition: Acidification in relation to grassland species richness. *Functional Ecology* *24*, 478–484.

Su, Y.-S., and Masanao, Y. (2015). R2jags: Using R to Run “JAGS”.

Thomas, C.D., and Lennon, J.J. (1999). Birds extend their ranges northwards. *Nature* *399*, 213–213.

Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T., and Prentice, I.C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* *102*, 8245–8250.

Tison, J.-M., and de Foucault, B. (2014). *Flora Gallica. Flore de France*. Société botanique de France. (Mèze, France).

Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., and Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* *116*, 882–892.

Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V., and Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* *27*, 244–252.

Vitasse, Y., François, C., Delpierre, N., Dufrêne, E., Kremer, A., Chuine, I., and Delzon, S. (2011). Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. *Agricultural and Forest Meteorology* *151*, 969–980.

Warren, M.S., Hill, J.K., Thomas, J.A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., Roy, D.B., Telfer, M.G., Jeffcoate, S., Harding, P., et al. (2001). Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* *414*, 65–69.

Wickham, H. (2009). *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*.

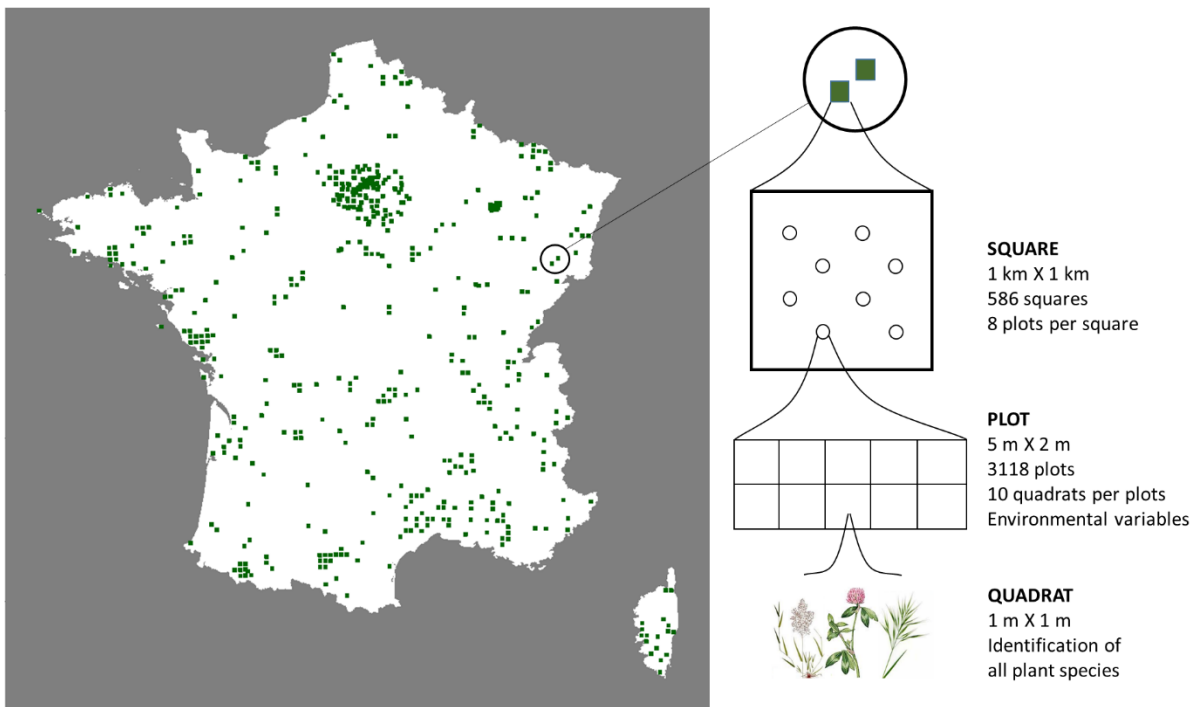
Wickham, H. (2018). *stringr: Simple, Consistent Wrappers for Common String Operations*.

Wickham, H., and Chang, W. (2016). *devtools: Tools to Make Developing R Packages Easier*.

Woodall, C.W., Oswalt, C.M., Westfall, J.A., Perry, C.H., Nelson, M.D., and Finley, A.O. (2009). An indicator of tree migration in forests of the eastern United States. *Forest Ecology and Management* *257*, 1434–1444.

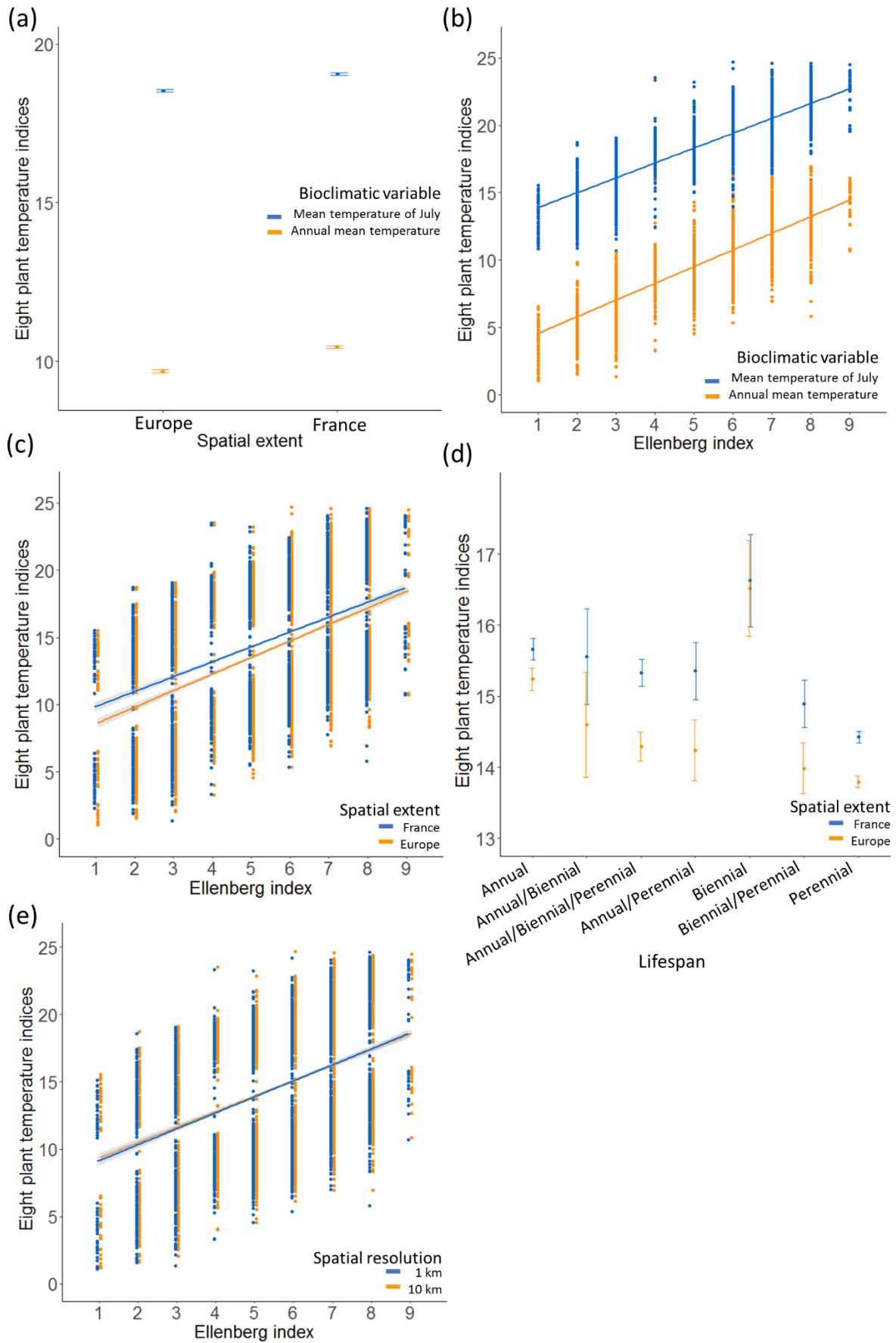
Zhu, K., Woodall, C.W., and Clark, J.S. (2012). Failure to migrate: lack of tree range expansion in response to climate change. *Global Change Biology* *18*, 1042–1052.

SUPPLEMENTARY FIGURES AND TABLES



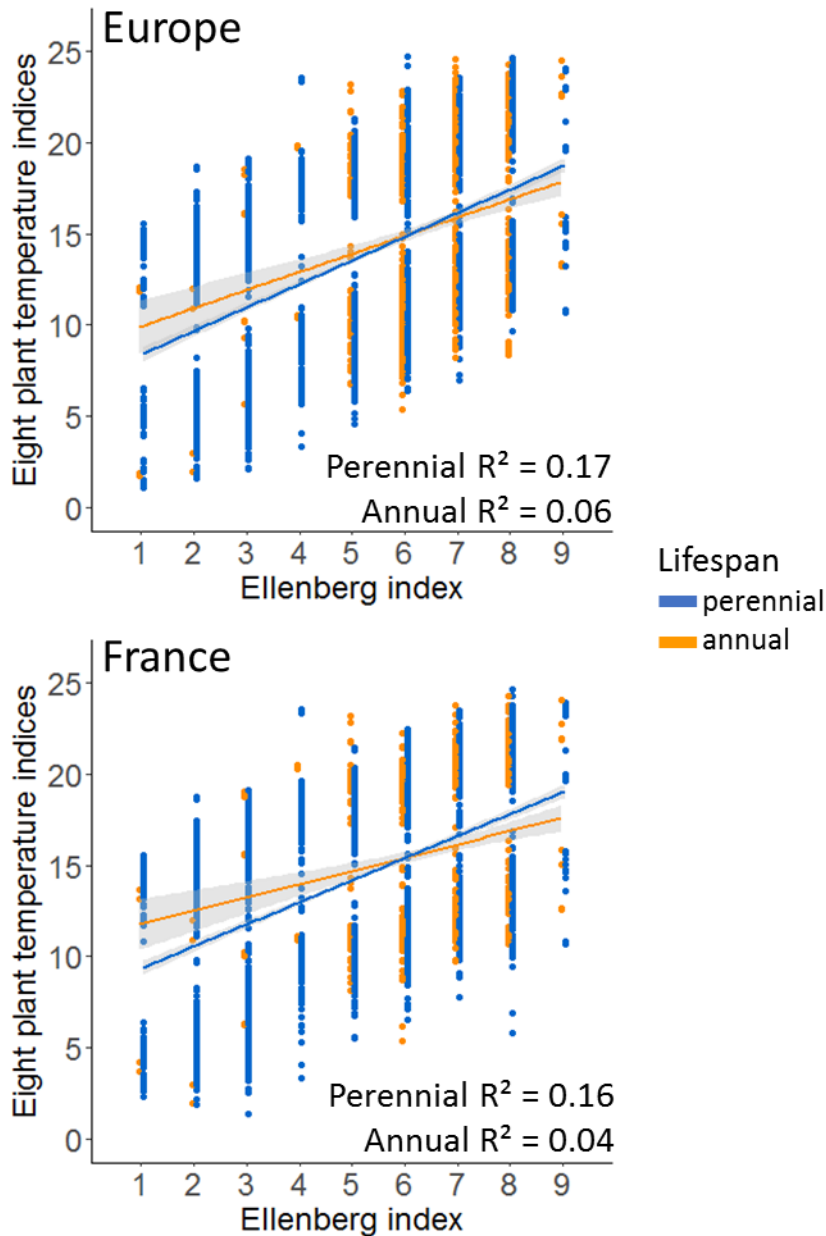
Supplementary Figure 1. Spatial distribution and definition of the Vigie-flore survey squares. Plant species are sampled in 1 km X 1 km squares. In each square, plant species were recorded in several plots with a standardized protocol (a total of 100,523 plant observations, more details in Materials and methods).

Supplementary Figure 2. Spatial distribution of the SOPHY plant records (a), the Tela Botanica plant records (b) and the GBIF plant records (c), resulting in 14,708,271 plant observations. Colors show the corresponding databases. [Note for the members of the jury: in a near future, this figure will be included].



Supplementary Figure 3. Significant two-way interactions between bioclimatic variable and spatial

extent (a), Ellenberg index and bioclimatic variable (b), Ellenberg index and spatial extent (c), Ellenberg index and spatial resolution (d), lifespan and spatial extent (e) resulting from the linear mixed model of plant temperature indices against the Ellenberg index, lifespan, the three construction parameters (spatial extent, spatial resolution and bioclimatic variable).



Supplementary Figure 4. Significant three-way interaction between spatial extent (Europe vs. France), lifespan (annual vs. perennial species) and the Ellenberg index resulting from the linear mixed model of plant temperature indices against the Ellenberg index, lifespan (only annual and perennials species have been included), the three construction parameters (spatial extent, spatial resolution and bioclimatic variable). In a legibility issue, only the two extreme lifespan have been represented.

Supplementary Table 1. Composition of the 10 species aggregates used for closely related species with potential issues of identification or interpretation.

Species name	Species aggregates
<i>Centaurea debeauxii</i>	<i>Centaurea jacea</i> aggr
<i>Centaurea jacea</i>	<i>Centaurea jacea</i> aggr
<i>Centaurea nemoralis</i>	<i>Centaurea jacea</i> aggr
<i>Centaurea nigra</i>	<i>Centaurea jacea</i> aggr
<i>Centaurea thuillieri</i>	<i>Centaurea jacea</i> aggr
<i>Centaurea leucophaea</i>	<i>Centaurea paniculata</i> aggr
<i>Centaurea paniculata</i>	<i>Centaurea paniculata</i> aggr
<i>Festuca rubra</i>	<i>Festuca rubra</i> aggr
<i>Festuca heterophylla</i>	<i>Festuca rubra</i> aggr
<i>Festuca ovina</i>	<i>Festuca ovina</i> aggr
<i>Festuca filiformis</i>	<i>Festuca ovina</i> aggr
<i>Festuca huonii</i>	<i>Festuca ovina</i> aggr
<i>Festuca lemanii</i>	<i>Festuca ovina</i> aggr
<i>Hieracium murorum</i>	<i>Hieracium murorum</i> aggr
<i>Hieracium bifidum</i>	<i>Hieracium murorum</i> aggr
<i>Hieracium ovalifolium</i>	<i>Hieracium murorum</i> aggr
<i>Hieracium jaubertianum</i>	<i>Hieracium murorum</i> aggr
<i>Hieracium glaucinum</i>	<i>Hieracium murorum</i> aggr
<i>Rosa multiflora</i>	<i>Rosa multiflora</i> aggr
<i>Rosa sempervirens</i>	<i>Rosa multiflora</i> aggr
<i>Rosa arvensis</i>	<i>Rosa multiflora</i> aggr
<i>Rosa pouzinii</i>	<i>Rosa canina</i> aggr
<i>Rosa canina</i>	<i>Rosa canina</i> aggr
<i>Rosa rubiginosa</i>	<i>Rosa canina</i> aggr
<i>Rosa agrestis</i>	<i>Rosa canina</i> aggr
<i>Rosa villosa</i>	<i>Rosa canina</i> aggr
<i>Rubus</i>	<i>Rubus fruticosus</i> aggr
<i>Rubus discolor</i>	<i>Rubus fruticosus</i> aggr
<i>Rubus divaricatus</i>	<i>Rubus fruticosus</i> aggr
<i>Rubus fruticosus</i>	<i>Rubus fruticosus</i> aggr
<i>Rubus fuscus</i>	<i>Rubus fruticosus</i> aggr
<i>Rubus hirtus</i>	<i>Rubus fruticosus</i> aggr
<i>Rubus koehleri</i>	<i>Rubus fruticosus</i> aggr
<i>Rubus macrophyllus</i>	<i>Rubus fruticosus</i> aggr
<i>Rubus obscurus</i>	<i>Rubus fruticosus</i> aggr
<i>Rubus praecox</i>	<i>Rubus fruticosus</i> aggr
<i>Rubus scaber</i>	<i>Rubus fruticosus</i> aggr
<i>Rubus spectabilis</i>	<i>Rubus fruticosus</i> aggr
<i>Rubus vulgaris</i>	<i>Rubus fruticosus</i> aggr
<i>Sorbus aria</i>	<i>Sorbus aria</i> aggr
<i>Sorbus latifolia</i>	<i>Sorbus aria</i> aggr
<i>Taraxacum alaicum</i>	<i>Taraxacum</i> aggr

<i>Taraxacum campyloides</i>	<i>Taraxacum aggr</i>
<i>Taraxacum dissectum</i>	<i>Taraxacum aggr</i>
<i>Taraxacum erythrospermum</i>	<i>Taraxacum aggr</i>
<i>Taraxacum F.H.Wigg.</i>	<i>Taraxacum aggr</i>
<i>Taraxacum glandiforme</i>	<i>Taraxacum aggr</i>
<i>Taraxacum hamatum</i>	<i>Taraxacum aggr</i>
<i>Taraxacum obovatum</i>	<i>Taraxacum aggr</i>
<i>Taraxacum palustre</i>	<i>Taraxacum aggr</i>
<i>Taraxacum rubicundum</i>	<i>Taraxacum aggr</i>
<i>Taraxacum ruborum</i>	<i>Taraxacum aggr</i>
<i>Taraxacum spilosum</i>	<i>Taraxacum aggr</i>

Supplementary Table 2. Spearman correlation coefficients among the nine thermal preference indices. All $P < 0.0001$. Each index is characterized by three construction parameters (spatial extent, spatial resolution or bioclimatic variables) and is named as follows: spatial extent: *Eur* for Europe vs. *Fr* for France; spatial resolution: *1km* vs. *10km*; bioclimatic variables: *Annual* for annual mean temperature vs. *July* for mean temperature of July.

Thermal preference indices	Ellenberg index	Annual 1kmFr	Annual 10kmFr	July 1kmFr	July 10kmFr	Annual 1kmEur	Annual 10kmEur	July 1kmEur	July 10kmEur
Ellenberg index	1.00								
Annual1kmFr	0.74	1.00							
Annual10kmFr	0.76	0.98	1.00						
July1kmFr	0.74	0.92	0.88	1.00					
July10kmFr	0.78	0.93	0.93	0.96	1.00				
Annual1kmEur	0.78	0.85	0.86	0.82	0.85	1.00			
Annual10kmEur	0.78	0.84	0.86	0.80	0.85	1.00	1.00		
July1kmEur	0.78	0.82	0.81	0.86	0.87	0.97	0.96	1.00	
July10kmEur	0.79	0.82	0.83	0.84	0.87	0.97	0.97	0.99	1.00

Supplementary table 3. Temporal trends and associated standard error in mean temperature preferences of plant communities depending on nine thermal preference indices, four species group and data source and estimated using Bayesian hierarchical models. The star on the right of the table means “different from zero”; it does not give any indication of the significance of the Bayesian model. Each index is named after its construction parameters; bioclimatic variables: *Annual* for annual mean temperature vs. *July* for mean temperature of July; spatial resolution: *1km* vs. *10km*; spatial extent:

Eur for Europe vs. *Fr* for France.

Species group and data source	Plant temperature index	Spatial extent	Bioclimatic variable	Spatial resolution	Temporal trend	Standard deviation	Standardized temporal trend	
All species - Frequency	Annual1kmFr	France	Annual mean temperature	1km	-0.00145	0.00179	-0.00400	
All species - Frequency	Annual10km	France	Annual mean temperature	10km	-0.00099	0.00172	-0.00286	
All species - Frequency	July1kmFr	France	Mean temperature of July	1km	-0.00053	0.00174	-0.00157	
All species - Frequency	July10km	France	Mean temperature of July	10km	0.00001	0.00165	0.00004	
All species - Frequency	Annual1kmEur	Europe	Annual mean temperature	1km	0.00670	0.00329	0.01403	*
All species - Frequency	Annual10kmEur	Europe	Annual mean temperature	10km	0.00723	0.00330	0.01516	*
All species - Frequency	July1kmEur	Europe	Mean temperature of July	1km	0.00243	0.00272	0.00569	
All species - Frequency	July10kmEur	Europe	Mean temperature of July	10km	0.00289	0.00272	0.00673	
All species - Presence-Absence	Annual1kmFr	France	Annual mean temperature	1km	-0.00032	0.00165	-0.00090	
All species - Presence-Absence	Annual10km	France	Annual mean temperature	10km	-0.00006	0.00160	-0.00017	
All species - Presence-Absence	July1kmFr	France	Mean temperature of July	1km	0.00049	0.00159	0.00149	
All species - Presence-Absence	July10km	France	Mean temperature of July	10km	0.00087	0.00151	0.00275	
All species - Presence-Absence	Annual1kmEur	Europe	Annual mean temperature	1km	0.00726	0.00300	0.01576	*
All species - Presence-Absence	Annual10kmEur	Europe	Annual mean temperature	10km	0.00763	0.00299	0.01665	*
All species - Presence-Absence	July1kmEur	Europe	Mean temperature of July	1km	0.00289	0.00246	0.00698	
All species - Presence-Absence	July10kmEur	Europe	Mean temperature of July	10km	0.00316	0.00245	0.00763	
Perennial species - Frequency	Annual1kmFr	France	Annual mean temperature	1km	0.00223	0.00251	0.00525	
Perennial species - Frequency	Annual10km	France	Annual mean temperature	10km	0.00268	0.00245	0.00660	
Perennial species - Frequency	July1kmFr	France	Mean temperature of July	1km	0.00197	0.00247	0.00494	
Perennial species - Frequency	July10km	France	Mean temperature of July	10km	0.00259	0.00231	0.00678	
Perennial species - Frequency	Annual1kmEur	Europe	Annual mean temperature	1km	0.01138	0.00426	0.02027	*
Perennial species - Frequency	Annual10kmEur	Europe	Annual mean temperature	10km	0.01167	0.00428	0.02080	*
Perennial species - Frequency	July1kmEur	Europe	Mean temperature of July	1km	0.00822	0.00362	0.01610	*
Perennial species - Frequency	July10kmEur	Europe	Mean temperature of July	10km	0.00842	0.00366	0.01646	*
Annual species - Frequency	Annual1kmFr	France	Annual mean temperature	1km	0.00477	0.00380	0.01290	
Annual species - Frequency	Annual10km	France	Annual mean temperature	10km	0.00537	0.00390	0.01464	
Annual species - Frequency	July1kmFr	France	Mean temperature of July	1km	0.00688	0.00358	0.01988	
Annual species - Frequency	July10km	France	Mean temperature of July	10km	0.00775	0.00370	0.02218	*
Annual species - Frequency	Annual1kmEur	Europe	Annual mean temperature	1km	0.01767	0.00779	0.02828	*
Annual species - Frequency	Annual10kmEur	Europe	Annual mean temperature	10km	0.01824	0.00782	0.02889	*
Annual species - Frequency	July1kmEur	Europe	Mean temperature of July	1km	0.01974	0.00626	0.03750	*
Annual species - Frequency	July10kmEur	Europe	Mean temperature of July	10km	0.02019	0.00644	0.03743	*
All species - Frequency	Ellenberg index	Ellenberg index	Ellenberg index	Ellenberg index	0.00811	0.00210	0.03077	*
All species - Presence-Absence	Ellenberg index	Ellenberg index	Ellenberg index	Ellenberg index	0.00724	0.00190	0.02871	*

Chapitre III – Choix méthodologiques et indice de préférence thermique des espèces

Perennial species - Frequency	Ellenberg index	Ellenberg index	Ellenberg index	Ellenberg index	0.00286	0.00231	0.00978
Annual species - Frequency	Ellenberg index	Ellenberg index	Ellenberg index	Ellenberg index	0.01956	0.00518	0.05680 *

List S1. The 321 Vigie-flore volunteers involved in the wild flora monitoring:

Abadie Jean-Claude, Abadie Juliet, Abraham Christelle, Aguetant Laurent, Allemand Denis, Anglaret Cédric, Arnould Loic, Arondel Bruno, Association Asterella, Association Les Amis Du Jardin Botanique Littoral Paul Jovet, Association Les Marais Du Verdier, Association Tela Botanica, Aupoix Alain, AUTRET Françoise, Avenas Élise, Avril Damien, Balard Yvette, Balloux Gabriel, Baradat Mathilde, Barbet-Massin Morgane, Barreda Flavie, Bastin André, Batsere Françoise, Baudet Nicolas, Baurens-Franc Christophe, Bebin Clément, Bégin Sophie, Benezet Ruddy, Béraud Jean-Marc, Berger Romain, Biancardini Famille, Bircker Loic, Bodiguel Brigitte, Boisbineuf Christelle, Boissier Marc, Bonnafoux Florence, Bonnafoux Vincent, Bonneau Pierre, Bonneil Philippe, Bos Nathalie, Bosquet Christian, Bouard Hervé, Boudies Catherine, Bouffard Frédéric, Bouligand Sandrine, Boutegege Serge, Bouveris Nicole, Bouvier Chantal, Brajon Émilie, Brasseur Jean-Emmanuel, Breuil Anne, Briand Françoise, Brin Antoine, Buckvald Nathalie, Bultel Yvan, Burchianti Mireille, Busch Geneviève, Callewaert Pierre, Calme Catherine, Calmet Claire, Camenen-Houdayer Danièle Canel Celie, Canevet Marie-Françoise, Caron Matthieu, Casenave Isabelle, Catieau Alexis, Causeur Nicole, Cellier Pierre, Chabanois Gérard, Chamaux Jérôme, Chammard Émilie, Chappert-Bessiere Joceline, Chapuis Gabriel, Chardinal Sophie, Chatelain Marion, Cherrier Camille, Chevalier Adélie, Chevalier Richard, Chiffolleau Bertrand, Cholet Jérémie, Clochard Alain, Cocquempot Marine, Coiffard Clément, Collectivité Territoriale (Reserve Naturelle) Poupart, Conservatoire Botanique National Du Bassin Parisien Cbnbp, Coupiac Louis, Couric Pauline, Crouzet Pierre, Cuille Rosalie, Danet Pierre, De Chastenet Cedissia, De Kerimel Aymeric, De La Brosse Caroline, Delafoy Arielle, Delisle Pascal, Delphin Chantal, Deschatres Aurelien, Desvois Régine, Devers Florence, Dezerald Hervé, Domenech Boris, Douard Anne, Douarre Marie, Druetz Flora, Dubosc Sarah, Duffaut Philippe, Dumas Françoise, Dumez Nicolas, Durand Alexandre, Duron Quiterie, Duytschaever Francis, Engel Geneviève, Eriksson Marion, Esnault Sarah, Etcheverry Georgette, Farcat Charlotte, Fatz Pierre-Marie, Féral Camille, Fernandes Val, Filleur Lucas, Fournel Isabelle, Fourvel Jean-Marc, Fried Guillaume, Galerme Jean Baptiste, Galerme Jean Pierre, Garnier Boudier Joanne, Gatto Claire, Gaudry Jérôme, Gauthier Jacques, Gelin Muriel, Gelmetti Anne Marie, Geneix Gilles, Georganidis Michèle, Germaine Clémence, Ghesquiere Jean-Christophe, Ghestem Murielle, Goguet Liselotte, Gombault Clémentine, Gorremans Jean-Luc, Gotteland Pierre, Gourdel Laurence, Gourlin Benjamin, Grange Milena, Grignon Céline, Guais Daniel, Guichard Bernard, Guiller Clémence, Guittet Jean, Haeffner Hugues, Haenggi Philippe, Hance Emmanuel, Happe David, Heuze Sylvère, Hillion Jeanne, Hubert Eric, Hugot Nicolas, Huve Rosalia, Indorf Marc-Frederic, Jacot Pierre-Alain, Jagoda Daniel,

Jardin Botanique Besançon, Jargeat Patricia, Javaux Benjamin, Jaymond Delphine, Joset Henri, Jourdan Christine, Joyaux Sandrine, Jullin Franck, Kania Daniel, Laffargue Lucie, Lafon Céline, Lagier Anne-Marie, Lallemand Johann, Lambert Cécile, Lamouroux Paule, Lanciaux Maxime, Lantuejoul Eric, Larbouillat Annick, Lavalie Jeanne, Le Fur Patrick, Le Garrec Sandra, Leblanc Marie, Leclerc Catherine, Leduc Vinciane, Lefebvre Manon, Lekieffre Alix, Lemoine Yves, Lemouzy Claire, Leneveu Justine, Lenne Patricia, Lepage Elen, Lequeuvre Charly, Lerat Christine, Lerat Elodie, Lesné Sébastien, Leveslin Gérard, Leviol Isabelle, Levy-Leonesio Patricia, Locqueville Jonathan, Lodziak Michel, Lonchamp Jean-Pierre, Longeot Yves, Luciani Bernadette, Luigi Catherine, Mace Bruno, Machon Nathalie, Magrou Nathalie, Maguet Nicolle, Marchal Pierre-Luc, Marsteau Christine, Martin Gabrielle, Martin Hilaire, Martin Nicolas, Martinelli Marion, Masonnave François, Massouh Jacques, Master Promo, Mathieu Daniel, Mathieu Joël, Maurel Noëlie, Meyer Claire-Lise, Michel Prisca, Mistarz Margaux, Mollereau Aurore, Monferrand Christophe, Monthus Alain, Montpied Pierre, Moragues Angels, Morelon Stéphanie, Morin Delphine, Morlon Claire, Motard Éric, Muratet Audrey, Mutuel Arnaud, Naudin Marie-Noëlle, Nesty Matthieu, Nettleship-Begin Pierre, Neveu Dany, Nicolas Dole, Nonglaton Gilles, Noraz Éloïse, Onf Bergerie, Ostermann Lukas, Oszczak Joëlle, Oudot Le Secq Marie-Pierre, Parachout Marie, Pascal Marie-Élise, Pelatan François, Pellecier Hélène, Perret Jeannette, Peyrard Morgan, Picard Francis, Pichard Adeline, Pirot Manuel, Plessier Claudine, Politi Bertoncini Alzira, Ponchant Monique, Pons Virginie, Porcher Pascale, Quénaon Christine, Ravot Charlotte, Raynaud Xavier, Réal Juliette, Régentête Christine, Rémaud Dominique, Rémaud Marie Bernadette, Renault Gérard, Réserve Naturelle Nationale Saint-Mesmin, Ressayre Patrick, Revault Pascal, Riberol Lionel, Rist Delphine, Rivière Yann, Robert Jean-Louis, Rodrigues Mélanie, Ropars Lise, Rossier Dominique, Rouger Caroline, Roussel Dany, Rouveyrol Paul, Sahl Amandine, Sanson Karine, Sapaly Élise, Sartre Isabelle, Scheidegger Anne, Serret Patrick, Signoret Sandrine, Silberfeld Thomas, Sonneville Hélène, Soulas Patrick, Spicher Fabien, Stratmains Emmanuel, Tasso Dominique, Tauran Julien, Texier-Pauton Élodie, Thébault Ludovic, Thiebaut David, Thys Évelyne, Tinchant Anne, Tinguay Hugues, Torre Fabrice, Tositti Arnaud, Toty Anne, Truong Minh-Xuan, Turcati Laure, Tzvetan Gwladys Mai, Valette Nicolas, Van Panhuys-Sigler Michèle, Vérite Vincent, Viallon Camille, Vidal Rodolphe, Videlot Vincent, Vilar Vanessa, Villeneuve Aurélie, Virton-Lavorel Anthony, Wahl Marie-Salomé, Waligorski Stanislas, Wernert Dominique, Wolff Anne, Ybres Nicolas.

IV. RÉPONSES DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES DANS LES MILIEUX
OUVERTS : EXEMPLE DU MILIEU AGRICOLE FRANÇAIS ET DES PRAIRIES
ANGLAISES



Projet d'article sur la réponse des communautés végétales aux changements climatiques dans les milieux ouverts, cas du milieu agricole français et des prairies anglaises

Travail réalisé en collaboration avec Oliver Pescott, Reto Schmucki, David Roy et Simon Smart, NERC Centre for Ecology & Hydrology, Crowmarsh Gifford, Wallingford, United Kingdom grâce à l'obtention de la bourse Transhumance (École Doctorale) en 2018.

A. Avant-propos

Cette partie est la première étape d'un travail sur les réponses des espèces et des communautés dans les différents types d'habitats et plus particulièrement les milieux ouverts. Nous prévoyons d'approfondir ces premiers résultats en explorant les tendances temporelles de la préférence thermique moyenne des communautés dans chacun des types d'habitat à l'aide de deux indices de la préférence thermique des espèces : l'Ellenberg de la température optimale et un indice de la préférence thermique des espèces calculé à partir de la température moyenne annuelle de l'aire de distribution européenne des espèces (disponible à une résolution d'un km en Europe). Dans un deuxième temps, nous aimerions (i) relier la détection des changements de composition des communautés végétales à l'augmentation des températures ou à d'autres variables environnementales, (ii) détecter un éventuel phénomène d'homogénéisation biotique des communautés, (iii) déterminer la responsabilité des espèces dans la tendance générale observée, (iv) mettre en évidence l'existence d'un syndrome de trait plus général dans la réponse des espèces dans les différents types d'habitats (pour plus de détails sur l'ensemble des attributs documentés pour les espèces échantillonnées dans le cadre des suivis floristiques anglais et français, se référer au Chapitre I Méthodologie générale, partie Attributs des espèces).

B. Mots-clés

Plantes, suivi floristique, préférence thermique moyenne des communautés, milieux ouverts, changement climatique, programme de sciences participatives, France et Grande-Bretagne.

C. Context

Several studies have shown that the impacts of global change, and particularly climate change, differ among habitats. For example, significant changes in forest plant community composition related to climate change have been observed in France during a 50-year and a 100-year period respectively (Bertrand et al., 2011; Lenoir et al., 2008). Even in forest communities, a couple of studies have found different responses of flora to track climate change: an upward shift of highland forest plant species has been opposed to an inertia of lowland forest plant species (Bertrand et al., 2011; Lenoir et al., 2008). In agricultural areas, where plant diversity is lower than in other habitats according to the Vigie-flore data, a marked decline of common species and their associated functions has been shown during a 30-year period (Fried et al., 2016).

A preliminary study using the Vigie-flore dataset suggested different temporal variability of diversity indices among habitat types. Therefore, we expect different temporal trends of the plant community temperature index among different habitats. We aim to identify the possible drivers of these patterns focusing on the functional composition of plant communities (i.e. species traits).

In this study, we will work on large-scale and long-term monitoring of wild plants to compare monitoring programs in Great Britain (British Countryside Survey) and in France (Vigie-flore). This study aims to describe plant community composition changes, to understand which disturbances induce plant community composition change and which species are impacted across different habitats.

We will use the results already obtained (i.e. an increase in mean thermal preference of plant communities at national and regional scale since 2009 in France, for more details see Chapter II) as a starting point to examine differences in the temporal variation in mean thermal preference of plant communities among habitats in France and in the UK. Particularly, we intend to focus on the long-term data series of the British Countryside Survey in UK, available for grasslands, and of the Vigie-flore monitoring scheme in France, available for several habitats. For these habitats, we addressed the following questions: (i) can we detect change in the mean thermal preference of plant communities? (ii) Are these changes different among habitats? (iii) Are the temporal changes in mean thermal preference of plant communities and in abundances of individual species related to species lifespan?

D. Materials et methods

a) Plant monitoring schemes in France and in Great Britain

This study is based on the analysis of the Vigie-flore dataset and the UK Countryside Survey dataset (for more details on these monitoring schemes, see Chapter I).

The Vigie-flore data were collected yearly between 2009 and 2017 in 586 1kmx1km squares that were sampled from a systematic grid (one square every 10 km). Although sampling was not at random, the systematic placement of squares ensures representativeness. Each 1kmx1km-square contains 8 systematically distributed 10m² plots, each divided into 10 1m²-quadrats. In each plot, observers recorded once a year the presence of all vascular plants in each 1m² quadrat, as well as environmental variables (habitat type following CORINE biotope nomenclature, soil type, slope, aspect, shadow, Bissardon et al., 1997). The number of quadrats in which a species was observed provides a proxy for species abundance in a plot. A given square is monitored by the same observer across years. The Vigie-flore database is composed of 9,056 observations (corresponding to a plant community in a given plot on a given year) on 3,118 plots located in different habitats throughout France. Hence, on average there were 2.9 years of observation per plot. A total of 2,428 species, belonging to 172 botanical families, was observed. More specifically, 651 plots were located in ruderal lands (996 plant species), 140 in shrublands (881 plant species), 224 in urban areas (484 plant species), 678 in woodlands (1103 plant species), 24 in peatlands (313 plant species), 342 in grasslands (as defined by Corine biotopes, i.e. moorland, siliceous, calcareous and mesophilic grasslands, 1178 plant species) and 692 in agricultural lands (as defined in Corine Biotopes, i.e. improved grassland, crop, orchard, tree planting, 871 plant species).

The UK Countryside Survey was conducted five times between 1978 and 2007; the squares were selected according to a stratified, systematic sampling protocol and within squares, a plot-placement methodology designed to minimize sampling biases (habitat or species) was used. The dataset currently contains 16,992 plots (Wood et al., 2017). In this study, we focused on 886 sampled plots in grasslands, in which a total of 756 taxa were sampled. The plots were sampled in 1990, 1998 and 2007, and on average there were 2.4 years of observation per plot.

Note that the abundance measurement which is collected in the British Countryside Survey is different from the one collected with the Vigie-protocol: percent cover vs. occurrence in 10 1-m² plots, respectively.

b) Species attributes

In this study, we focused on the species thermal preference and on lifespan.

First, for each species, we collected the Ellenberg temperature indicator value from Baseflor (Julve, 1998) database. The Ellenberg index characterizes the optimum temperature class for growth and survival of a species (nine classes). For more details on this index, see Chapter II Materials and Methods.

Second, for each species, we calculated a plant temperature index, which is the average temperature across its range (Devictor et al., 2008). Each plant temperature index was obtained from the combination of species distribution data at the European extent (concatenation of species occurrences from the GBIF, Tela Botanica and SOPHY databases) and the spatial distribution of the mean annual temperature (averaged for the period 1979-2013, at a 1km spatial resolution) from the Chelsa climatic database. Note that a given species can have a biased European plant temperature index compared to its true plant temperature index. For example, for a species that occurs from North Africa to northern Europe, averaging the temperature of the European atlas cells (i.e. excluding North Africa) would result, for that species, in a plant temperature index lower than its true value. Yet, this bias is true for each species and should not affect our analysis. For more details on the workflow of the plant temperature index assessment and species distribution data availability used in this context, see Chapter III Materials and Methods.

The Ellenberg Temperature indicator value was available for 82.7 % of the 996 species in ruderal lands (i.e. 824 species), for 78.3 % of the 881 species in schrublands (i.e. 690 species), for 85.7 % of the 484 species in urban lands (i.e. 415 species), for 83.3 % of the 1103 species in woodlands (i.e. 919 species), for 92 % of the 313 species in peatlands (i.e. 288 species), for 79.8 % of the species 1178 species in grasslands (i.e. 940 species) and for 82.4 % of the 871 species in agricultural lands (i.e. 718 species).

The Ellenberg Temperature indicator value and the plant temperature index were available for 67.5 % of the 756 taxa in British grasslands (i.e. 510 species).

We collected information for the species lifespan, described using seven broad classes obtained by combining classes from the Biolflor (Klotz et al., 2002; Kühn et al., 2004) and LEDA (Kleyer et al.,

2008; Knevel et al., 2003) databases (see more details on the Chapter II, Electronic Supplementary Material I and Table S1).

c) Statistical analyses

We performed Bayesian hierarchical models to estimate the temporal trend in Mean Temperature Preference of plant communities based on the Ellenberg temperature indicator value among each habitat for British and French plant communities (see more details on the Bayesian hierarchical model on the Chapter II, Electronic Supplementary Material III). More specifically, with British grasslands data, we performed Bayesian hierarchical models to estimate the temporal trend in Mean Temperature Preference of plant communities using (1) the Ellenberg temperature indicator value and the plant temperature index, (2) using either abundance data or presence/absence data and (3) in communities where only annuals vs. only perennials species were retained. To this aim, we collected the standardized year effect from the Bayesian models (standardized slope of the mean temperature preference of plant communities against years) for both the Ellenberg temperature indicator value and the plant temperature index to compare their temporal trends. We analyzed the temporal changes in species richness of British grasslands using a linear model (richness of plots against year between 1990 and 2007).

E. First results

First, we found contrasting temporal trends in Mean Temperature Preference of French plant communities among habitats. We observed a significant positive temporal trend in Mean Temperature Preference of agricultural plant communities (Figure 8). In contrast, temporal trends in Mean Temperature Preference of plant communities did not differ from zero in the other habitats (Figure 8).

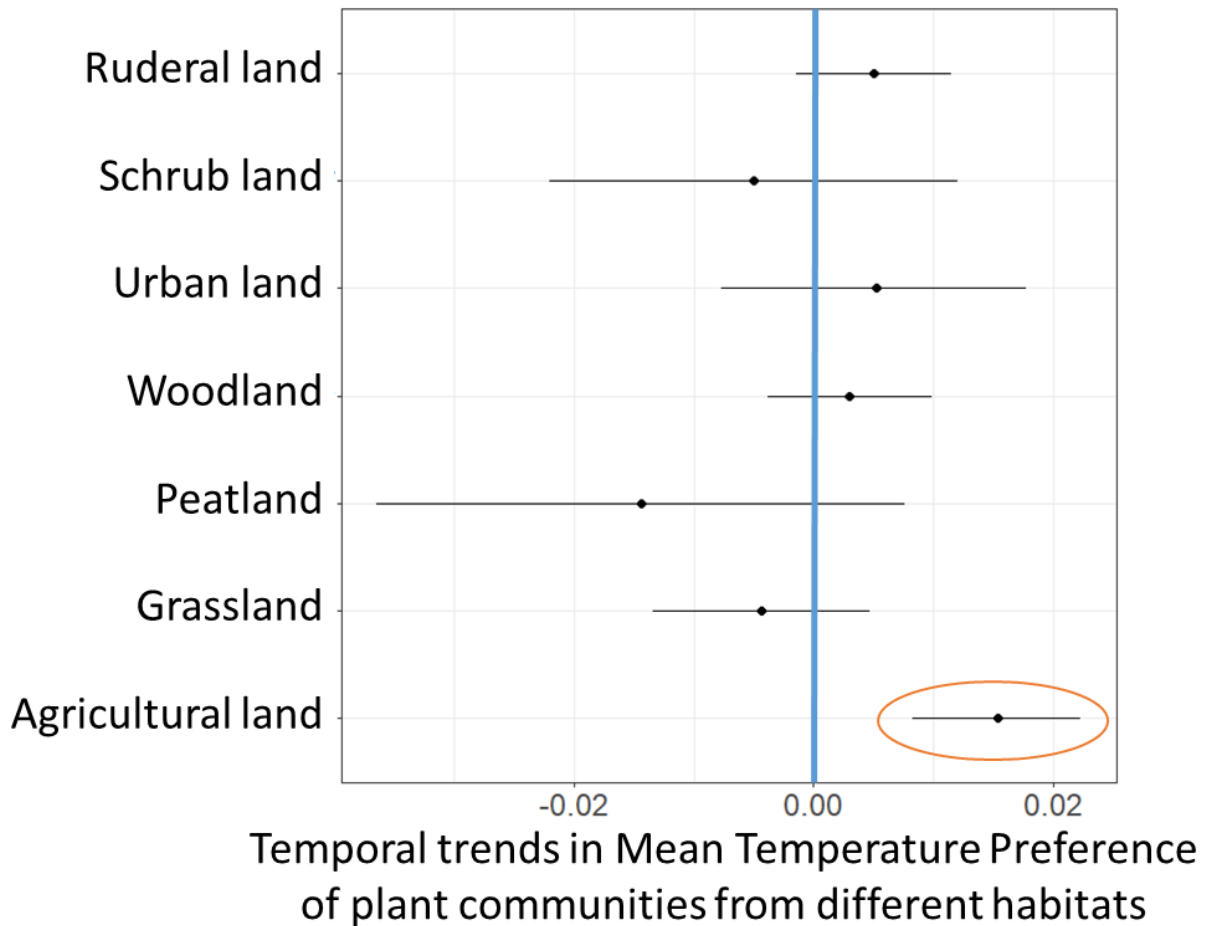


Figure 8. Temporal trends in Mean Temperature Preference of French plant communities among habitats from 2009 to 2017 estimated using Bayesian models. Dots indicate the mean of the posterior distribution, and bars correspond to the 95 % credible interval for the temporal trends.

Second, we found a temporal decrease in the species richness of British grasslands between 1990 and 2007 (Estimate = -0.073, Standard error = 0.014, Pvalue < 0.0001). The temporal trends in the Mean Temperature Preference of British grassland plant communities varied according to species group and data source (Figure 9). We observed consistent positive temporal trends in Mean Temperature Preference of perennial plant communities, calculated with the plant temperature index, and for all species with presence/absence data (Figure 9). In contrast, temporal trends in Mean Temperature Preference were not different from zero for annual plant communities, for all species with abundance data and for perennial species when it was calculated with the Ellenberg index.

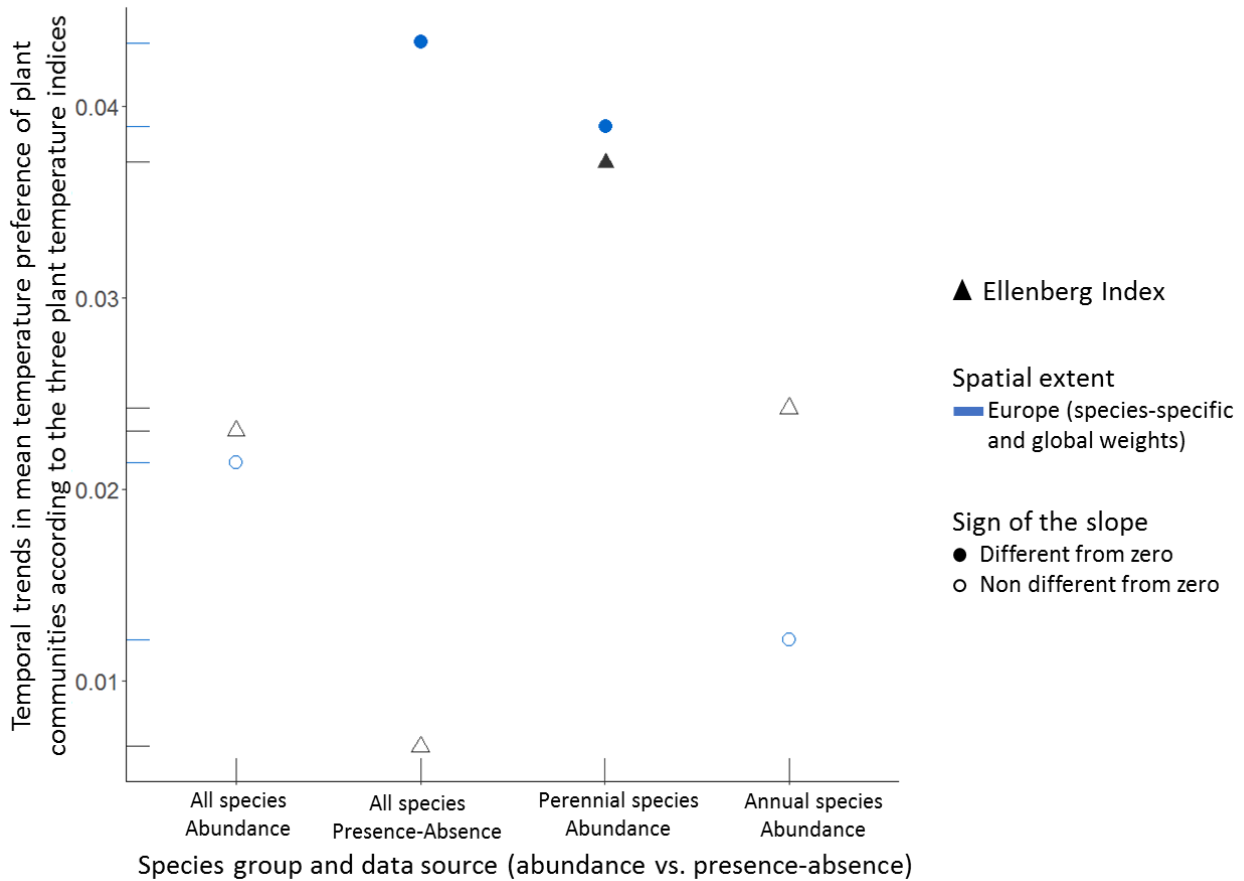


Figure 9. Comparison of the eight standardized temporal trends in mean temperature preference of British grassland plant communities, corresponding to the Ellenberg index and the plant temperature index (two types of data, i.e. abundance vs. presence/absence, or two subsets of plant species, i.e. annuals vs. perennials) and estimated using Bayesian hierarchical models. Each dot represents a temporal trend for a combination of species group and data source. Colors and symbols indicate distinguish the indices used to calculate the temporal trend in mean temperature preference of plant communities: Ellenberg index (black triangles), plant temperature index (blue circles). Closed (open) symbols indicate slopes that are (are not) significantly different from zero. [Note for the members of the jury: in a near future, error bars associated to each temporal trend will be represented on this Figure.]

F. Discussion points

Hereafter, we highlight several discussion points and some perspectives to complement these first results.

a) Particular case of agricultural areas

French agricultural plant communities contain a certain proportion of annual species (21.9 % of annual species vs 45.4 % of perennial species), and are considered as systems with the capacity for rapid compositional change. This capacity could explain the temporal change in mean thermal preference of plant communities observed in this study.

The majority of scientific literature is dedicated to studying the consequences of climate change on agricultural crops, or the impact of agricultural practices on weeds. Little is known about the combined effects of climate change and agricultural practices on wild plant community composition.

Nevertheless, some authors suggested a biotic homogenization of agricultural landscapes due to a decline of the proportion of specialist weed species over 30 years (Fried et al., 2010). In agricultural landscapes, weeds and wild plant species suffer from several pressures, and the main driver of their temporal change remains pesticide use. Herbicides were found to be more effective at controlling rare plant species than abundant weed species. These results suggest that reducing the use of herbicides by up to 50% could maintain crop production, a result confirmed by previous studies, while encouraging weed biodiversity (Gaba et al., 2016).

It should also be noted that we observed no response from lowland forest communities, in line with the work of Bertrand et al. (2011).

Additional analyzes would help to isolate responses of species and to understand plant communities responses to climate change.

b) Contrasting changes in grasslands

A congruent temporal decrease of species richness in grassland as it has been highlighted at the national scale for all type of vegetation in Great Britain between 1978 and 2007 (Wood et al., 2017). Authors reported an average species richness decline in 200 m² plots from 17.1 species in 1978 to

15.7 species in 2007 for all types of vegetation (Wood et al., 2017). We could compare this decline with the one we highlighted in grasslands only.

British grassland plant communities are dominated by perennial species (7.2 % of annual species vs. 47.7 % of perennial species).

The contrasted responses of mean thermal preference between British and French plant communities could be partly due to differences in sampling pressures in grassland between the two countries (347 plots in French grassland and 886 in British grassland) and the temporal scale (9 years of monitoring in France and 17 years in UK split into three sampling periods). We could focus more precisely on types of grasslands included in both countries and the way how species abundance/frequency data are collected. More specifically, contrasting responses of plant communities have been found across species group and data source in English grasslands. The type of index type seems to have a strong effect on the detectability of changes in plant communities. Further analyses should explore the biological significance of such differences among thermal preference indices.

Some authors documented a high resistance of grassland vegetation to climate shifts over 13 years in Northern England (Grime et al., 2008). We did not observe a temporal trend in mean temperature preference of plant communities with abundance data, a result consistent with Grime et al. (2008). They reported a constant relative abundance of growth forms and a constant dominance of long lived, slow-growing grasses, sedges, and small forbs. Also, Grime et al. (2000) documented contrasted responses of different grasslands to simulated climate change : fertile and early-successional grasslands were much more responsive to climate change highlighting that disturbed landscapes may prove more vulnerable communities to climate change than older ones.

Finally, species interactions have been reported to strongly influence responses of species grassland to climate change (Suttle et al., 2007).

**V. TENDANCES TEMPORELLES DES ESPÈCES SAUVAGES ET
INDICATEURS DU SERVICE DE POLLINISATION EN MILIEU
AGRICOLE : CONSÉQUENCES DU DÉCLIN DES POLLINISATEURS
SAUVAGES ET DOMESTIQUES SUR LA FLORE SAUVAGE ET CULTIVÉE**



Carduus nutans et Zygènes, Bramans, 16/07/2016

Article 3 : A nine-year monitoring scheme highlights a temporal decrease of common pollinator-dependent plant species nationwide and an increase of warm-adapted species

A. Contexte

Jusqu'à 78 % des espèces végétales des régions tempérées dépendent des animaux pour leur reproduction. Le déclin actuel des pollinisateurs, dû à plusieurs causes, pourrait impacter la reproduction des plantes et influencer les fluctuations temporelles de leurs abondances locales. De plus, le changement climatique fragilise les interactions plantes-pollinisateurs en influençant la phénologie, l'abondance locale et l'aire de distribution des espèces. Plusieurs études ont mis en évidence un déclin parallèle entre plantes et pollinisateurs : les plantes dépendantes des pollinisateurs pour leur reproduction apparaissent vulnérables au déclin des communautés de pollinisateurs, qui souffrent parallèlement du déclin des ressources florales. Ces études se sont focalisées sur les espèces rares et les extinctions locales de plantes, mais peu de travaux ont abordé cette question pour ce qui est des espèces communes, espèces qui jouent un rôle crucial au sein des écosystèmes et constituent des indicateurs des changements environnementaux. Dans cette étude, nous avons cherché à examiner les relations entre tendances temporelles des 550 espèces les plus communes en France (représentant 80 % de l'abondance totale de la flore échantillonnée), préférence thermique des espèces et dépendance aux pollinisateurs.

B. Résultats majeurs

Cette étude montre que la tendance temporelle de l'abondance des espèces communes de plantes dépend de leur préférence thermique et de leur dépendance aux pollinisateurs. Comme déjà montré dans les parties précédentes, les espèces à préférence thermique élevée sont en augmentation au cours du temps par opposition aux espèces à préférence thermique froide. De plus, les espèces dépendantes des pollinisateurs pour leur reproduction présentent des tendances temporelles négatives en moyenne par opposition aux espèces indépendantes des pollinisateurs pour leur reproduction. Par exemple d'*Agrostis capillaris*, *Avena barbata*, *Anisantha madritensis*, *Calamagrostis epigejos*, *Carex halleriana*, *Carex pendula*, *Carex sylvatica*, *Ceratochloa cathartica*, *Lolium multiflorum*, *Parietaria judaica*... sont indépendantes des pollinisateurs et plutôt en augmentation en abondance, alors qu'*Asphodelus ramosus*, *Crataegus Laevigata*, *Cistus monspeliensis*, *Cornus mas*, *Digitalis*

purpurea, *Echium vulgare*, *Linaria repens*, *Mentha aquatica*, *Solanum nigrum*, *Vinca minor*... sont dépendantes des pollinisateurs et plutôt en déclin depuis 2009. Le changement climatique et plus particulièrement l'augmentation des températures, apparaît donc être une cause des changements de l'abondance des espèces communes en France, aussi importante que la dépendance aux pollinisateurs.

C. Mots-clés

Plantes, espèces communes, réponse aux changements environnementaux, tendance temporelle, dépendance aux pollinisateurs, préférence thermique.

A nine-year monitoring scheme highlights a temporal decrease of common pollinator-dependent plant species nationwide and an increase of warm-adapted species

Gabrielle Martin^{1*}, Nathalie Machon¹, Emmanuelle Porcher¹

Gabrielle Martin¹ gabrielle.martin@mnhn.fr, Nathalie Machon¹ nathalie.machon@mnhn.fr,
Emmanuelle Porcher¹ emmanuelle.porcher@mnhn.fr

¹Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum national d'Histoire naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne Université, CP 135, 57 rue Cuvier 75005 Paris, France

*Corresponding author:

Gabrielle Martin

UMR 7204 – CESCO – CP 135

Muséum national d'Histoire naturelle

Département Homme et environnement,

43 rue Buffon, 75005 Paris, France

Tel: + 33 1 40 79 81 02 - mail: gabrielle.martin@mnhn.fr

FOREWORD

Note for the members of the jury: this manuscript is a preliminary study. We forecast to examine common plant species responses to environmental change in France by exploring how several species attributes influence species temporal trends and testing how particular combinations of species attributes can predict species responses to environmental change. This fundamental work aims to understand the mechanisms of common biodiversity change.

To this end, we collected information for 34 species life history traits thanks to the R package *TR8* (Bocci 2015) from the Bioflor (Klotz, Kühn, and Durka 2002; Kühn, Durka, and Klotz 2004), Leda (Knevel et al. 2003; Kleyer et al. 2008), Ecoflora (Fitter and Peat 1994), Baseflor (Julve 1998) databases, from botanical books (Spichiger et al. 2009; Jauzein and Nawrot 2011; Tison and de Foucault 2014) or from the French Botanical Conservatory of wild plant species (CBNBP) database (<http://cbnbp.mnhn.fr/cbnbp/>). Data source, number of classes, mean and range of variation and number of species for which we retrieved data of the 15 qualitative and the 19 quantitative species

attributes are available in Supplementary Table 1. These 34 life history traits are related to life form, life span (procedure used to combine life span information from Bioflor and LEDA traitbases is available on Supplementary Table 2), strategy type, reproduction, flower, pollen vector, dispersal, physiology, and ecological preferences. We forecast to use a method to impute missing data in this dataset (Pakeman and Quested 2007; Pakeman 2014; Penone et al. 2014; Swenson 2014; Májeková et al. 2016) according to the R packages *missForest* (Stekhoven 2013) and *traitor* (Götzenberger 2015). We are interested also to investigate the three species facets of commonness (abundance, geographical range and specialization indices) (Rabinowitz 1981). For each species, local abundance was estimated by calculating the mean abundance per plot from 2009 to 2017. This index was called the species abundance index and constitute a proxy of the local population size. The geographical range was estimated as the total number of plots where the species had been recorded from 2009 to 2017 in France. This index was called the species range index. We forecast to estimate the geographical range of each species also as the total area covered by the distribution of the species in Europe. We will use the species distribution range based on observation data, i.e. plant records, retrieved from three independent databases, SOPHY (de Ruffray et al. 1989; Brisse et al. 1995), Tela Botanica (<https://www.tela-botanica.org/>) and GBIF (<https://www.gbif.org/>). This will provide, for each species, a new species range index expressed in a surface unit. Habitat specialization was estimated using the three specialization indices calculated for wild plants in France on the basis of phytosociological records by Mobaied, Machon, and Porcher (2015). These three indices, called habitat specialization indices, differ from each other according to calculation methods, based on Fridley's index, on Whittaker's beta and on Mathey and Fridley's. Data source, number of classes, mean and range of variation of the 6 quantitative species facets of commonness are available in Supplementary Table 1.

This preliminary study constitute the first step of the expected analysis. As a second step, we will examine also how temporal trends in species abundance would be related to the 40 species attributes (34 life history traits and 6 facets of commonness). All these attributes are likely to influence the development, the fitness and the reproduction of plant species and we expect some of these, those associated to the insect dependence for reproduction for instance, to be negatively related with the temporal trends of common species. Because we expect the 550 most common species could be organized in several groups according to their attributes requirements and characteristics, we will perform a principal component analysis (PCA) and calculate a distance matrix on the 25 quantitative species attributes. As a second step, we forecast to perform a multi-trait analysis on the basis of the 40 species attributes (15 qualitative and 25 quantitative species attributes) with an analysis of Hill and Smith, and to explore the three multidimensional functional diversity indices (Villéger, Mason, and Mouillot 2008). We forecast to conduct these analyzes in a near future.

ABSTRACT

Up to 78% of wild temperate flowering plant species depend on animal pollinators for their reproduction. As a key factor in the diversification of some major groups of plants and animals, biotic pollination insures diversity and maintenance of wild plant communities.

The current decline of pollinators, which face numerous pressures, could alter the reproduction of flowering plants and contribute to temporal fluctuations in their local abundance. Several studies showed a parallel decline between plants and pollinators: pollinator-dependent plants appear vulnerable to declines of pollinator communities, which in return suffer from a shortage of floral resources. However, most studies so far have focused on rare species and local extinctions, such that little is known of common species, while they play a crucial role in ecosystems and have proved useful indicators of environmental change. In this study, we used data from a nine-year monitoring scheme in a variety of habitats across France to examine the temporal trends in abundance of 550 common plant species, representing ca. 80% of plant observations. We related these temporal trends to two species attributes, while controlling for phylogeny: species thermal preference and species pollinator dependence. We show that the temporal trend in the abundance of common flowering plant species depends on thermal preference and, to a lesser extent, on pollinator-dependence; plant species nationwide as opposed to pollinator independent ones and a weak increase of warm-adapted species in abundance. Climate change, particularly temperature increase, appears to be a more important driver of the abundance of common plant species in France than pollinator decline. We discuss the extent to which the pollinator crisis and climate change affect plant species and we outline future research directions to validate further a more general trait syndrome characterizing the response of plant species responses to environmental change.

KEYWORDS

Plants, common species, response to environmental change, temporal trend, pollinator dependence, thermal preference.

INTRODUCTION

Estimates of flowering plant dependence on animal pollination vary around 78% in wild temperate ecosystems (Axelrod 1960; Ollerton, Winfree, and Tarrant 2011). Biotic pollination is thought to be a key factor in the diversification of some major groups of plants and animals (Dodd, Silvertown, and Chase 1999). Nevertheless, wild (Biesmeijer et al. 2006) and managed (Potts, Roberts, et al. 2010; vanEngelsdorp et al. 2011) insect pollinators have declined in abundance and diversity over the past few decades in Europe and North America due to a variety of pressures (reviewed in Potts, Biesmeijer, et al. 2010). The decline in pollinator communities, insuring diversity and maintenance of wild plant communities (Ashman et al. 2004; Aguilar et al. 2006; Fontaine et al. 2005), has been reported to affect populations of pollinator-dependent plants.

A parallel decline between plant and pollinator has been highlighted in Great Britain and Netherlands (Biesmeijer et al. 2006; Carvell et al. 2006; Scheper et al. 2014) showing that obligately outcrossing, pollinator-dependent plants are particularly vulnerable to declines of pollinator communities (Ashman et al. 2004). Indeed, plants that were exclusively pollinated by bees were declining whereas pollinator independent species exhibited an intermediate response. Pollinators relying on few plants for their resources exhibited the greatest decline and decline of preferred host plant species was one of the main factors associated with pollinator decline. Recently, a study conducted in the UK showed greater extinctions in late-summer-flying pollinator species than species with an earlier phenology mainly due to declines in late-summer floral resource, which are mostly provisioned by herbs (Balfour et al. 2018). These studies demonstrating a parallel decline between plants and pollinators, are based mainly on local extinction assessments of plants and pollinators (Biesmeijer et al. 2006; Balfour et al. 2018). These works, based on long-time series, such as 1930-1999 and 1940-1990 concerning assessment of relative plant population change in British Isles and in the Netherlands respectively (Biesmeijer et al. 2006; Carvell et al. 2006); or on historical records (Scheper et al. 2014; Balfour et al. 2018), are useful but not highly sensitive to recent abundance and diversity fluctuations of plants and pollinators populations. Indeed, documenting species extinctions requires several decades, as opposed to documenting species fluctuations on the basis of abundance data (ref). To date, no study has already quantified consequences of pollinator decline nationally on current common plant species with abundance data.

Common species play a crucial role in ecosystems, because they form the major part of biodiversity, at least in terms of abundance (D. Couvet et al. 2008; Denis Couvet, Fleury, and Prévost-Julliard 2012) and can prove useful indicators of environmental change (Gregory et al. 2005). Many common species are now known to decline at large temporal and spatial scales, such as moths (Conrad et al.

2006), pollinators (Biesmeijer et al. 2006), birds (Donald, Green, and Heath 2001) and weeds (Baessler and Klotz 2006; Fried et al. 2009). These declines of common species threatens to disrupt vital ecosystem processes (Sekercioglu 2006) and results in the loss of population diversity, the key to biodiversity adaptation to global changes (Luck, Daily, and Ehrlich 2003). Monitoring and detecting causes of common species temporal trends in abundance at large scale have become possible with citizen science, a useful tool to investigate major aspects of environmental change impacts on biodiversity particularly (Devictor, Whittaker, and Beltrame 2010).

In this study, we examine, for the first time to our knowledge, temporal trends in abundance of 550 common plant species in France and we relate these temporal trends to two species attributes (species thermal preference and species pollinator dependence), while accounting for phylogenetic relationships. We specifically address the following questions: (i) Is there a phylogenetic signal for species temporal trends in abundance? (ii) Are the temporal trends in abundance related to thermal preference and pollinator-dependence? We discuss the implications of our results for the reproductive success and population dynamics of common plant species considering threats to pollinator communities and climate warming which induce temporal and spatial mismatches in plant-pollinator interactions. This preliminary fundamental work aims to understand the mechanisms of common biodiversity change.

MATERIALS AND METHODS

1. Plant monitoring scheme

We used data from Vigie-flore (<http://vigienature.mnhn.fr/page/vigie-flore>), a French citizen science program involving 321 skilled amateur botanists to monitor wild flora. The data were collected yearly between 2009 and 2017²¹ in 586 1kmx1km squares sampled from a systematic grid (one square every 10 km), which ensures representativeness (Figure 1). Each square contains eight systematically distributed 10m² plots, each divided into ten 1m² quadrats (Figure 1). The presence of all vascular plants, as well as habitat type following CORINE biotope nomenclature, was recorded in all quadrats of as many plots as possible (up to eight) per square. The number of quadrats in which a species is observed provides a proxy for species abundance in a plot. Due to unequal availabilities of observers, all squares were not surveyed all years: on average there were 2.9 years of observation per plot, and 5.3 plots sampled per square (hence a total of 3,118 plots and 100,523 plant observations). In this

²¹ [Note for the members of the jury: because Vigie-flore is a citizen science program involving volunteer, all observers have not yet send their observation data for this year. In a near future, we will include data of the year 2018 in this study.]

study, we focused on the 550 most common plant species that were observed at least four out of nine years and in at least ten squares. These 550 species represented 79 % of all plant observations.

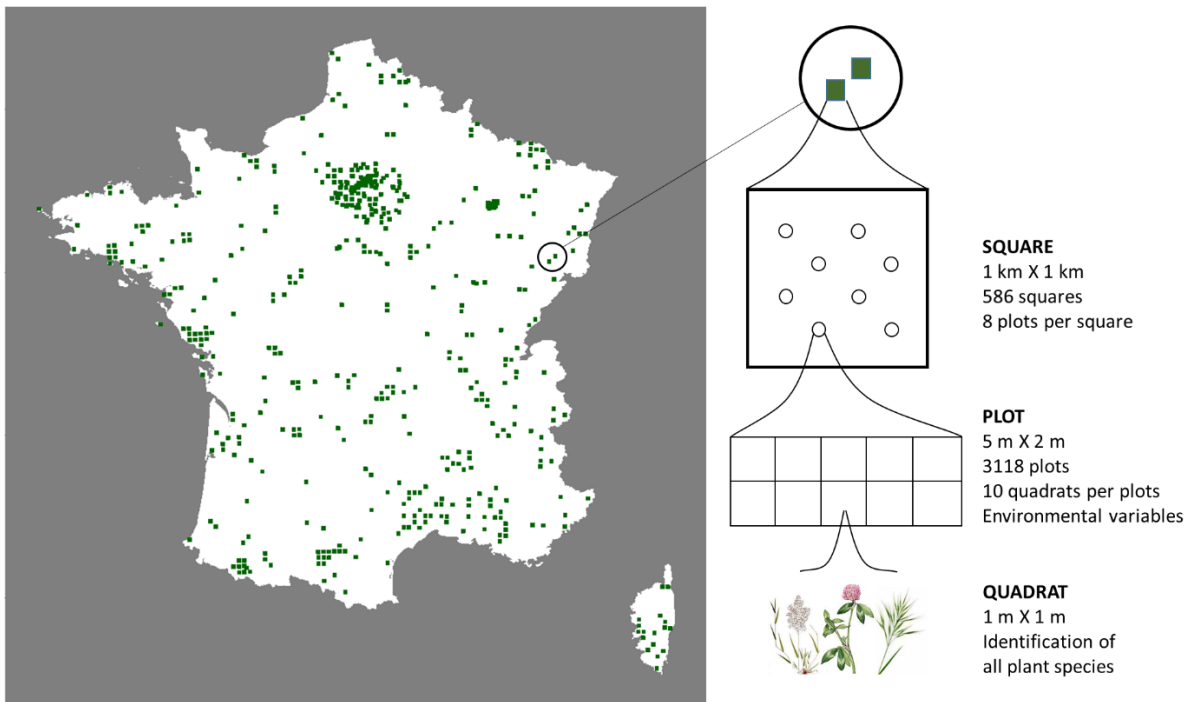


Figure 1. Spatial distribution and definition of the Vigie-flore survey squares. Plant species are sampled in 1 km X 1 km squares. In each square, plant species were recorded in several plots with a standardized protocol (a total of 100,523 plant observations, more details in Materials and methods).

2. Species attributes

a. Species life history traits

Pollen vector (~insects, wind or self-fertilization) was retrieved from the Baseflor (Julve 1998), Ecoflora (Fitter and Peat 1994) and BiolFlor (Klotz, Kühn, and Durka 2002; Kühn, Durka, and Klotz 2004) traitbases. In these databases, it is often the case that (1) a given species is characterized by multiple types of pollen vectors within a database and (2) the identity of pollen vectors is partly inconsistent across databases, resulting in multiple types of pollen vectors for a given species across databases. We chose to encapsulate this variability into a single variable, which is the percentage of times “insects” appear as a pollen vector for a given species, across all databases. This “species pollinator dependence” ranges from 0, for species that are never associated with insect pollination in the traitbases and that should be therefore independent of pollinators for their reproduction, to 100, for species that are associated with insect pollination only in the traitbases, and that should be strictly dependent on pollinators for their reproduction. The procedure used to combine pollen vector information from CATMINAT, ECOFLORA and Biolflor traitbases is available on Supplementary Table 3.

We collected the Ellenberg temperature indicator value (hereafter “Ellenberg index”) from Baseflor (Julve 1998) database. The Ellenberg index characterizes the optimum temperature class for growth and survival of a species (nine classes), from the database Baseflor (Julve 1998). This index is qualitative in nature, because it is mainly inferred from field experience of plant ecologists, i.e. observations of species occurrences at different sites collected between the 50es and 80es (Ellenberg 1974, 1979, 1988; Ellenberg et al. 1991). The Ellenberg index characterizes the climatic preference of western European species via species habitat preferences, from arctic or alpine to Mediterranean habitats (Ellenberg 1988).

3. Phylogenetic tree of the 550 most common vascular plant species in France

We used the Daphne phylogeny, a dated phylogeny of a large part of European flora, available at the species level (Durka and Michalski 2012). Only 29 of the 550 most common plant species could not be attached to this phylogeny. These 29 species represent only 5.3% of species studied and they were not retained in the phylogenetic analysis (but were included in other analyses).

4. Statistical analyses

a. A Bayesian hierarchical model to estimate temporal trend in common species abundance in France

For each of the 550 most common species, we performed Bayesian hierarchical models to generate estimates of the temporal trend in species abundance, as estimated at the 10m² plot level by the number of 1m² quadrats in which these species were observed. We modeled species abundance assuming a binomial distribution with $n = 10$ trials and a logit-transformed probability p depending linearly on year, survey plot, square and geographical coordinates as follows:

$$\text{logit}(p_{ijk}) = m + a \cdot \text{year}_i + b \cdot \text{lat}_{ijk} + c \cdot \text{long}_{ijk} + d \cdot \text{lat}_{ijk}^2 + e \cdot \text{long}_{ijk}^2 + \text{Square}_j + \text{Plot}_k$$

where p_{ijk} is the probability to observe the species in each 1m² square of plot k of square j and year i , m is the intercept, lat and $long$ are the latitude and longitude of the plot, $Square$ is the random effect of square with variance σ_s^2 , $Plot$ is the random effect of plot with variance σ_p^2 .

For all Bayesian hierarchical models, we chose only non-informative priors²², sampled from Gaussian distributions with a mean of 0 and a variance of 10^{10} for most parameters, and gamma distributions with shape parameter $k = 0.001$ and rate $\beta = 0.001$ for precision (inverse of variance) parameters. Parameters were estimated using WinBUGS (Lunn et al. 2000). Four chains were run using priors to

²² [Note for the members of the jury: in a near future, we will test several types of priors, including more informative priors for the year effect (normal distribution with a negative or positive mean and a small variance) to assess the robustness of our results.]

draw 100,000 samples, discarding the first 50,000 iterations. Samples were thinned by 1 in 10 to reduce autocorrelation and obtain mean trends from the remaining posterior distributions. Convergence was checked using the Rhat statistics (all Rhat < 1.2) and WinBUGS traceplots (superposition of the 4 chains). Posterior mean species trends were interpreted as different from zero when 95 % of the highest posterior density interval did not include zero. We performed these models thanks to the R packages *R2jags* (Su and Masanao 2015) and *mcmcplots* (Curtis 2015).

b. Relationships between temporal trends in common species abundance according to 2 species attributes and phylogeny

First, we performed three phylogenetic regressions to detect phylogenetic signals for temporal trends in abundance, species pollinator dependence and the Ellenberg index. We used the Pagel's index (Pagel 1999) implemented in the R packages *phylosignal* (Keck et al. 2016) and *caper* (Orme et al. 2018), which is more robust to polytomies than the Blomberg's *K* (Molina-Venegas and Rodríguez 2017). Second, we second examined how temporal trends in species abundance were related to plant species attributes by performing a phylogenetic regression of temporal trends in species abundance against the Ellenberg index and species pollinator dependence. We performed another phylogenetic regression of temporal trends in species abundance against the Ellenberg index and species pollinator dependence, with both variables scaled to compare trend values of both mechanisms (climate change via temperature increase and pollinator decline). We used a phylogenetic generalized least squares model (PGLS) implemented in the R package *caper* (Orme et al. 2018).

All analyses and figures were performed using R version 3.2.4 (R Development Core Team 2008) and R packages *ggplot2* (Wickham 2009), *ggthemes* (Arnold 2017), *RColorBrewer* (Neuwirth 2014), *caper* (Orme et al. 2018), *phytools* (Revell 2012), *ape* (Paradis, Claude, and Strimmer 2004).

RESULTS

We observed no phylogenetic signal for species temporal trends in abundance ($\lambda=0$, 95.0% CI: [NA, 0.071], Figure 2). We found a strong phylogenetic signal for pollinator dependence ($\lambda=0.95$, 95.0% CI : [0.92, 0.98]) and a smaller, but significant phylogenetic signal for the Ellenberg index ($\lambda=0.39$, 95.0% CI : [0.12, 0.64]). The phylogenetic regression showed that the temporal trends of the 550 most common species were partly explained by differences in plant pollinator dependence and plant thermal preference. We found a weak but significant negative correlation between species temporal trends and species pollinator dependence (Estimate=-0.0004, Standard error=0.0002, P-value=0.03, $R^2=1.98$, Figure 3a) and a significant positive relationship between species temporal trends and Ellenberg index (Estimate=0.02, Standard error=0.01, P-

value=0.02, $R^2=1.98$, Figure 3b). We compared the both trends with scaled variables: negative correlation between species temporal trends and species pollinator dependence (Estimate=-0.014, Standard error=0.007) and positive one with the Ellenberg index (Estimate=0.018, Standard error=0.007). Both trends displayed the same order of magnitude but the trend associated to the Ellenberg index is weakly larger than the one associated to the species pollinator dependence. Mean and median of temporal trends of pollinator independent species, i.e. 0% of species pollinator dependence, was up to 0.029 and 0.027 respectively. Mean and median of pollinator dependent species, i.e. 100% of species pollinator dependence, was up to -0.007 and -0.009 respectively. The effect of the interaction between Ellenberg index and species pollinator dependence was not significant.

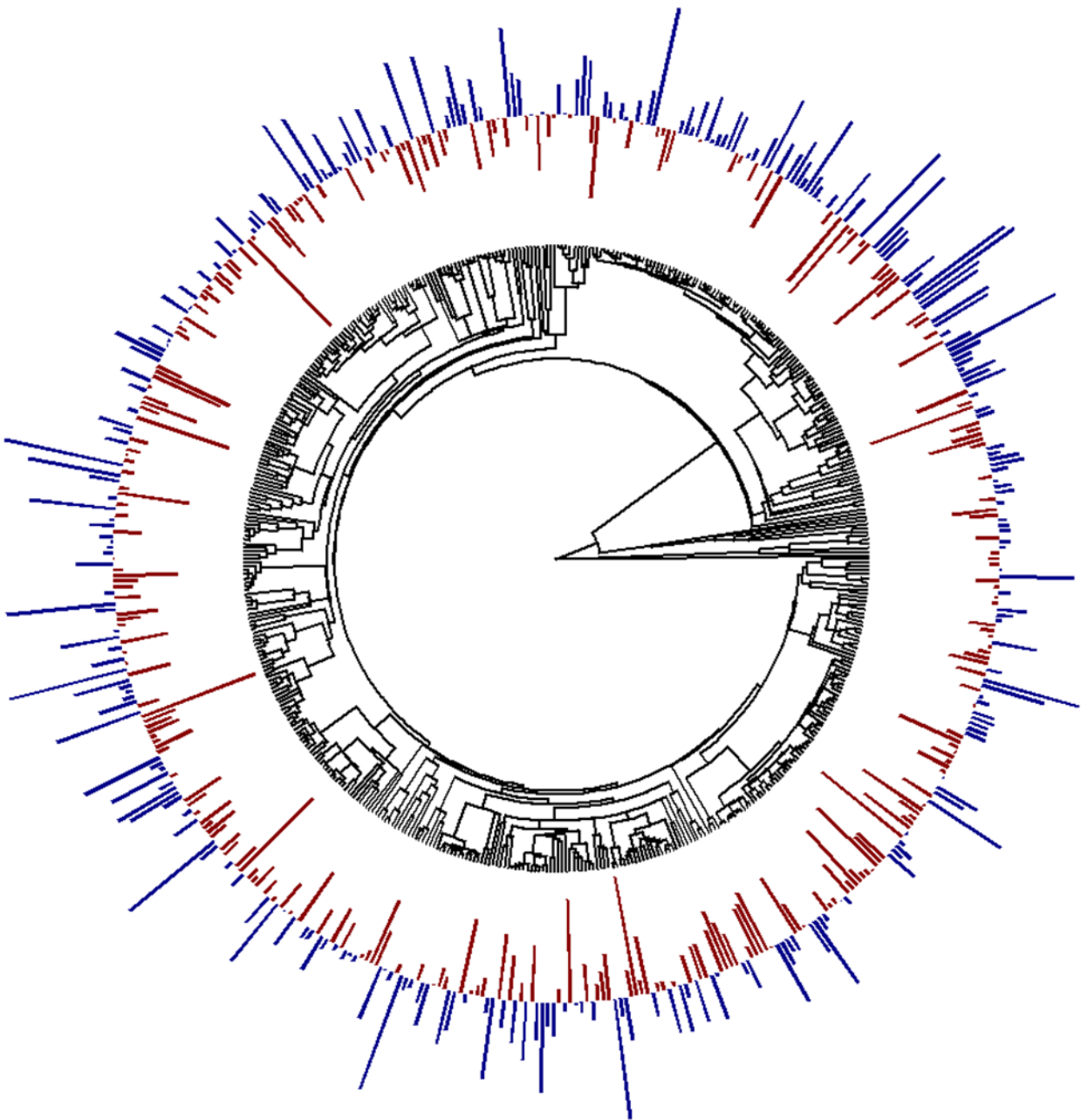


Figure 2. Phylogenetic tree of the most common species and their associated temporal trend. Positive temporal trends are represented in blue, negative ones in red. Nine positive species temporal trends and three negative ones have been put an upper limit to 0.4 and a lower one to -0.4, respectively, for the figure visibility.

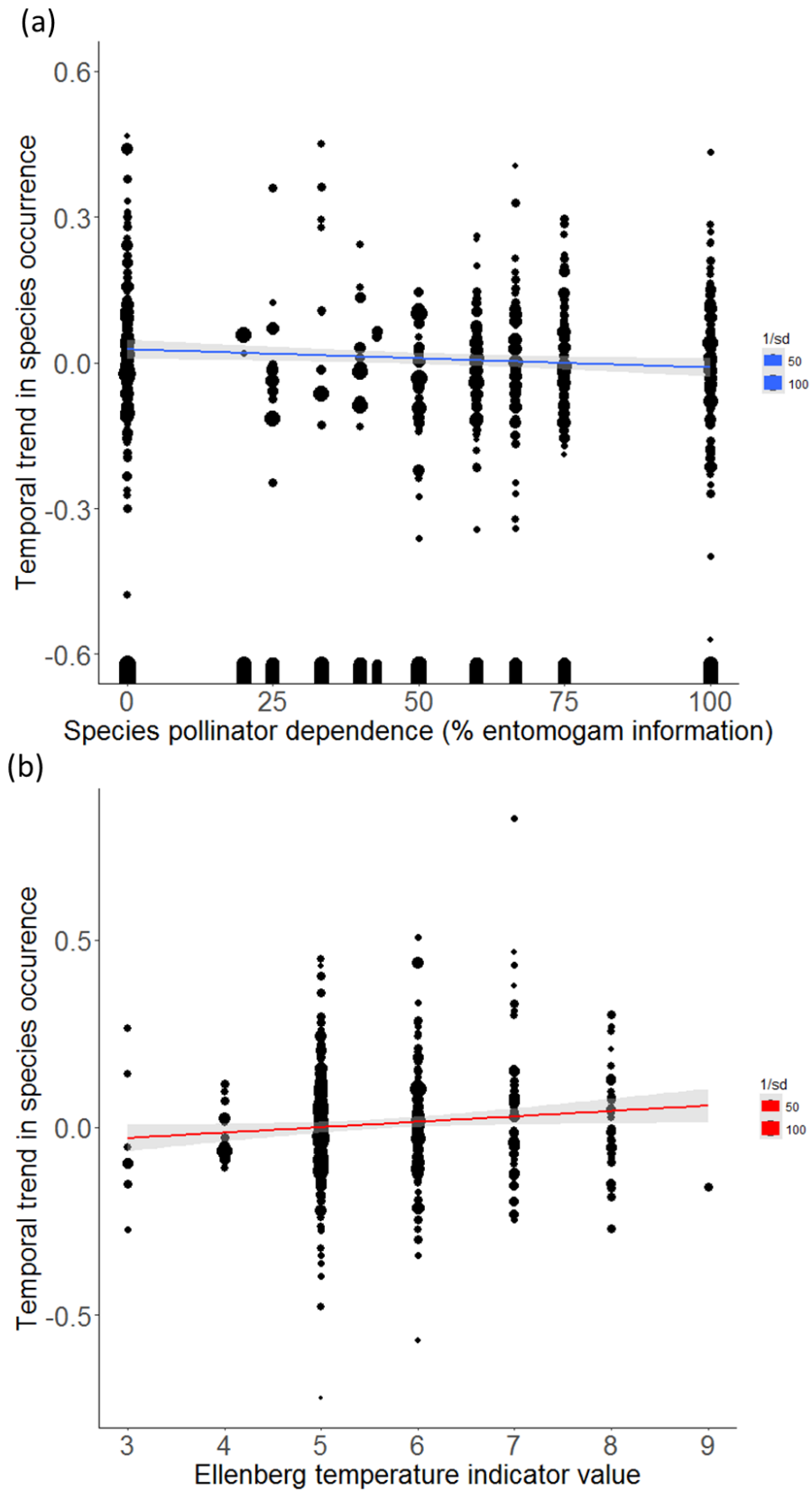


Figure 3. Relationship between the temporal trends of the most common species and the species pollinator dependence (a) or the Ellenberg index (b). Each dot represents the temporal trend (slope of the regression of abundance against years) for a species, with a size proportional to the inverse of the

standard error. The lines correspond to linear regressions, with their associated standard error (grey band).

DISCUSSION

This study focused on the temporal trends in abundance of most common plant species in France. The nine-year plant monitoring scheme in France have shown a weak temporal decrease of common pollinator dependent plant species nationwide as opposed to pollinator independent ones. As a second point, the plant monitoring scheme highlighted a weak increase of warm-adapted species in abundance. Below we discuss the extent to which the pollinator crisis and the climate change affects pollinator dependent plant species and warm-adapted species. We outline future research directions to validate further a trait syndrome of plant species responses to environmental change.

The weak nationwide decrease of pollinator dependent wild plant species concurs with negative trends in pollinator diversity and abundance. Even though pollinators are fundamental to maintaining biodiversity and agricultural productivity, they are facing several pressures among them habitat loss, fragmentation and isolation which corresponds to a reduction in floral resources and nesting sites availability. For instance, some studies found evidence for substantial losses in nectar resources in England and Wales since the beginning of the 20th century (Baude et al. 2016); in the UK between 1978 and 1998 where a serious reduction in quality of foraging habitats for bees and a general decline in insect-pollinated plants have been highlighted (Carvell et al. 2006); and in Britain and the Netherlands where parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants have been shown (Biesmeijer et al. 2006). These floral resources reduction contribute directly to weaken pollinator communities (Goulson et al. 2005) that may no longer be numerous enough to pollinate plant species and consequently fail to maintain wild plant communities.

Agricultural changes since the mid of the 19th century (Ollerton et al. 2014) and pesticide use constitute the second major cause of pollinators and weeds decline. Indeed, intensive agriculture affects negatively pollinators, and particularly wild bees (Hendrickx et al. 2007; Le Féon et al. 2010; Koh et al. 2016). Pesticide use play an important role as it has been increasing steadily in France (Hossard et al. 2017) and is known to have strong effects on pollinators, particularly on wild bees (e.g. Brittain et al. 2010; Gill, Ramos-Rodriguez, and Raine 2012; Laycock et al. 2012).

The nationwide increase of warm-adapted species concurs with several highlights published in the scientific literature as a consequence of an increase of temperature. Two main mechanisms of community composition changes have been documented as responses to climate change that are

species' local abundance changes without shift (species extinctions and colonizations) and latitudinal and altitudinal range shifts, especially in species with high dispersal capacities, such as birds, insects or marine invertebrates (Thomas and Lennon 1999; Parmesan 2006; Devictor et al. 2008, 2012; Lindström et al. 2013; Bowler and Böhning-Gaese 2017). “Thermophilization” , i.e. “concurrent declines in species adapted to cooler conditions and increases in species adapted to warmer conditions resulting from climate warming”, of biological communities has been highlighted in several taxa communities, as birds, plants, fishes and is already recognised as the main fingerprints of climate change (Parmesan and Yohe 2003; De Frenne et al. 2013; Bowler and Böhning-Gaese 2017).

Moreover, plants and pollinators are facing global warming which could disrupt interactions.

Recent evidence indicates that some species respond to climate change by adjusting their phenology (i.e., the timing of seasonal activities, such as flowering). Indeed, global climate change could significantly alter plant phenology because temperature and photoperiod influences the timing of development (Partanen, Koski, and Hanninen 1998). It has been shown that surfaces temperatures increased by 0.2°C per decade over the past 30 years (Hansen et al. 2006) and first flowering date of some plant species has been advanced by 4.5 days during the last decade of the 20th century (Fitter and Fitter 2002). Phenological shifts reduced floral resources availability to 50% of all pollinator species (Memmott et al. 2007).

These phenological shifts of plants and pollinators (Walther et al. 2002; Cleland et al. 2007; Hassall et al. 2007) could lead to a potential spatial and/or temporal disruption between both taxa via climate change. For instance, in case of phenological mismatches, interaction networks with strong temporal complementarity are vulnerable to climate warming when phenology changes differ between flowers and pollinators (Memmott et al. 2007; Hegland et al. 2009). But complementarity, which may occur when different pollinator species of a target plant forage at different times of the day (Hoehn et al. 2008) or due to the distinction between diurnal and nocturnal pollinators (Dar, Arizmendi, and Valiente-Banuet 2006; Muchhala et al. 2009; Knop et al. 2017), could prevent perturbations caused by climate warming temporal or spatial mismatches in plant-pollinator interactions (Hegland et al. 2009).

Nevertheless, further analyses would complement these first results given that these trends remain weak and the relationships did not explain a large part of the variance of temporal trends of common plant species. To go further in determining the causal link between temporal trends of common plant species and environmental change, several perspectives could be explored. First, several life history traits related to pollination and plant reproduction could be explored to refine the pattern of species' response related to pollinators. For example, flower type, flowering date and duration and nectar

abundance could allow highlighting a plant species response to particular pollinator morphotypes. Indeed, a recent study showed a late-summer-flying pollinator species decline principally due to declines in late-summer floral resource (Balfour et al. 2018). Floral resource scarcity, particularly of nectar, has been reported during late-summer, a period which almost entirely floral resources are provisioned by herbs (Couvillon et al. 2014; Couvillon, Schürch, and Ratnieks 2014; Balfour, Gandy, and Ratnieks 2015). An analysis associating date of flowering and quantity of nectar could provide a statement on this issue for the French flora. Second, other type of species attributes, as for instance life history traits related to physiology, ecological preferences or facets of commonness, could allow determining possible environmental covariates in the species's response. Indeed, land use change and practices are expected to influence species response to climate change notably as it has been shown previously for fish and bird communities (Bowler and Böhning-Gaese 2017). Third, we could compare temporal trends of common plant and pollinator species nationwide thanks to recent initiatives to monitor pollinator communities via participatory science schemes (see e.g. the French photographic survey of pollinators, Deguines et al. 2012).

As a conclusion, there is no doubt that plant-pollinator interactions play a significant role in maintaining the functional integrity of most terrestrial ecosystems (Ollerton, Winfree, and Tarrant 2011). In this study, climate change, particularly temperature increase, appear to influence stronger temporal trends of common plant species in France than pollinator decline. Determine to what extent plant species decline could be as both a cause and a consequence of insect pollinator decline would be the future aim of this research.

COMPETING INTERESTS

The authors declare no competing interests.

AUTHORS' CONTRIBUTIONS

GM, NM, EP conceived the ideas and designed methodology; GM analysed the data; GM, EP led the writing of the manuscript. All authors contributed to the drafts and gave final approval for publication.

ACKNOWLEDGEMENTS

The success of such long term, large-scale surveys relies entirely on the continuous participation of volunteers to whom this paper is dedicated: we thank the 321 Vigie-flore volunteers (List S1). We thank also Anna Kondratyeva, François Duchenne for their constructive comments and advice.

FUNDING

This project was supported by grants from the Région Île-de-France (DIM ASTREA).

REFERENCES

Aguilar, Ramiro, Lorena Ashworth, Leonardo Galetto, and Marcelo Adrian Aizen. 2006. ‘Plant Reproductive Susceptibility to Habitat Fragmentation: Review and Synthesis through a Meta-Analysis’. *Ecology Letters* 9 (8): 968–80. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>.

Arnold, Jeffrey B. 2017. ‘Ggthemes: Extra Themes, Scales and Geoms for “Ggplot2”.’ <https://CRAN.R-project.org/package=ggthemes>.

Ashman, Tia-Lynn, Tiffany M. Knight, Janette A. Steets, Priyanga Amarasekare, Martin Burd, Diane R. Campbell, Michele R. Dudash, et al. 2004. ‘Pollen Limitation of Plant Reproduction: Ecological and Evolutionary Causes and Consequences’. *Ecology* 85 (9): 2408–21. <https://doi.org/10.1890/03-8024>.

Axelrod, DI. 1960. ‘The Evolution of Flowering Plants.’ In *Evolution after Darwin. Volume 1, The Evolution of Life.*, 1:223–305. University of Chicago Press.

Baessler, Cornelia, and Stefan Klotz. 2006. ‘Effects of Changes in Agricultural Land-Use on Landscape Structure and Arable Weed Vegetation over the Last 50 Years’. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 115 (1–4): 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.12.007>.

Balfour, Nicholas J., Sam Gandy, and Francis L. W. Ratnieks. 2015. ‘Exploitative Competition Alters Bee Foraging and Flower Choice’. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69 (10): 1731–38. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1985-y>.

Balfour, Nicholas J., Jeff Ollerton, Maria Clara Castellanos, and Francis L.W. Ratnieks. 2018. ‘British Phenological Records Indicate High Diversity and Extinction Rates among Late-Summer-Flying Pollinators’. *Biological Conservation* 222 (June): 278–83. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.04.028>.

Baude, Mathilde, William E. Kunin, Nigel D. Boatman, Simon Conyers, Nancy Davies, Mark A. K. Gillespie, R. Daniel Morton, Simon M. Smart, and Jane Memmott. 2016. ‘Historical Nectar Assessment Reveals the Fall and Rise of Floral Resources in Britain’. *Nature* 530 (7588): 85–88. <https://doi.org/10.1038/nature16532>.

- Biesmeijer, J. C., Stuart P M Roberts, Menno Reemer, R. Ohlemüller, M. Edwards, T. Peeters, A. P. Schaffers, et al. 2006. 'Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands'. *Science* 313 (5785): 351–54. <https://doi.org/10.1126/science.1127863>.
- Bocci, Gionata. 2015. 'TR8: An R Package for Easily Retrieving Plant Species Traits'. Edited by Richard Fitzjohn. *Methods in Ecology and Evolution* 6 (3): 347–50. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12327>.
- Bowler, Diana E., and Katrin Böhning-Gaese. 2017. 'Improving the Community-Temperature Index as a Climate Change Indicator'. Edited by Jan Geert Hiddink. *PLOS ONE* 12 (9): e0184275. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184275>.
- Brisse, Henry, Patrice de Ruffray, Gilles Grandjouan, and M. Hoff. 1995. 'European vegetation survey. La banque de données phytosociologiques " SOPHY "'. *Annali di botanica* LIII: 191–223.
- Brittain, C.A., M. Vighi, R. Bommarco, J. Settele, and S.G. Potts. 2010. 'Impacts of a Pesticide on Pollinator Species Richness at Different Spatial Scales'. *Basic and Applied Ecology* 11 (2): 106–15. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.11.007>.
- Carvell, Claire, David B. Roy, Simon M. Smart, Richard F. Pywell, Chris D. Preston, and Dave Goulson. 2006. 'Declines in Forage Availability for Bumblebees at a National Scale'. *Biological Conservation* 132 (4): 481–89. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.05.008>.
- Cleland, Elsa E., Isabelle Chuine, Annette Menzel, Harold A. Mooney, and Mark D. Schwartz. 2007. 'Shifting Plant Phenology in Response to Global Change'. *Trends in Ecology & Evolution* 22 (7): 357–65. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.04.003>.
- Conrad, Kelvin F., Martin S. Warren, Richard Fox, Mark S. Parsons, and Ian P. Woiwod. 2006. 'Rapid Declines of Common, Widespread British Moths Provide Evidence of an Insect Biodiversity Crisis'. *Biological Conservation* 132 (3): 279–91. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.020>.
- Couvet, D., F. Jiguet, R. Julliard, H. Levrel, and A. Teysseire. 2008. 'Enhancing Citizen Contributions to Biodiversity Science and Public Policy'. *Interdisciplinary Science Reviews* 33 (1): 95–103. <https://doi.org/10.1179/030801808X260031>.
- Couvet, Denis, C. Fleury, and Anne-Caroline Prévost-Julliard. 2012. 'De La Préservation de La Nature Ordinaire Parmi Les Enjeux de Biodiversité.' In *L'exigence de La Reconciliation – Biodiversité et Société.*, Fayard, 145–58.

- Couvillon, Margaret J, Katherine A Fensome, Shaun KL Quah, and Roger Schürch. 2014. 'Summertime Blues: August Foraging Leaves Honey Bees Empty-Handed'. *Communicative & Integrative Biology* 7 (3): e28821. <https://doi.org/10.4161/cib.28821>.
- Couvillon, Margaret J., Roger Schürch, and Francis L. W. Ratnieks. 2014. 'Waggle Dance Distances as Integrative Indicators of Seasonal Foraging Challenges'. Edited by Guy Smagghe. *PLoS ONE* 9 (4): e93495. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093495>.
- Curtis, S. McKay. 2015. 'Mcmcplots: Create Plots from MCMC Output.' <https://CRAN.R-project.org/package=mcmcplots>.
- Dar, Saleem, Ma. del CORO Arizmendi, and Alfonso Valiente-Banuet. 2006. 'Diurnal and Nocturnal Pollination of *Marginatocereus Marginatus* (Pachycereeae: Cactaceae) in Central Mexico'. *Annals of Botany* 97 (3): 423–27. <https://doi.org/10.1093/aob/mcj045>.
- De Frenne, P., F. Rodriguez-Sanchez, D. A. Coomes, L. Baeten, G. Verstraeten, M. Vellend, M. Bernhardt-Romermann, 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>.
- Deguines, Nicolas, Romain Julliard, Mathieu de Flores, and Colin Fontaine. 2012. 'The Whereabouts of Flower Visitors: Contrasting Land-Use Preferences Revealed by a Country-Wide Survey Based on Citizen Science'. Edited by Jeff Ollerton. *PLoS ONE* 7 (9): e45822. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045822>.
- Devictor, Vincent, Romain Julliard, Denis Couvet, and Frédéric 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, Vincent, Chris van Swaay, Tom Brereton, Lluís Brotons, Dan Chamberlain, Janne Heliölä, Sergi 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>.
- Devictor, Vincent, Robert J. Whittaker, and Coralie Beltrame. 2010. 'Beyond Scarcity: Citizen Science Programmes as Useful Tools for Conservation Biogeography: Citizen Science and Conservation Biogeography'. *Diversity and Distributions* 16 (3): 354–62. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00615.x>.

- Dodd, Michael E., Jonathan Silvertown, and Mark W. Chase. 1999. 'Phylogenetic Analysis of Trait Evolution and Species Diversity Variation among Angiosperm Families'. *Evolution* 53 (3): 732–44. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb05367.x>.
- Donald, P. F., R. E. Green, and M. F. Heath. 2001. 'Agricultural Intensification and the Collapse of Europe's Farmland Bird Populations'. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268 (1462): 25–29. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1325>.
- Durka, Walter, and Stefan G. Michalski. 2012. 'Daphne: A Dated Phylogeny of a Large European Flora for Phylogenetically Informed Ecological Analyses'. *Ecology* 93 (10): 2297–2297. <https://doi.org/10.1890/12-0743.1>.
- Ellenberg, Heinz. 1974. 'Zeigerwerte Der Gefässpflanzen Mitteleuropas - Indicator Values of Vascular Plants in Central Europe.' *Scripta Geobotanica* 9: 1–97.
- . 1979. 'Zeigerwerte von Gefässpflanzen Mitteleuropas'. *Scripta Geobotanica* 9: 1–122.
- . 1988. *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge University Press. New York, USA: Cambridge University Press. <https://books.google.fr/books?hl=fr&lr=&id=LQNxbuyPxawC&oi=fnd&pg=PR15&dq=Ellenberg+1988+Vegetation+ecology+of+Central+Europe&ots=OLxzBUn-96&sig=sV2ZBN9X-vRCRgwXKnoiX1M-tfc#v=onepage&q=Ellenberg%201988%20Vegetation%20ecology%20of%20Central%20Europe&f=false>.
- Ellenberg, Heinz, H.E Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner, and D. Paulißen. 1991. 'Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa'. *Scripta Geobotanica* 18 (2): 1–248.
- Fitter, A. H., and R. S. R. Fitter. 2002. 'Rapid Changes in Flowering Time in British Plants'. *Science* 296 (5573): 1689–91. <https://doi.org/10.1126/science.1071617>.
- Fitter, A. H., and H. J. Peat. 1994. 'The Ecological Flora Database'. *The Journal of Ecology* 82 (2): 415. <https://doi.org/10.2307/2261309>.
- Fontaine, Colin, Isabelle Dajoz, Jacques Meriguet, and Michel Loreau. 2005. 'Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities'. Edited by Nick Waser. *PLoS Biology* 4 (1): e1. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040001>.

- Fried, Guillaume, Sandrine Petit, Fabrice Dessaint, and Xavier Reboud. 2009. 'Arable Weed Decline in Northern France: Crop Edges as Refugia for Weed Conservation?' *Biological Conservation* 142 (1): 238–43. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.09.029>.
- Gill, Richard J., Oscar Ramos-Rodriguez, and Nigel E. Raine. 2012. 'Combined Pesticide Exposure Severely Affects Individual- and Colony-Level Traits in Bees'. *Nature* 491 (7422): 105–8. <https://doi.org/10.1038/nature11585>.
- Götzenberger, Lars. 2015. 'Traitor: Tools For Functional Diversity Assessment With Missing Trait Data'. <https://github.com/larsito/traitor>.
- Goulson, D., M.E. Hanley, B. Darvill, J.S. Ellis, and M.E. Knight. 2005. 'Causes of Rarity in Bumblebees'. *Biological Conservation* 122 (1): 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.06.017>.
- Gregory, R. D., A. van Strien, P. Vorisek, A. W. Gmelig Meyling, D. G. Noble, R. P. B. Foppen, and D. W. Gibbons. 2005. 'Developing Indicators for European Birds'. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360 (1454): 269–88. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1602>.
- Hansen, J., M. Sato, R. Ruedy, K. Lo, D. W. Lea, and M. Medina-Elizade. 2006. 'Global Temperature Change'. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (39): 14288–93. <https://doi.org/10.1073/pnas.0606291103>.
- Hassall, Christopher, David J. Thompson, Graham C. French, and Ian F. Harvey. 2007. 'Historical Changes in the Phenology of British Odonata Are Related to Climate'. *Global Change Biology* 13 (5): 933–41. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01318.x>.
- Hegland, Stein Joar, Anders Nielsen, Amparo Lázaro, Anne-Line Bjercknes, and Ørjan Totland. 2009. 'How Does Climate Warming Affect Plant-Pollinator Interactions?' *Ecology Letters* 12 (2): 184–95. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01269.x>.
- Hendrickx, Frederik, Jean-Pierre Maelfait, Walter Van Wingerden, Oliver Schweiger, Marjan Speelmans, Stéphanie Aviron, Isabel Augenstein, et al. 2007. 'How Landscape Structure, Land-Use Intensity and Habitat Diversity Affect Components of Total Arthropod Diversity in Agricultural Landscapes: Agricultural Factors and Arthropod Biodiversity'. *Journal of Applied Ecology* 44 (2): 340–51. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x>.
- Hoehn, P., T. Tschardtke, J. M. Tylianakis, and I. Steffan-Dewenter. 2008. 'Functional Group Diversity of Bee Pollinators Increases Crop Yield'. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275 (1648): 2283–91. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0405>.

- Hossard, Laure, Laurence Guichard, Céline Pelosi, and David Makowski. 2017. 'Lack of Evidence for a Decrease in Synthetic Pesticide Use on the Main Arable Crops in France'. *Science of The Total Environment* 575 (January): 152–61. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10.008>.
- Jauzein, Philippe, and Olivier Nawrot. 2011. *Flore d'Île-de-France*. Quae.
- Julve, Philippe. 1998. 'Baseflor. Index Botanique, Écologique et Chorologique de La Flore de France'. <http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm>.
- Keck, François, Frédéric Rimet, Agnès Bouchez, and Alain Franc. 2016. 'PhyloSignal: An R Package to Measure, Test, and Explore the Phylogenetic Signal'. *Ecology and Evolution* 6 (9): 2774–80. <https://doi.org/10.1002/ece3.2051>.
- Kleyer, Michael, R.M. Bekker, I.C. Knevel, J.P. Bakker, K. Thompson, M. Sonnenschein, P. Poschlod, et al. 2008. 'The LEDA Traitbase: A Database of Life-History Traits of the Northwest European Flora'. *Journal of Ecology* 96 (6): 1266–74. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>.
- Klotz, Stefan, Ingolf Kühn, and Walter Durka. 2002. 'BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland.' *Schriftenreihe für Vegetationskunde*, no. 38: 1–333.
- Knevel, I.C., R.M. Bekker, J.P. Bakker, and M. Kleyer. 2003. 'Life-History Traits of the Northwest European Flora: The LEDA Database.' *Journal of Vegetation Science* 14 (4): 611–14.
- Knop, Eva, Leana Zoller, Remo Ryser, Christopher Gerpe, Maurin Hörler, and Colin Fontaine. 2017. 'Artificial Light at Night as a New Threat to Pollination'. *Nature*, August. <https://doi.org/10.1038/nature23288>.
- Koh, Insu, Eric V. Lonsdorf, Neal M. Williams, Claire Brittain, Rufus Isaacs, Jason Gibbs, and Taylor H. Ricketts. 2016. 'Modeling the Status, Trends, and Impacts of Wild Bee Abundance in the United States'. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (1): 140–45. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517685113>.
- Kühn, Ingolf, Walter Durka, and Stefan Klotz. 2004. 'BioFlor - a New Plant-Trait Database as a Tool for Plant Invasion Ecology: BioFlor - a Plant-Trait Database'. *Diversity and Distributions* 10 (5–6): 363–65. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00106.x>.

Laycock, Ian, Kate M. Lenthall, Andrew T. Barratt, and James E. Cresswell. 2012. 'Erratum to: Effects of Imidacloprid, a Neonicotinoid Pesticide, on Reproduction in Worker Bumble Bees (*Bombus Terrestris*)'. *Ecotoxicology* 21 (7): 1946–1946. <https://doi.org/10.1007/s10646-012-0974-4>.

Le Féon, Violette, Agnès Schermann-Legionnet, Yannick Delettre, Stéphanie Aviron, Regula Billeter, Rob Bugter, Frederik Hendrickx, and Françoise Burel. 2010. 'Intensification of Agriculture, Landscape Composition and Wild Bee Communities: A Large Scale Study in Four European Countries'. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137 (1–2): 143–50. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.01.015>.

Lindström, Åke, Martin Green, Göran Paulson, Henrik G. Smith, and Vincent Devictor. 2013. 'Rapid Changes in Bird Community Composition at Multiple Temporal and Spatial Scales in Response to Recent Climate Change'. *Ecography* 36 (3): 313–22. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07799.x>.

Luck, Gary W., Gretchen C. Daily, and Paul R. Ehrlich. 2003. 'Population Diversity and Ecosystem Services'. *Trends in Ecology & Evolution* 18 (7): 331–36. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00100-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00100-9).

Lunn, David J., Andrew Thomas, Nicky Best, and David Spiegelhalter. 2000. 'WinBUGS - A Bayesian Modelling Framework: Concepts, Structure, and Extensibility'. *Statistics and Computing* 10: 325–37.

Májeková, Maria, Taavi Paal, Nichola S. Plowman, Michala Bryndová, Liis Kasari, Anna Norberg, Matthias Weiss, et al. 2016. 'Evaluating Functional Diversity: Missing Trait Data and the Importance of Species Abundance Structure and Data Transformation'. Edited by Maura (Gee) Geraldine Chapman. *PLOS ONE* 11 (2): e0149270. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149270>.

Memmott, Jane, Paul G. Craze, Nickolas M. Waser, and Mary V. Price. 2007. 'Global Warming and the Disruption of Plant-Pollinator Interactions'. *Ecology Letters* 10 (8): 710–17. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01061.x>.

Mobaied, Samira, Nathalie Machon, and Emmanuelle Porcher. 2015. 'Ecological Specialization and Rarity Indices Estimated for a Large Number of Plant Species in France'. *Data in Brief* 3 (June): 165–68. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2015.02.015>.

- Molina-Venegas, Rafael, and Miguel Á. Rodríguez. 2017. 'Revisiting Phylogenetic Signal; Strong or Negligible Impacts of Polytomies and Branch Length Information?' *BMC Evolutionary Biology* 17 (1). <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0898-y>.
- Muchhala, Nathan, Angelica Caiza, Juan Carlos Vizúete, and James D. Thomson. 2009. 'A Generalized Pollination System in the Tropics: Bats, Birds and *Aphelandra Acanthus*'. *Annals of Botany* 103 (9): 1481–87. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn260>.
- Neuwirth, E. 2014. 'RColorBrewer: ColorBrewer Palettes'.
- Ollerton, Jeff, H. Erenler, M. Edwards, and R. Crockett. 2014. 'Extinctions of Aculeate Pollinators in Britain and the Role of Large-Scale Agricultural Changes'. *Science* 346 (6215): 1360–62. <https://doi.org/10.1126/science.1257259>.
- Ollerton, Jeff, Rachael Winfree, and Sam Tarrant. 2011. 'How Many Flowering Plants Are Pollinated by Animals?' *Oikos* 120 (3): 321–26. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>.
- Orme, David, Rob Freckleton, Gavin Thomas, Thomas Petzoldt, Susanne A. Fritz, Nick Isaac, and Will Pearse. 2018. 'Caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R.' <https://CRAN.R-project.org/package=caper>.
- Pagel, Mark. 1999. 'Inferring the Historical Patterns of Biological Evolution'. *Nature* 401 (October): 877.
- Pakeman, Robin J. 2014. 'Functional Trait Metrics Are Sensitive to the Completeness of the Species' Trait Data?' *Methods in Ecology and Evolution* 5 (1): 9–15. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12136>.
- Pakeman, Robin J., and Helen M. Quested. 2007. 'Sampling Plant Functional Traits: What Proportion of the Species Need to Be Measured?' *Applied Vegetation Science* 10 (1): 91–96. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2007.tb00507.x>.
- Paradis, E., J. Claude, and K. Strimmer. 2004. 'APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R Language'. *Bioinformatics* 20 (2): 289–90. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>.
- Parmesan, Camille. 2006. 'Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change'. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37 (1): 637–69. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>.

Parmesan, Camille, and Gary Yohe. 2003. 'A Globally Coherent Fingerprint of Climate Change Impacts across Natural Systems'. *Nature* 421 (6918): 37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>.

Partanen, J., V. Koski, and H. Hanninen. 1998. 'Effects of Photoperiod and Temperature on the Timing of Bud Burst in Norway Spruce (*Picea Abies*)'. *Tree Physiology* 18 (12): 811–16. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.12.811>.

Penone, Caterina, Ana D. Davidson, Kevin T. Shoemaker, Moreno Di Marco, Carlo Rondinini, Thomas M. Brooks, Bruce E. Young, Catherine H. Graham, and Gabriel C. Costa. 2014. 'Imputation of Missing Data in Life-History Trait Datasets: Which Approach Performs the Best?' Edited by Robert Freckleton. *Methods in Ecology and Evolution* 5 (9): 961–70. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12232>.

Potts, Simon G., Jacobus C. Biesmeijer, Claire Kremen, Peter Neumann, Oliver Schweiger, and William E. Kunin. 2010. 'Global Pollinator Declines: Trends, Impacts and Drivers'. *Trends in Ecology & Evolution* 25 (6): 345–53. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>.

Potts, Simon G, Stuart P M Roberts, Robin Dean, Gay Marris, Mike A Brown, Richard Jones, Peter Neumann, and Josef Settele. 2010. 'Declines of Managed Honey Bees and Beekeepers in Europe'. *Journal of Apicultural Research* 49 (1): 15–22. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.49.1.02>.

R Development Core Team. 2008. 'R: A Language and Environment for Statistical Computing'. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.

Rabinowitz, Deborah. 1981. 'Seven Forms of Rarity.' In .

Revell, Liam J. 2012. 'Phytools: An R Package for Phylogenetic Comparative Biology (and Other Things)'. *Methods in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>.

Ruffray, Patrice de, Henry Brisse, Gilles Grandjouan, and M. Hoff. 1989. '«SOPHY», une banque de données phytosociologiques: son intérêt pour la Conservation de la nature. Actes du colloque «Plantes sauvages et menacées de France: bilan et protection». Brest, 8-10 octobre 1987.' In , 129–50. Brest: BRG, Paris.

Scheper, Jeroen, Menno Reemer, Ruud van Kats, Wim A. Ozinga, Giel T. J. van der Linden, Joop H. J. Schaminée, Henk Siepel, and David Kleijn. 2014. 'Museum Specimens Reveal Loss of Pollen Host Plants as Key Factor Driving Wild Bee Decline in The Netherlands'. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111 (49): 17552–57. <https://doi.org/10.1073/pnas.1412973111>.

- Sekercioglu, C. 2006. 'Increasing Awareness of Avian Ecological Function'. *Trends in Ecology & Evolution* 21 (8): 464–71. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.05.007>.
- Spichiger, Rodolphe-Edouard, Vincent V. Savolainen, Murielle Figeat, and Daniel Jeanmonod. 2009. *Botanique Systématique Des Plantes à Fleurs, Une Approche Phylogénétique Nouvelle Des Angiospermes Des Régions Tempérées et Tropicales*. Presses polytechniques et universitaires romandes. Biologie. Lausanne.
- Stekhoven, Daniel J. 2013. 'MissForest: Nonparametric Missing Value Imputation Using Random Forest.' <https://cran.r-project.org/web/packages/missForest/index.html>.
- Su, Yu-Sung, and Yajima Masanao. 2015. 'R2jags: Using R to Run "JAGS".' <https://CRAN.R-project.org/package=R2jags>.
- Swenson, Nathan G. 2014. 'Phylogenetic Imputation of Plant Functional Trait Databases'. *Ecography* 37 (2): 105–10. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00528.x>.
- Thomas, Chris D., and Jack J. Lennon. 1999. 'Birds Extend Their Ranges Northwards'. *Nature* 399 (6733): 213–213. <https://doi.org/10.1038/20335>.
- Tison, Jean-Marc, and Bruno de Foucault. 2014. *Flora Gallica. Flore de France. Société botanique de France*. Editions Biotope. Mèze, France.
- vanEngelsdorp, Dennis, Jerry Hayes, Robyn M Underwood, Dewey Caron, and Jeffery Pettis. 2011. 'A Survey of Managed Honey Bee Colony Losses in the USA, Fall 2009 to Winter 2010'. *Journal of Apicultural Research* 50 (1): 1–10. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.50.1.01>.
- Villéger, Sébastien, Norman W. H. Mason, and David Mouillot. 2008. 'New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology'. *Ecology* 89 (8): 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>.
- Walther, Gian-Reto, Eric Post, Peter Convey, Annette Menzel, Camille Parmesan, Trevor J. C. Beebee, Jean-Marc Fromentin, Ove Hoegh-Guldberg, and Franz Bairlein. 2002. 'Ecological Responses to Recent Climate Change'. *Nature* 416 (6879): 389–95. <https://doi.org/10.1038/416389a>.
- Wickham, Hadley. 2009. 'Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis'. Springer-Verlag New York.

SUPPLEMENTARY TABLES

Supplementary Table 1. Data source, number of classes, mean and range of variation and number of species for which we retrieved data of the 15 qualitative and the 22 quantitative species attributes. For the attributes corresponding to physiology, the median, first and third quartiles were mentioned (assuming input errors in the databases influence the mean, the minimum and the maximum values too much).

Type of species attributes	Species attributes and life history traits	Source	Number of classes	Mean	Range	Number of species
Life form, life span and strategy type	Life form	BIOLFLO	17	none	none	451
	Life span	BIOLFLO-LEDA	6	none	none	548
	Strategy type	BIOLFLO	7	none	none	449
Reproduction	Self-sterility and self-incompatibility	BIOLFLO	12	none	none	385
	Type of sexual reproduction	BASEFLO	10	none	none	477
	Vegetative reprod method	ECOFLO	27	none	none	342
	Type of reproduction	BIOLFLO	5	none	none	451
	Beginning of flowering (month)	BASEFLO	none	5.093	1 to 10	367
	End of flowering (month)	BASEFLO	none	6.305	0 to 9	367
Flower	Flower colour	BASEFLO	19	none	none	468
	Nectar abundance	BIOLFLO	4	none	none	319
	Flower type	Spichiger et al. 2009, Jauzein and Nawrot 2011, Tison and de Foucault 2014	7	none	none	479
Pollen vector	Pollen vector	BASEFLO-ECOFLO- BIOLFLO	3	none	none	529
	Species pollinator dependence (% of entomogam information)	BASEFLO-ECOFLO- BIOLFLO	none	52.67	0 to 100	529
Dispersal	Type of fruit	BASEFLO	11	none	none	472
	Type of dissemination	BASEFLO	9	none	none	476
	Method of propagation	ECOFLO	6	none	none	352
	Dispersal morphology	LEDA	30	none	none	426
Physiology	Maximum height (mm)	ECOFLO	none	299.8	5 to 8000	430
	Leaf area (dm ²)	ECOFLO	none	5.5	5.5 to 55	355
	Leaf mass (gr)	LEDA	none	38.99	11.29 to 163.23	380
	Leaf size (mm)	LEDA	none	1080.9	336.7 to 3499.7	412
	Seed mass (gr)	LEDA	none	1.36	0.34 to 4.41	456
Ecological preferences	Ellenberg values for Light	BASEFLO	none	6.74	3 to 9	438
	Ellenberg values for temperature	BASEFLO	none	5.57	3 to 9	519
	Ellenberg values for continentality	BASEFLO	none	4.49	3 to 7	436
	Ellenberg values for atmospheric moisture	BASEFLO	none	5.18	2 to 9	434
	Ellenberg values for moisture	BASEFLO	none	4.94	1 to 9	434
	Ellenberg values for soil reaction	BASEFLO	none	5.9	2 to 9	436
	Ellenberg values for nitrogen	BASEFLO	none	5.34	1 to 9	437
	Ellenberg values for salt	BASEFLO	none	0.09	0 to 4	437
	Type of soil texture	BASEFLO	none	3.04	1 to 9	437
	Organic matter in the soil	BASEFLO	none	3.53	1 to 9	437
	Urbanophily	CBNBP	none	3.61	0.18 to 12.85	422
Facets of commonness	Species abundance index	Vigie-flore	none	3.58	1.07 to 8.21	550
	Species range index (nb plot)	Vigie-flore	none	82.97	10 to 784	550
	Species range index (nb department)	Vigie-flore	none	20.71	2 to 79	550

	Habitat specialization index (based on Fridley' index)	Mobaied et al. 2015	none	450.6	194.9 to 751.9	459
	Habitat specialization index (based on Whittaker's beta)	Mobaied et al. 2015	none	16.58	8.73 to 27.65	459
	Habitat specialization index (based on Manthey and Fridley)	Mobaied et al. 2015	none	0.007	0.003 to 0.05	459

Supplementary Table 2. Procedure used to combine life span information from Bioflor and LEDA traitbases. Life span is described using seven broad classes obtained by combining classes from the Bioflor (Klotz, Kühn, and Durka 2002; Kühn, Durka, and Klotz 2004) and LEDA (Knevel et al. 2003; Kleyer et al. 2008) databases.

Life span (Bioflor database)	Life span (LEDA database)	Single or combined life span categories	Number of species
a (annual)	Annuals	annual	17
a (annual) - b (biennial)	Annuals	annual/biennial	1
b (biennial)	Annuals	annual/biennial	1
p (pluriennial-pollakanthic)	Annuals	annual/pluriennial	1
a (annual)	annuals + perennials	annual/pluriennial	1
p (pluriennial-pollakanthic)	annuals + perennials	annual/pluriennial	1
p (pluriennial-pollakanthic)	annuals + perennials + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/pluriennial	2
a (annual) - b (biennial) - p (pluriennial-pollakanthic)	annuals + perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennial	1
a (annual) - p (pluriennial-pollakanthic)	annuals + perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennial	2
p (pluriennial-pollakanthic)	annuals + perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennial	5
p (pluriennial-pollakanthic)	annuals + perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/biennial/pluriennial	1
p (pluriennial-pollakanthic)	annuals + perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials) + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/biennial/pluriennial	1
p (pluriennial-pollakanthic)	annuals + perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/biennial/pluriennial	2
a (annual)	annuals + perennials + summer annuals	annual/pluriennial	2
a (annual)	annuals + perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennial	1
a (annual) - b (biennial)	annuals + perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennial	3
a (annual) - p (pluriennial-pollakanthic)	annuals + perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennial	1
b (biennial)	annuals + perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennial	1
b (biennial) - h (pluriennial-hapaxanthic)	annuals + perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/biennial/pluriennial	1
a (annual)	annuals + perennials + summer annuals + winter annuals	annual/pluriennial	2
a (annual)	annuals + perennials + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennial	3
a (annual) - b (biennial)	annuals + perennials + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennial	1
a (annual)	annuals + perennials + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/biennial/pluriennial	1
a (annual) - p (pluriennial-pollakanthic)	annuals + perennials + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/biennial/pluriennial	1
a (annual) - b (biennial) - h (pluriennial-hapaxanthic)	annuals + perennials + winter annuals	annual/biennial/pluriennial	1
a (annual)	annuals + perennials + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennial	1

p (pluriennal-pollakanthic)	annuals + poly-annuals > 50 years (long-lived perennials)	annual/pluriennal	1
a (annual)	annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennal/pluriennal	16
a (annual) - b (biennal)	annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennal/pluriennal	4
a (annual) - b (biennal) - p (pluriennal-pollakanthic)	annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennal/pluriennal	1
b (biennal)	annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennal/pluriennal	3
b (biennal) - h (pluriennal-hapaxanthic)	annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennal/pluriennal	1
a (annual)	annuals + summer annuals	annual	34
a (annual)	annuals + summer annuals + poly-annuals > 50 years (long-lived perennials)	annual/pluriennal	1
a (annual)	annuals + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennal/pluriennal	10
a (annual) - b (biennal)	annuals + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennal/pluriennal	2
a (annual)	annuals + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/biennal/pluriennal	1
a (annual)	annuals + summer annuals + winter annuals	annual	5
a (annual)	annuals + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennal/pluriennal	18
a (annual) - b (biennal)	annuals + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennal/pluriennal	1
a (annual)	annuals + summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/biennal/pluriennal	1
a (annual)	annuals + winter annuals	annual	2
a (annual)	annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennal/pluriennal	11
a (annual) - b (biennal)	annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennal/pluriennal	2
a (annual)	perennials	annual/pluriennal	2
a (annual) - p (pluriennal-pollakanthic)	perennials	annual/pluriennal	2
b (biennal) - p (pluriennal-pollakanthic)	perennials	biennal/pluriennal	1
h (pluriennal-hapaxanthic)	perennials	pluriennal	1
p (pluriennal-pollakanthic)	perennials	pluriennal	396
p (pluriennal-pollakanthic)	perennials + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	pluriennal	28
p (pluriennal-pollakanthic)	perennials + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials) + poly-annuals > 50 years (long-lived perennials)	pluriennal	1
p (pluriennal-pollakanthic)	perennials + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials) + poly-annuals > 50 years (long-lived perennials) + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	pluriennal	3
p (pluriennal-pollakanthic)	perennials + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials) + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	pluriennal	26
p (pluriennal-pollakanthic)	perennials + poly-annuals > 50 years (long-lived perennials)	pluriennal	11
p (pluriennal-pollakanthic)	perennials + poly-annuals > 50 years (long-lived perennials) + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	pluriennal	2
a (annual)	perennials + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/pluriennal	1
a (annual) - p (pluriennal-pollakanthic)	perennials + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/pluriennal	2
p (pluriennal-pollakanthic)	perennials + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	pluriennal	84
a (annual)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennal/pluriennal	1
b (biennal) - h (pluriennal-hapaxanthic)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennal/pluriennal	3
b (biennal) - h (pluriennal-hapaxanthic) - p (pluriennal-pollakanthic)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennal/pluriennal	1
b (biennal) - p (pluriennal-pollakanthic)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennal/pluriennal	3
p (pluriennal-pollakanthic)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennal/pluriennal	4
b (biennal)	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennal/pluriennal	2

pollakanthic)			
p (pluriennal-pollakanthic)	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennial/pluriennal	1
a (annual) - b (biennal) - h (pluriennal-hapaxanthic)	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/biennial/pluriennal	1
b (biennal) - h (pluriennal-hapaxanthic)	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	biennial/pluriennal	1
p (pluriennal-pollakanthic)	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	biennial/pluriennal	1
a (annual)	summer annuals	annual	65
a (annual) - b (biennal) - p (pluriennal-pollakanthic)	summer annuals	annual/biennial/pluriennal	1
a (annual) - p (pluriennal-pollakanthic)	summer annuals	annual/pluriennal	1
p (pluriennal-pollakanthic)	summer annuals	annual/pluriennal	1
a (annual)	summer annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/pluriennal	1
a (annual) - p (pluriennal-pollakanthic)	summer annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/pluriennal	1
a (annual)	summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennal	9
a (annual) - b (biennal)	summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennal	1
a (annual) - b (biennal) - h (pluriennal-hapaxanthic)	summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennal	1
b (biennal)	summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennal	1
b (biennal) - p (pluriennal-pollakanthic)	summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennal	2
a (annual) - p (pluriennal-pollakanthic)	summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/biennial/pluriennal	1
a (annual)	summer annuals + winter annuals	annual	19
a (annual) - b (biennal)	summer annuals + winter annuals	annual/biennial	1
a (annual) - p (pluriennal-pollakanthic)	summer annuals + winter annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/pluriennal	1
a (annual)	summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennal	4
a (annual) - b (biennal)	summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennal	1
a (annual) - b (biennal)	summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	annual/biennial/pluriennal	1
a (annual)	winter annuals	annual	6
a (annual) - b (biennal)	winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial	1
a (annual) - p (pluriennal-pollakanthic)	winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennal	1
b (biennal)	winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennal	1
NA	annuals	annual	5
NA	annuals + summer annuals	annual	3
NA	perennials	pluriennal	57
NA	perennials + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennial/pluriennal	1
NA	perennials + summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	annual/biennial/pluriennal	1
NA	poly-annuals 5-50 years (medium-lived perennials)	pluriennal	3
NA	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	biennial/pluriennal	1
NA	strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals + poly-annuals < 5 years (short-lived perennials)	biennial/pluriennal	1
NA	summer annuals	annual	26
NA	summer annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennal	6
NA	summer annuals + winter annuals	annual	1
NA	summer annuals + winter annuals + strict monocarpic bi-annuals and poly-annuals	annual/biennial/pluriennal	1
NA	winter annuals	annual	1
a (annual)	NA	annual	72
a (annual) - b (biennal)	NA	annual/biennial	7
a (annual) - b (biennal) - h (pluriennal-hapaxanthic)	NA	annual/biennial/pluriennal	1
a (annual) - p (pluriennal-pollakanthic)	NA	annual/pluriennal	4
b (biennal)	NA	biennial	10
b (biennal) - h (pluriennal-	NA	biennial/pluriennal	2

hapaxanthic)			
b (biennial) - p (pluriennial-pollakanthic)	NA	biennial/pluriennial	3
h (pluriennial-hapaxanthic) - p (pluriennial-pollakanthic)	NA	pluriennial	1
p (pluriennial-pollakanthic)	NA	pluriennial	284
p (pluriennial-pollakanthic) - p (pluriennial-pollakanthic)	NA	pluriennial	1
NA	NA	NA	917

Supplementary Table 3. Procedure used to combine pollen vector information from CATMINAT, Ecoflora and Bioflor traitbases.

Pollen vector (CATMINAT database)	Pollen vector (ECOFLORA database)	Pollen vector (BIOLFLO database)	Species pollinator dependence (% of entomogam information)
insect	insect	ge (geitonogamy) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	100.00
insect, apogamy	insect	ge (geitonogamy) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	75.00
insect, self	insect	ge (geitonogamy) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	75.00
insect	insect	ge (geitonogamy) [possible] - in (insects) [the rule]	100.00
insect, self	insect	ge (geitonogamy) [possible] - in (insects) [the rule]	75.00
insect	insect	ge (geitonogamy) [rare] - in (insects) [the rule]	100.00
insect	insect	in (insects) [always]	100.00
insect, self	insect	in (insects) [always]	75.00
wind	insect	in (insects) [always]	66.67
insect	insect;insect	in (insects) [always]	100.00
insect	insects	in (insects) [always]	100.00
insect, self	none	in (insects) [always]	50.00
apogamy	insect	in (insects) [the rule]	66.67
insect	insect	in (insects) [the rule]	100.00
insect, self	insect	in (insects) [the rule]	75.00
self	insect	in (insects) [the rule]	66.67
wind	insect	in (insects) [the rule]	66.67
insect	insect;insect	in (insects) [the rule]	100.00
insect, self	insect;insect	in (insects) [the rule]	75.00
insect	insect;wind	in (insects) [the rule]	75.00
wind	insect;wind	in (insects) [the rule]	50.00
insect	insect	in (insects) [unknown]	100.00
insect	insect	kl (cleistogamy) [often] - in (insects) [the rule]	100.00
insect, self	insect	kl (cleistogamy) [often] - in (insects) [the rule]	75.00
insect	insect	kl (cleistogamy) [rare] - in (insects) [always]	100.00
insect, self	insect	kl (cleistogamy) [rare] - in (insects) [the rule]	75.00
insect	insect	pk (pseudocleistogamy) [possible] - in (insects) [the rule]	100.00
insect	selfed	se (selfing) [always]	33.33
insect	insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [always]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [always]	60.00
insect, self	insect;selfed	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [often]	50.00
insect, self	insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [possible]	60.00
insect	insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [rare]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [rare]	60.00
apogamy	insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	50.00
insect	insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	60.00
insect, self	insect;insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	60.00
insect	insect;selfed	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	60.00
insect, self	insect;selfed	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	50.00
insect, self	insects	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	60.00
insect, self	selfed	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	40.00
insect	selfed;insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	60.00
insect, self	selfed;insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	50.00

insect, self	insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule] - sn (slug) [possible]	50.00
insect, self	insect;selfed	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule] - sn (slug) [possible]	42.86
insect	insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - kl (cleistogamy) [often] - in (insects) [the rule]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - kl (cleistogamy) [often] - in (insects) [the rule]	60.00
insect, self	insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - pk (pseudocleistogamy) [possible] - in (insects) [the rule]	60.00
insect	insect	se (selfing) [never] - in (insects) [the rule]	100.00
insect	insect	se (selfing) [often] - ge (geitonogamy) [possible] - in (insects) [possible]	75.00
insect	insect	se (selfing) [often] - ge (geitonogamy) [possible] - in (insects) [rare]	75.00
insect	insect	se (selfing) [often] - ge (geitonogamy) [possible] - in (insects) [the rule]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [often] - in (insects) [often]	60.00
insect	insect;selfed	se (selfing) [often] - in (insects) [often]	60.00
insect, self	insect;selfed	se (selfing) [often] - in (insects) [often]	50.00
insect	insect	se (selfing) [often] - in (insects) [possible]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [often] - in (insects) [possible]	60.00
insect	insect	se (selfing) [often] - in (insects) [rare]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [often] - in (insects) [rare]	60.00
insect	insect	se (selfing) [often] - in (insects) [the rule]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [often] - in (insects) [the rule]	60.00
insect	insect;insect	se (selfing) [often] - in (insects) [the rule]	75.00
self	selfed	se (selfing) [often] - in (insects) [the rule]	25.00
insect, self	selfed;insect	se (selfing) [often] - in (insects) [the rule]	50.00
insect, self	insect	se (selfing) [often] - in (insects) [unknown]	60.00
insect, self	insect;insect	se (selfing) [often] - in (insects) [unknown]	60.00
insect, self	insect	se (selfing) [often] - kl (cleistogamy) [possible] - in (insects) [possible]	60.00
insect, self	insect;selfed	se (selfing) [often] - kl (cleistogamy) [the rule] - in (insects) [rare]	50.00
insect	selfed	se (selfing) [often] - pk (pseudocleistogamy) [possible] - kl (cleistogamy) [the rule] - in (insects) [rare]	50.00
wind	wind	se (selfing) [possible] - ge (geitonogamy) [the rule]	0.00
insect	insect	se (selfing) [possible] - in (insects) [always]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [possible] - in (insects) [always]	60.00
self, insect	insect	se (selfing) [possible] - in (insects) [often] - sn (slug) [rare]	50.00
insect	insect	se (selfing) [possible] - in (insects) [the rule]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [possible] - in (insects) [the rule]	60.00
insect	insect;insect	se (selfing) [possible] - in (insects) [the rule]	75.00
insect	insect;selfed	se (selfing) [possible] - in (insects) [the rule]	60.00
self	insect;selfed	se (selfing) [possible] - in (insects) [the rule]	40.00
insect, self	insect	se (selfing) [possible] - in (insects) [the rule] - sn (slug) [rare]	50.00
insect	insect	se (selfing) [possible] - in (insects) [unknown]	75.00
self	selfed	se (selfing) [possible] - kl (cleistogamy) [the rule] - in (insects) [rare]	25.00
insect	insect	se (selfing) [rare] - in (insects) [always]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [rare] - in (insects) [always]	60.00
insect	insect	se (selfing) [rare] - in (insects) [the rule]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [rare] - in (insects) [the rule]	60.00
insect	insects	se (selfing) [rare] - in (insects) [the rule]	75.00
insect	insect	se (selfing) [rare] - kl (cleistogamy) [possible] - in (insects) [the rule]	75.00
insect	insect	se (selfing) [rare] - pk (pseudocleistogamy) [possible] - in (insects) [the rule]	75.00
insect	insect	se (selfing) [the rule]	66.67
insect, self	insect	se (selfing) [the rule]	50.00
self	insect	se (selfing) [the rule]	33.33
self	insect;selfed	se (selfing) [the rule]	25.00
insect	selfed	se (selfing) [the rule]	33.33
insect, self	selfed	se (selfing) [the rule]	25.00
self	selfed	se (selfing) [the rule]	0.00

wind	wind	se (selfing) [the rule]	0.00
self	selfed	se (selfing) [the rule] - ge (geitonogamy) [at failure of outcrossing] - in (insects) [rare]	25.00
insect	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [often]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [often]	60.00
insect	selfed	se (selfing) [the rule] - in (insects) [often]	50.00
insect	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [possible]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [possible]	60.00
self	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [possible]	50.00
insect, self	insect;selfed	se (selfing) [the rule] - in (insects) [possible]	50.00
insect	selfed	se (selfing) [the rule] - in (insects) [possible]	50.00
insect, self	selfed	se (selfing) [the rule] - in (insects) [possible]	40.00
self	selfed	se (selfing) [the rule] - in (insects) [possible]	25.00
insect, self	selfed;insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [possible]	50.00
insect	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	60.00
self	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	50.00
insect, self	insect;selfed	se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	50.00
self	none	se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	25.00
insect, self	selfed	se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	40.00
self	selfed	se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	25.00
insect	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [the rule]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [the rule]	60.00
self	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [the rule]	50.00
insect	selfed;selfed;insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [the rule]	60.00
apogamy	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [unknown]	50.00
insect	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [unknown]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [unknown]	60.00
insect, self	insect	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [often] - in (insects) [rare]	60.00
insect, self	insect	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [possible] - in (insects) [always]	60.00
insect	insect	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [possible] - in (insects) [possible]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [possible] - in (insects) [possible]	60.00
self	selfed	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [possible] - in (insects) [rare]	25.00
insect, self	insect	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [rare] - in (insects) [rare]	60.00
insect	selfed	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [the rule]	33.33
wind	wind	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [the rule]	0.00
insect, self	insect	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [the rule] - in (insects) [rare]	60.00
insect, self	insect	se (selfing) [the rule] - pk (pseudocleistogamy) [often] - kl (cleistogamy) [often]	50.00
insect	insect	se (selfing) [the rule] - pk (pseudocleistogamy) [possible] - in (insects) [possible]	75.00
self	insect	se (selfing) [the rule] - pk (pseudocleistogamy) [possible] - in (insects) [possible]	50.00
insect, self	insect	se (selfing) [the rule] - pk (pseudocleistogamy) [possible] - in (insects) [rare]	60.00
insect, self	insect;selfed	se (selfing) [the rule] - pk (pseudocleistogamy) [possible] - in (insects) [the rule]	50.00
insect, self	selfed	se (selfing) [the rule] - pk (pseudocleistogamy) [possible] - kl (cleistogamy) [possible]	25.00
insect	insect	se (selfing) [unknown] - in (insects) [possible]	75.00
apogamy	insect	se (selfing) [unknown] - in (insects) [unknown]	50.00
insect	insect	se (selfing) [unknown] - in (insects) [unknown]	75.00
insect, self	insect	se (selfing) [unknown] - in (insects) [unknown]	60.00
apogamy	none	se (selfing) [unknown] - in (insects) [unknown]	25.00
water	water	wa (water) [always] - se (selfing) [the rule]	0.00
self	wind	wi (wind) [always]	0.00
wind	wind	wi (wind) [always]	0.00
wind	wind;insect	wi (wind) [always]	25.00
wind	wind;wind	wi (wind) [always]	0.00
wind	wind	wi (wind) [always] - in (insects) [possible]	25.00

wind	wind	wi (wind) [always] - in (insects) [rare]	25.00
self	wind;selfed	wi (wind) [always] - in (insects) [rare]	20.00
insect, wind	insect	wi (wind) [always] - in (insects) [the rule]	60.00
insect	wind	wi (wind) [always] - se (selfing) [at failure of outcrossing]	25.00
wind, self	wind	wi (wind) [always] - se (selfing) [rare]	0.00
wind	wind;insect	wi (wind) [always] - se (selfing) [rare]	20.00
wind	wind	wi (wind) [always] - se (selfing) [the rule]	0.00
wind	wind	wi (wind) [often] - se (selfing) [often]	0.00
wind	wind	wi (wind) [often] - se (selfing) [often] - in (insects) [rare]	20.00
wind	wind	wi (wind) [often] - se (selfing) [the rule] - pk (pseudocleistogamy) [possible]	0.00
insect	insect	wi (wind) [possible] - in (insects) [always]	75.00
insect	insect	wi (wind) [possible] - in (insects) [the rule]	75.00
wind	insect	wi (wind) [possible] - in (insects) [the rule]	50.00
insect, self	selfed;insect	wi (wind) [possible] - se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	42.86
insect, self	insect	wi (wind) [possible] - se (selfing) [rare] - ge (geitonogamy) [possible] - in (insects) [the rule]	50.00
insect, self	insect	wi (wind) [possible] - se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	50.00
wind, self	wind	wi (wind) [possible] - se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [the rule]	0.00
water	insect	wi (wind) [possible] - wa (water) [possible] - se (selfing) [possible] - in (insects) [possible] - sn (slug) [possible]	28.57
insect	insect	wi (wind) [rare] - in (insects) [the rule]	75.00
wind	insect	wi (wind) [rare] - in (insects) [the rule]	50.00
insect	wind;insect;wind;insect	wi (wind) [rare] - in (insects) [the rule]	60.00
self	selfed	wi (wind) [rare] - kl (cleistogamy) [the rule]	0.00
self	wind	wi (wind) [rare] - kl (cleistogamy) [the rule]	0.00
wind, self	wind	wi (wind) [rare] - kl (cleistogamy) [the rule]	0.00
wind	wind	wi (wind) [rare] - se (selfing) [often] - kl (cleistogamy) [possible]	0.00
wind	wind;insect	wi (wind) [rare] - se (selfing) [rare] - in (insects) [the rule]	33.33
wind	wind	wi (wind) [rare] - se (selfing) [the rule]	0.00
wind, self	wind	wi (wind) [rare] - se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [rare]	0.00
self	insect;wind	wi (wind) [rare] - se (selfing) [the rule] - pk (pseudocleistogamy) [possible] - kl (cleistogamy) [the rule] - in (insects) [rare]	33.33
insect	insect;wind	wi (wind) [the rule]	50.00
insect, wind	wind	wi (wind) [the rule]	25.00
self	wind	wi (wind) [the rule]	0.00
wind	wind	wi (wind) [the rule]	0.00
insect, wind	wind	wi (wind) [the rule] - ge (geitonogamy) [possible] - in (insects) [rare]	40.00
insect, wind	insect;wind	wi (wind) [the rule] - in (insects) [possible]	50.00
wind	wind	wi (wind) [the rule] - in (insects) [possible]	25.00
wind	insect	wi (wind) [the rule] - in (insects) [rare]	50.00
wind	wind	wi (wind) [the rule] - in (insects) [rare]	25.00
wind	wind;insect	wi (wind) [the rule] - in (insects) [rare]	40.00
self	selfed	wi (wind) [the rule] - kl (cleistogamy) [the rule]	0.00
wind	wind	wi (wind) [the rule] - kl (cleistogamy) [the rule]	0.00
wind	wind	wi (wind) [the rule] - kl (cleistogamy) [unknown]	0.00
insect, self	wind;insect	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [never] - in (insects) [rare]	42.86
wind	wind	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [often]	0.00
wind	wind;wind;wind	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [often]	0.00
wind	wind	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [often] - in (insects) [possible]	20.00
wind	wind	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [often] - kl (cleistogamy) [possible]	0.00
wind	insect;wind	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [often] - kl (cleistogamy) [possible] - in (insects) [rare]	33.33
wind	wind	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [possible]	0.00
wind	insect;wind	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [possible] - in (insects) [rare]	33.33
wind	wind;insect	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [rare]	20.00
wind	wind;wind	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [rare] - in (insects) [rare]	20.00
self	insect	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [the rule]	25.00
wind	wind	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [the rule]	0.00
wind	wind	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [the rule] - ge (geitonogamy) [at failure of outcrossing]	0.00

insect, self	insect	wi (wind) [unknown] - in (insects) [unknown]	60.00
insect, wind	insect;wind	wi (wind) [unknown] - in (insects) [unknown]	50.00
wind, self	selfed	wi (wind) [unknown] - se (selfing) [often]	0.00
insect	insect	wi (wind) [unknown] - se (selfing) [rare] - in (insects) [the rule]	60.00
insect	NA	ge (geitonogamy) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	100.00
insect, self	NA	ge (geitonogamy) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	66.67
insect, wind	NA	ge (geitonogamy) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	66.67
insect	NA	ge (geitonogamy) [often] - in (insects) [the rule]	100.00
insect	NA	ge (geitonogamy) [possible] - in (insects) [the rule]	100.00
insect, self	NA	ge (geitonogamy) [possible] - in (insects) [the rule]	66.67
insect, self	NA	ge (geitonogamy) [the rule] - in (insects) [possible]	66.67
apogamy	NA	in (insects) [always]	50.00
insect	NA	in (insects) [always]	100.00
insect, self	NA	in (insects) [always]	66.67
wind	NA	in (insects) [always]	50.00
insect	NA	in (insects) [the rule]	100.00
insect, self	NA	in (insects) [the rule]	66.67
wind	NA	in (insects) [the rule]	50.00
insect	NA	in (insects) [unknown]	100.00
insect	NA	kl (cleistogamy) [often] - in (insects) [the rule]	100.00
insect, self	NA	kl (cleistogamy) [often] - in (insects) [the rule]	66.67
insect, self	NA	se (selfing) [at failure of outcrossing] - ge (geitonogamy) [the rule] - in (insects) [the rule]	50.00
insect	NA	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [always]	66.67
insect	NA	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	66.67
insect, self	NA	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	50.00
insect	NA	se (selfing) [often] - in (insects) [often]	66.67
insect	NA	se (selfing) [often] - in (insects) [the rule]	66.67
insect, self	NA	se (selfing) [often] - in (insects) [the rule]	50.00
insect	NA	se (selfing) [often] - in (insects) [unknown]	66.67
wind	NA	se (selfing) [often] - in (insects) [unknown]	33.33
insect	NA	se (selfing) [possible] - in (insects) [often]	66.67
insect	NA	se (selfing) [possible] - in (insects) [the rule]	66.67
insect, self	NA	se (selfing) [possible] - in (insects) [the rule]	50.00
insect	NA	se (selfing) [possible] - in (insects) [the rule] - sn (slug) [possible]	50.00
insect, self	NA	se (selfing) [possible] - kl (cleistogamy) [often] - in (insects) [the rule]	50.00
apogamy	NA	se (selfing) [rare] - in (insects) [the rule]	33.33
insect	NA	se (selfing) [rare] - in (insects) [the rule]	66.67
insect	NA	se (selfing) [the rule]	50.00
insect, self	NA	se (selfing) [the rule]	33.33
self	NA	se (selfing) [the rule]	0.00
water	NA	se (selfing) [the rule]	0.00
wind	NA	se (selfing) [the rule]	0.00
insect, self	NA	se (selfing) [the rule] - ge (geitonogamy) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	50.00
insect, self	NA	se (selfing) [the rule] - in (insects) [always]	50.00
insect	NA	se (selfing) [the rule] - in (insects) [possible]	66.67
insect	NA	se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	66.67
insect, self	NA	se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	50.00
self	NA	se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	33.33
insect	NA	se (selfing) [the rule] - in (insects) [the rule]	66.67
insect	NA	se (selfing) [the rule] - in (insects) [unknown]	66.67
wind	NA	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [the rule]	0.00
insect	NA	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [the rule] - in (insects) [possible]	66.67
insect	NA	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [the rule] - in (insects) [rare]	66.67
wind	NA	se (selfing) [the rule] - pk (pseudocleistogamy) [possible]	0.00
insect	NA	se (selfing) [unknown] - in (insects) [the rule]	66.67
apogamy	NA	se (selfing) [unknown] - in (insects) [unknown]	33.33
insect	NA	se (selfing) [unknown] - in (insects) [unknown]	66.67

Chapitre V – Relations plantes-pollinisateurs

insect, self	NA	se (selfing) [unknown] - in (insects) [unknown]	50.00
insect	NA	wi (wind) [always]	50.00
wind	NA	wi (wind) [always]	0.00
wind	NA	wi (wind) [often] - se (selfing) [often] - kl (cleistogamy) [the rule]	0.00
wind	NA	wi (wind) [possible] - se (selfing) [often] - in (insects) [rare]	25.00
wind	NA	wi (wind) [possible] - se (selfing) [often] - kl (cleistogamy) [often]	0.00
wind	NA	wi (wind) [possible] - se (selfing) [the rule]	0.00
wind	NA	wi (wind) [possible] - se (selfing) [the rule] - pk (pseudocleistogamy) [possible]	0.00
wind	NA	wi (wind) [rare] - se (selfing) [the rule]	0.00
insect	NA	wi (wind) [rare] - se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	50.00
wind	NA	wi (wind) [rare] - se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [the rule]	0.00
insect	NA	wi (wind) [the rule]	50.00
wind	NA	wi (wind) [the rule]	0.00
self, insect	NA	wi (wind) [the rule] - in (insects) [possible]	50.00
wind	NA	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [at failure of outcrossing]	0.00
wind	NA	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [possible] - ge (geitonogamy) [possible] - in (insects) [rare]	25.00
wind	NA	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	25.00
apogamy	insect	NA	50.00
apogamy	none	NA	0.00
insect	insect	NA	100.00
insect	insects	NA	100.00
insect, self	insect	NA	66.67
insect, self	selfed	NA	33.33
self	selfed	NA	0.00
self	wind	NA	0.00
wind	selfed	NA	0.00
wind	wind	NA	0.00
NA	insect	in (insects) [always]	100.00
NA	selfed;insect	in (insects) [always]	66.67
NA	insect	in (insects) [the rule]	100.00
NA	insect	kl (cleistogamy) [often] - in (insects) [the rule]	100.00
NA	insect	kl (cleistogamy) [unknown] - in (insects) [unknown]	100.00
NA	selfed	pk (pseudocleistogamy) [the rule]	0.00
NA	insect	se (selfing) [always] - in (insects) [rare]	66.67
NA	insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [rare]	66.67
NA	insect	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	66.67
NA	insect	se (selfing) [often] - in (insects) [often]	66.67
NA	insect	se (selfing) [often] - in (insects) [rare]	66.67
NA	insect	se (selfing) [possible] - in (insects) [possible]	66.67
NA	insect	se (selfing) [possible] - in (insects) [the rule]	66.67
NA	insect	se (selfing) [rare] - in (insects) [the rule]	66.67
NA	selfed	se (selfing) [the rule]	0.00
NA	selfed;insect	se (selfing) [the rule]	33.33
NA	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [possible]	66.67
NA	selfed	se (selfing) [the rule] - in (insects) [possible]	33.33
NA	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	66.67
NA	selfed	se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	33.33
NA	insect	se (selfing) [the rule] - in (insects) [the rule]	66.67
NA	selfed	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [possible]	0.00
NA	insect	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [rare] - in (insects) [the rule]	66.67
NA	selfed	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [the rule]	0.00
NA	insect	se (selfing) [the rule] - pk (pseudocleistogamy) [possible] - in (insects) [possible]	66.67
NA	insect	se (selfing) [unknown] - in (insects) [unknown]	66.67
NA	wind	wi (wind) [always]	0.00
NA	wind	wi (wind) [always] - se (selfing) [the rule]	0.00
NA	insect	wi (wind) [possible] - se (selfing) [possible] - in (insects) [the rule]	50.00
NA	wind	wi (wind) [possible] - se (selfing) [the rule]	0.00
NA	wind	wi (wind) [rare] - se (selfing) [the rule]	0.00
NA	wind	wi (wind) [the rule]	0.00
NA	wind	wi (wind) [the rule] - in (insects) [possible]	33.33
NA	wind;insect	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [rare] - in (insects) [possible]	40.00

Chapitre V – Relations plantes-pollinisateurs

NA	wind;insect	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [rare] - in (insects) [rare]	40.00
NA	wind;insect	wi (wind) [the rule] - se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	40.00
NA	wind	wi (wind) [the rule] - wi (wind) [the rule]	0.00
NA	insect	wi (wind) [unknown] - se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	50.00
apogamy	NA	NA	0.00
insect	NA	NA	100.00
insect, self	NA	NA	50.00
self	NA	NA	0.00
water	NA	NA	0.00
wind	NA	NA	0.00
NA	insect	NA	100.00
NA	selfed	NA	0.00
NA	wind	NA	0.00
NA	NA	ge (geitonogamy) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	100.00
NA	NA	ge (geitonogamy) [possible] - in (insects) [the rule]	100.00
NA	NA	in (insects) [always]	100.00
NA	NA	in (insects) [the rule]	100.00
NA	NA	se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	50.00
NA	NA	se (selfing) [never] - in (insects) [always]	100.00
NA	NA	se (selfing) [never] - in (insects) [the rule]	100.00
NA	NA	se (selfing) [possible] - in (insects) [the rule]	50.00
NA	NA	se (selfing) [the rule]	0.00
NA	NA	se (selfing) [the rule] - ge (geitonogamy) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	50.00
NA	NA	se (selfing) [the rule] - in (insects) [possible]	50.00
NA	NA	se (selfing) [the rule] - in (insects) [rare]	50.00
NA	NA	se (selfing) [the rule] - kl (cleistogamy) [possible] - in (insects) [rare]	50.00
NA	NA	se (selfing) [unknown] - in (insects) [unknown]	50.00
NA	NA	wi (wind) [always]	0.00
NA	NA	wi (wind) [always] - se (selfing) [the rule]	0.00
NA	NA	wi (wind) [rare] - se (selfing) [at failure of outcrossing] - in (insects) [the rule]	33.33
NA	NA	wi (wind) [the rule]	0.00
NA	NA	wi (wind) [the rule] - wa (water) [possible] - ge (geitonogamy) [the rule]	0.00
NA	NA	NA	NA

Article 4 : New indices for rapid assessment of pollination services based on crop yield data : France as a case study

Travail réalisé en collaboration avec Colin Fontaine et Francesco Accatino dans le cadre de l'Évaluation Française des Écosystèmes et des Services Écosystémiques en 2015/2016.

A. Contexte

La pollinisation augmente et stabilise les rendements de 75% des espèces végétales cultivées, représentant 35% de la production alimentaire mondiale. Bien que la pollinisation soit essentielle pour la productivité des cultures, son efficacité et sa stabilité temporelle varient largement entre les régions. À ce jour, il n'y a pas de méthode simple et rapide pour évaluer le service de pollinisation sur de grandes surfaces. Dans cette étude, nous avons cherché à développer une nouvelle méthode d'évaluation du service de pollinisation en milieu agricole par le calcul de deux indicateurs : un indicateur de l'efficacité et un indicateur de la stabilité du service de pollinisation.

B. Résultats majeurs

Cette étude introduit une nouvelle méthodologie d'évaluation rapide de l'efficacité et la stabilité du service de pollinisation quelle que soit l'échelle spatiale. Ces deux nouveaux indices du service de pollinisation, soit l'efficacité du service de pollinisation et sa stabilité, sont calculés à partir de données de rendements des cultures et de dépendance des cultures aux pollinisateurs à l'échelle nationale. Nous avons mis en évidence un gradient latitudinal de l'efficacité du service de pollinisation en France et nous avons déterminé les départements présentant un service de pollinisation limité et instable, principalement localisés dans le Nord de la France. L'efficacité du service de pollinisation est corrélée positivement à la qualité des habitats pour les pollinisateurs. La stabilité du service de pollinisation est corrélée négativement à l'intensité de l'agriculture. Ces deux indices permettent de cartographier le service de pollinisation pour la première fois en France.

C. Mots-clés

Efficacité du service de pollinisation, stabilité du service de pollinisation, Potentiel Relatif de Pollinisation, rendement des cultures, service écosystémique, intensité de l'agriculture.

New indices for rapid assessment of pollination services based on crop yield data: France as a case study

Gabrielle Martin^{1*}, Colin Fontaine¹, Francesco Accatino², Emmanuelle Porcher¹

Gabrielle Martin¹ gabrielle.martin@mnhn.fr, Colin Fontaine¹ colin.fontaine@mnhn.fr, Francesco Accatino² francesco.accatino@inra.fr, Emmanuelle Porcher¹ emmanuelle.porcher@mnhn.fr

¹Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum national d'Histoire naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne Université, Paris, France

²INRA UMR SADAPT - Team Concept, 75005 Paris, France.

*Corresponding author:

Gabrielle Martin

UMR 7204 – CESCO – CP 135

Muséum national d'Histoire naturelle

Département Homme et environnement,

43 rue Buffon, 75005 Paris, France

Tel: + 33 1 40 79 81 02 - mail: gabrielle.martin@mnhn.fr

Abstract

Local studies indicate that animal pollination is essential for crop productivity, but its effectiveness and temporal stability vary broadly across regions. However, there is no simple and rapid method to assess the pollination services over large areas. Here, we introduce two new indices to measure pollination services and its temporal stability in farmland, the Pollination Services Index and the index of Temporal Variation in Pollination Services, that only require readily available data, namely crop yield and crop pollinator dependence. The philosophy of these indices is to compare at a given site the standardized yield, or the temporal variation in yield, among crops that have different levels of dependence on animal pollinators for their production. We expect that where there is a shortage of pollinators, standardized crop yields should decrease, and temporal variation in crop yields should increase, with increasing dependence on pollinators. The Pollination Services Index in a given area is thus defined as the slope of the linear regression between standardized crop yield and crop pollinator dependence; the Temporal Variation in Pollination Services is defined as the slope of the linear regression between the inter-annual coefficient of variation of crop yield and crop pollinator dependence. We calculated these two indices in France, where we show extensive spatial variation in

the estimated pollination services. We further show that this variation in the Pollination Services Index is negatively correlated with the index of Temporal Variation in Pollination Services, and positively correlated with habitat quality for pollinators. At a spatial resolution of administrative departments (ca. 5800 km²), the results show that intensive farming is positively correlated with higher Temporal Variation in Pollination Services but is not significantly associated with the Pollination Services Index, probably due to multicollinearity issues. Despite some limitations that deserve further attention, these indices may constitute promising, cost-effective tools to highlight regions of pollination deficit over large areas.

Highlights

- We introduce indices for rapid assessment of pollination services over large areas.
- The two new indices only require data on crop yield and crop pollinator dependence.
- Pollination services correlates positively with habitat quality for pollinators.
- Pollination stability correlates negatively with intensive farming.
- The two indices are used to map pollination services for the first time in France.

Keywords: Pollination services; Pollination stability; Relative Pollination Potential; Crop yield; Ecosystem services; Intensive farming.

1. Introduction

There is strong evidence that wild (Biesmeijer et al., 2006) and managed (Potts et al., 2010; vanEngelsdorp et al., 2011) insect pollinators have declined in abundance and diversity over the past few decades in Europe and North America (Potts et al., 2016). The main recognized drivers of such a decline include land-use change and the resulting loss and fragmentation of semi-natural habitats, environmental pollution, due to e.g. pesticides, decreasing resource diversity and/or abundance, alien species, spread of pathogens and climate change (see Potts et al., 2016 for a synthesis). Decline in pollinators has raised much attention because animal pollination is essential for the persistence of wild plant communities (Aguilar et al., 2006; Ashman et al., 2004; Biesmeijer et al., 2006; Fontaine et al., 2005), and because it is considered an important ecosystem service (Millennium Ecosystem Assessment, 2005), defined by Daily (1997) as “the conditions and processes through which natural ecosystems, and the species that make them up, sustain and fulfill human life”. For example, the yield of ca. 75% of crop species representing 35% of global food production is improved by animal pollination (Klein et al., 2007). In Europe, the proportion of crop species (partially) dependent on pollinators reaches 84% (Williams, 1994).

The actual contribution of pollinators to crop yields is however known to vary through space and time depending on the abundance, composition or diversity of pollinator communities (Garibaldi et al., 2011b). Assessing the pollination services over large areas is crucial to quantify the provision of these services, to identify general spatial patterns, temporal trends and potential drivers of pollination services, as well as to inform land-management decisions and to achieve conservation objectives. Moreover, the assessment of the spatial distribution of the pollination services over large spatial extents has become a policy priority in the last years (see e.g. “Action 5” of the EU biodiversity strategy, European Commission, 2011). However, so far there is no simple means to evaluate this variation over large areas. Numerous local scale studies have demonstrated a positive effect of wild pollinator abundance or diversity on crop production and its temporal stability (Garibaldi et al., 2016, 2013, 2011b). Most of these field-scale studies use data-intensive experimental methods to collect detailed information on flower-visitor richness, visitation rates, and seed or fruit set, thereby providing precise estimates of the pollination services at a local scale. Although they are fundamental for an accurate measure of animal pollination, these methods cannot easily be used to assess the pollination services over larger areas, because they are expensive and extremely time-consuming. To our knowledge, a single, indirect measure of the pollination services exists at the European scale: Zulian et al. (2013) introduced the Relative Pollination Potential index, defined as the potential of ecosystems to support crop pollination by wild bees. The Relative Pollination Potential combines

literature and expert-assessed parameters on the ecology of wild bee species, with spatial information on resource availability for such pollinators (i.e., food and nesting sites). The Relative Pollination Potential decreases with the distance to semi-natural habitats (a proxy of the bee visitation rate) and increases with annual temperature (a proxy of wild bee activity). The mapping of this index shows an increase in pollination potential along a North-South gradient following the temperature gradient in Europe (Zulian et al., 2013). However, the indicator only uses a-priori and expert-based assumptions on wild bee ecology, it is not based on observations of pollinators or pollination, and has not been validated against data. For this reason, its interpretation as an indicator of the pollination service might be questionable.

In this study, we introduce and test two new indices based on the direct measure of crop yield, which, although influenced by numerous additional factors, is the measurable final output of pollination services. The general idea of these new indices is to quantify for different areas (i) the relative effectiveness in animal pollination, defined here as a quantitative measure of the amount of successful pollen deposition and (ii) the temporal instability in animal pollination. We call these two new indices (i) the Pollination Services Index and (ii) the Temporal Variation in Pollination Services, respectively. Our approach elaborates on that of Garibaldi et al. (2011a), who examined the correlations between (1) standardized crop yield or crop yield coefficient of variation and (2) crop pollinator dependence to demonstrate the impact of pollinator limitation on agricultural production at a global scale. Here, we show that this approach can be adapted to assess the spatial distribution of pollination services over large areas.

We used a dataset reporting the yield of 56 crops between 2000 and 2010, available at the spatial resolution of administrative departments in France and we combined it with information on crop pollinator dependence to produce maps of Pollination Services Index and index of Temporal Variation in Pollination Services. We calculate and examine the spatial patterns of these two indices over the French territory. We test their ecological relevance by examining their correlations with two known indicators of drivers of pollinator communities and activities: the Relative Pollination Potential (Zulian et al., 2013), an indicator based on habitat and climate suitability for wild bees; the High Nature Value index, an indicator of extensive agricultural practices. We discuss the potential limitations and biases of this new approach for the assessment of the pollination services. We conclude that our approach, which is easily transferable to other datasets, could be used to monitor spatial and temporal variation in the pollination services from local to regional scales, depending on availability and spatial resolution of crop yield data.

2. Materials and methods

Countless definitions of the pollination services exist (see e.g. Liss et al., 2013). In the following, pollination services are defined as the relative increase in crop yield resulting from pollen deposition by animal pollinators.

2.1. Crop dataset and pollinator dependence

Annual yields of 133 crops were retrieved from the *Service de la Statistique et de la Prospective* of the French ministry of agriculture (<http://aces.agriculture.gouv.fr/disar/faces/>) for each of the 95 administrative departments of France (mean area = 5770 km²), except Paris, and for the years 2000 to 2010. We selected 59 crops that produce fruits or seeds for direct human consumption, therefore excluding crops for which seeds are only used for breeding purposes or to grow vegetative parts for direct human use or for fodder. We also excluded greenhouse production. These crops were grown in a minimum of two departments (Avocados) and a maximum of 93 departments (Apples) between 2000 and 2010, with an average of 64 departments. The annual area grown with these crops varied between 8 ha (Avocados) and above 4 million ha (Bread wheat) with an average of 242,676 ha (see Appendix A Table A1 in Supplementary data for details). Following Klein et al. (2007), we classified crops on the basis of their level of pollinator dependence, defined as the percentage of yield reduction resulting from an absence of pollinators. The dependence categories were: none (0% yield reduction), little (<10% yield reduction), modest (10 to 39 % yield reduction), great (40 to 89% yield reduction), and essential (\geq 90% yield reduction). The level of pollinator dependence was unknown for three of 59 crop classes (Oleaginous, Proteaginous, Other oleaginous), which were excluded from the analysis. The levels of pollinator dependence contained between 5 (“essential”) and 21 (“none”) crops, representing respectively 20,000 ha and 9 million ha each year in France (Table 1; see Appendix A Table A1 in Supplementary data).

Table 1 Levels of pollinator dependence and spatial coverage of 56 crops in France between 2000 and 2010. “Average total area” is the total annual area sown with a given type of crop, averaged over the 11 years.

Median level of pollinator dependence (%)	Positive impact of animal pollination on production of crops	Number of departments	Mean number of departments	Average total area per year (ha)
0	No increase	21	95.0	9,753,839
5	Little	8	92.2	57,721
25	Modest	10	93.6	1,998,652
65	Great	12	93.1	129,423
95	Essential	5	84.8	21,488

2.2. Calculation of the Pollination Services and the Temporal Variation in Pollination Services indices

As a preliminary step common to both indices, we performed for each crop a linear regression of crop yield against years to account for annual yield increases due to genetic progress and improvement of agricultural practices. We then extracted the residual yields from the regression.

Pollination Services Index

For the Pollination Services Index, residual yields were standardized within each crop (i.e. z-transformed) across the 95 departments to allow comparisons among crops. For each crop, the z-transformed residual can be interpreted as the yield surplus or deficit in a department with respect to the national mean. For each department, we then performed a linear mixed-effects regression of standardized residual yields against the level of pollinator dependence to describe the relative change in yield along a pollinator dependence gradient (Fig. 1). The mixed-effect model also included a random effect of year, to account for non-independence of crop yield data within a year. We chose a linear regression over more flexible models because each crop pollinator dependence class is expected to be impacted by pollinator shortage in direct proportion to its pollinator dependence, by definition of the latter. We defined the Pollination Services Index as the slope of this linear regression. The use of z-transformed residuals has two important implications for the interpretation of the index.

First, our approach does not compare absolute yields, but instead the position of crop yields with respect to the national mean (for a given crop), across levels of pollinator dependence. In other words, a positive slope in a department indicates that the pollinator-dependent crops fare better than the national mean, while pollinator-independent crops have yield equivalent to, or below, the national mean (Fig. 1, Bouches-du-Rhône department). Hence in such department, pollination does not appear

as a major limitation for crop yield. In contrast, a negative slope in a department (e.g. Fig. 1, Eure department) tends to suggest that pollinator-dependent crops fare worse there than the national mean, while pollinator-independent crop yields are at or above the national mean. This could be interpreted as a sign of pollination deficit (but see next paragraph for a more careful interpretation).

Second, the z-transformation of the residual yields of each crop at the national level implies by definition that the distribution of z-transformed residual yields is centered on zero, with 95% of the distribution between -2 and 2 *for each crop*. Hence, when all z-transformed residual crop yields, from all departments, are plotted together against pollinator dependence (Fig. 1), the collection of points is centered on zero throughout the range of pollination dependence values. If pollination services are equally effective across the study area, i.e. with all departments experiencing the same levels of pollination, the yield of a given crop in a given department should not depend on the pollinator-dependence of the crop, but mostly on local environmental conditions and farming practices. As a result, the slope of the linear regression of z-transformed residual crop yields against pollinator dependence for a given department is expected to be zero on average, i.e. with small values that do not differ significantly more zero more often than 5% of the time. In contrast, when pollination services are variable through space, we expect frequent ($\gg 5\%$) significant positive and negative slopes for the linear regression between residual yields and pollinator dependence. Because the z-transformed residual crop yield dataset is constrained mostly between -2 and 2 throughout the whole range of pollinator dependence, by symmetry any positive slope in one department will be compensated by a negative slope in another department, and vice versa (Fig. 1). Hence the Pollination Services Index only provides a relative, not an absolute, indicator of pollination services. It ranks the study area from sub-areas (here departments) in which pollination is most limiting (departments with highly negative slopes) to sub-areas in which pollination is less limiting (departments with highly positive slopes). In the latter departments where pollination is less limiting, crop yield might still be pollinator-limited, but to a lesser extent than in other departments.

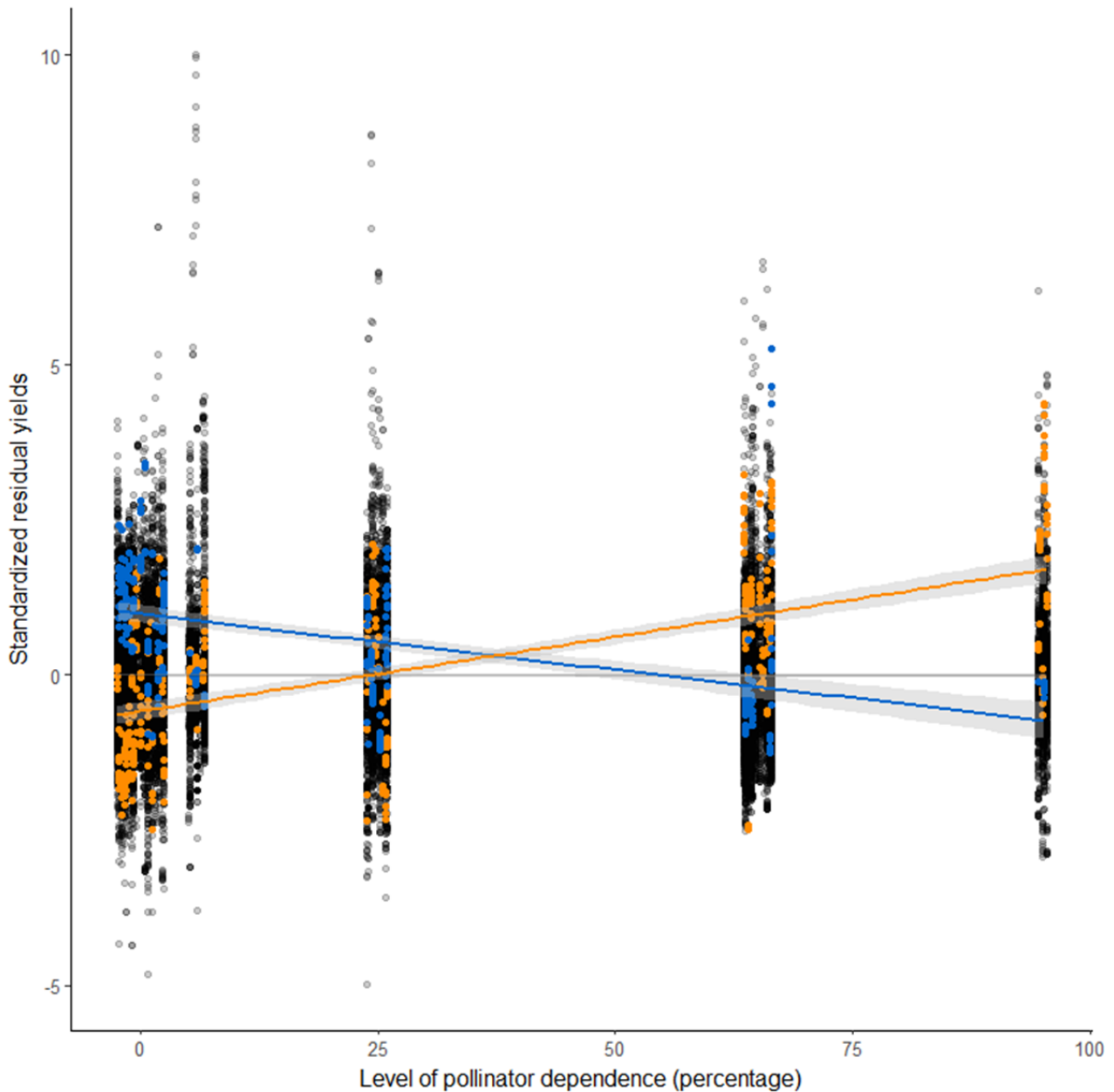


Fig. 1. Z-transformed residual crop yields as a function of crop pollinator dependence for the full dataset. Each point corresponds to a crop from a department. The colors highlight data from two examples of departments with extreme values of the Pollination Services Index: in orange, Bouches-du-Rhône, a department where residual yields are positively related with pollinator dependence (slope = 2.39 ± 0.16); in blue, Eure, a department where residual yields are negatively related with pollinator dependence (slope = -1.78 ± 0.19). The grey horizontal line is the regression over the full dataset (slope = 0). For sake of readability, the x-coordinate of each crop has been slightly shifted such that crops within a given class of pollinator dependence are not plotted on top of each other.

Temporal Variation in Pollination Services

For the Temporal Variation in Pollination Services, we also worked with residual yields obtained from

the linear regression against years, but we added the mean yield in 2005 (the median year for our dataset) to residual yields for each crop, to work with positive values only. We then calculated for each crop and department the coefficient of variation of these values, which provided a standardized measure of yield variation. We performed a linear regression of the coefficient of variation of residuals yields against level of pollinator dependence for each department. We retained the slope of the linear relationship between yield variability and crop pollinator dependence as the departmental index of Temporal Variation in Pollination Services. Positive relationships between yield variability and pollinator dependence in a department indicate temporal instability of the pollination services, i.e. the temporal variability of yield is larger for pollinator-dependent vs. pollinator-independent crops during the study period. In contrast, a slope of zero suggests comparable stability of the pollination services for pollinator-dependent and independent crops.

2.3. Correlations with the Relative Pollination Potential, another index of pollination services, and the High Nature Value index

We examined, using the Spearman's rank correlation coefficient, all the pairwise correlations between the Pollination Services Index, the Temporal Variation in Pollination Services, and the Relative Pollination Potential of Zulian et al. (2013). For each department, the Relative Pollination Potential is provided at a 100m x 100m pixel resolution; we calculated the average Relative Pollination Potential in agricultural areas as the mean over all farmland pixels of a department.

Both the Relative Pollination Potential and the Pollination Services Index exhibit a strong latitudinal gradient (see below). To examine the spatial patterns in both Pollination Services Index and Temporal Variation in Pollination Services, as well as their environmental correlates, while checking for biases due to the latitudinal gradient and particularly for a strong spatial autocorrelation in the data, we then used linear mixed models (Pinheiro and Bates, 2000). These models included three fixed explanatory variables that are likely to drive most of the latitudinal gradient, namely the Relative Pollination Potential (habitat availability), agricultural intensity and temperature (climate). We also included administrative regions ($n = 22$, i.e. administrative regions group about 4-5 neighboring administrative departments) as a random variable in the model, to further account for unidentified drivers of the latitudinal gradient. We then checked that the residuals of both models were spatially uncorrelated using Moran's Index with inverse-distance weighting.

We used the High Nature Value index (Andersen et al., 2004; Pointereau et al., 2010, 2007) to characterize agricultural intensity. The High Nature Value index is defined in areas where agriculture is a major land use. It aggregates three components at the municipality level (average area = 15 km²). The first component quantifies crop diversity and share of permanent grasslands, a proxy for the

rotation system and the diversity of agricultural landscape. The second component characterizes extensive farming practices, defined by low pesticide and mineral fertilizer inputs, as well as low irrigation; it includes permanent grasslands and annual crops but not permanent crops. The third component estimates semi-natural habitat availability in agricultural areas, via a combination of number of traditional fruit trees, length of hedges and wood edges and number of farm ponds. All these components are likely to influence habitat quality and availability for pollinators and we expect the High Nature Value index to be positively related with the Pollination Services Index and negatively related with the Temporal Variation in Pollination Services. In each department, we calculated the average High Nature Value across all municipalities weighted by their farmland area (Agreste, 2016), for each of the three components of the High Nature Value index. Because the three components are strongly correlated with one another, we performed a principal component analysis (PCA) on these three components. We retained the first axis of the PCA only, which represents 69% of all variance and can be interpreted as a South-North gradient of increasing agricultural intensity (see Appendix A Fig. A1 in Supplementary data).

We calculated the mean annual temperature, a variable with major influence on insect activity and their pollination potential (Corbet et al., 1993) and potentially contributing strongly to the latitudinal gradient in pollination. For each department, we collected daily mean temperature between 2000 and 2010 from the ENSEMBLES dataset (Haylock et al., 2008), using data from the nearest E-OBS station in France on a 0.25 degree grid.

All analyses were performed using R version 3.2.4 (R Development Core Team, 2008). Indices were calculated and mapped using R packages *ggplot2* version 2.1.0 (Wickham, 2009), *sp* version 1.2.2 (Bivand et al., 2013; Pebesma and Bivand, 2005), *maptools* version 0.8.39 (Bivand and Lewin-Koh, 2016), *classInt* version 0.1.23 (Bivand, 2015), *RColorBrewer* version 1.1.2 (Neuwirth, 2014), *maps* version 3.1.0 (Becker and Wilks, 2016), *rgdal* version 1.1.3 (Bivand et al., 2015), *rgeos* version 0.3.17 (Bivand and Rundel, 2016), *rje* version 1.9.0 (Evans, 2014), *gridExtra* version 2.3.0 (Auguie, 2017), *nlme* version 3.1-131.1 (Pinheiro et al., 2017), *geo* version 1.4-3 (Hoskuldur et al., 2015), *car* version 2.1-6 (Fox and Weisberg, 2011), *gstat* version 1.1-5 (Pebesma, 2004) and *ape* version 5.1 (Paradis et al., 2004). Climate data were extracted using the R package *climateExtract* (Schmucki, 2018), and *devtools* (Wickham and Chang, 2016).

3. Results

3.1. Latitudinal gradient in the pollination services

We found a strong latitudinal gradient in the Pollination Services Index, with higher values in southern vs. northern France (Spearman correlation with latitude $\rho = -0.64$, $n = 95$, $P < 0.001$). Overall, the Pollination Services Index, i.e. the slope of the linear regression between standardized mean yield and level of pollinator dependence, varied between -1.78 ± 0.19 and 2.39 ± 0.16 , with significant negative values in 38 departments, most of them in northern France, and significant positive values in 31 departments (Fig. 2a). Individual relationships between standardized mean yield and level of pollinator dependence for all departments are plotted in Appendix A Fig. A2 in Supplementary data.

3.2. Negative correlation between the pollination services and their temporal variation

We found a significant negative but weak correlation between the Pollination Services Index and the Temporal Variation in Pollination Services (Spearman's $\rho = -0.31$, $n = 95$, $P = 0.002$, Fig. 3a), i.e. departments with higher pollination services also tended to exhibit more stable pollination. The Temporal Variation in Pollination Services, i.e. the slope of the regression between yield variation and level of pollinator dependence, was significantly positive in 16 departments (Fig. 2b, and see Appendix A Fig. A3 in Supplementary data for individual relationships in each department). Such positive relationships suggest that in those departments an appreciable fraction of the temporal variability in the yield of pollinator-dependent crops is caused by temporal variation in pollinator availability or effectiveness. In 78 departments, the relationship was not significantly different from 0, indicating that pollinators do not appear to contribute much to yield temporal variation. The relationship between yield variability and level of pollinator dependence was significantly negative in a single department (Haute-Pyrénées). Departments with strong pollination instability tended to be located in northern France, as indicated by a weak latitudinal gradient (Spearman's $\rho = 0.19$, $n = 95$, $P = 0.059$) that was however not significant.

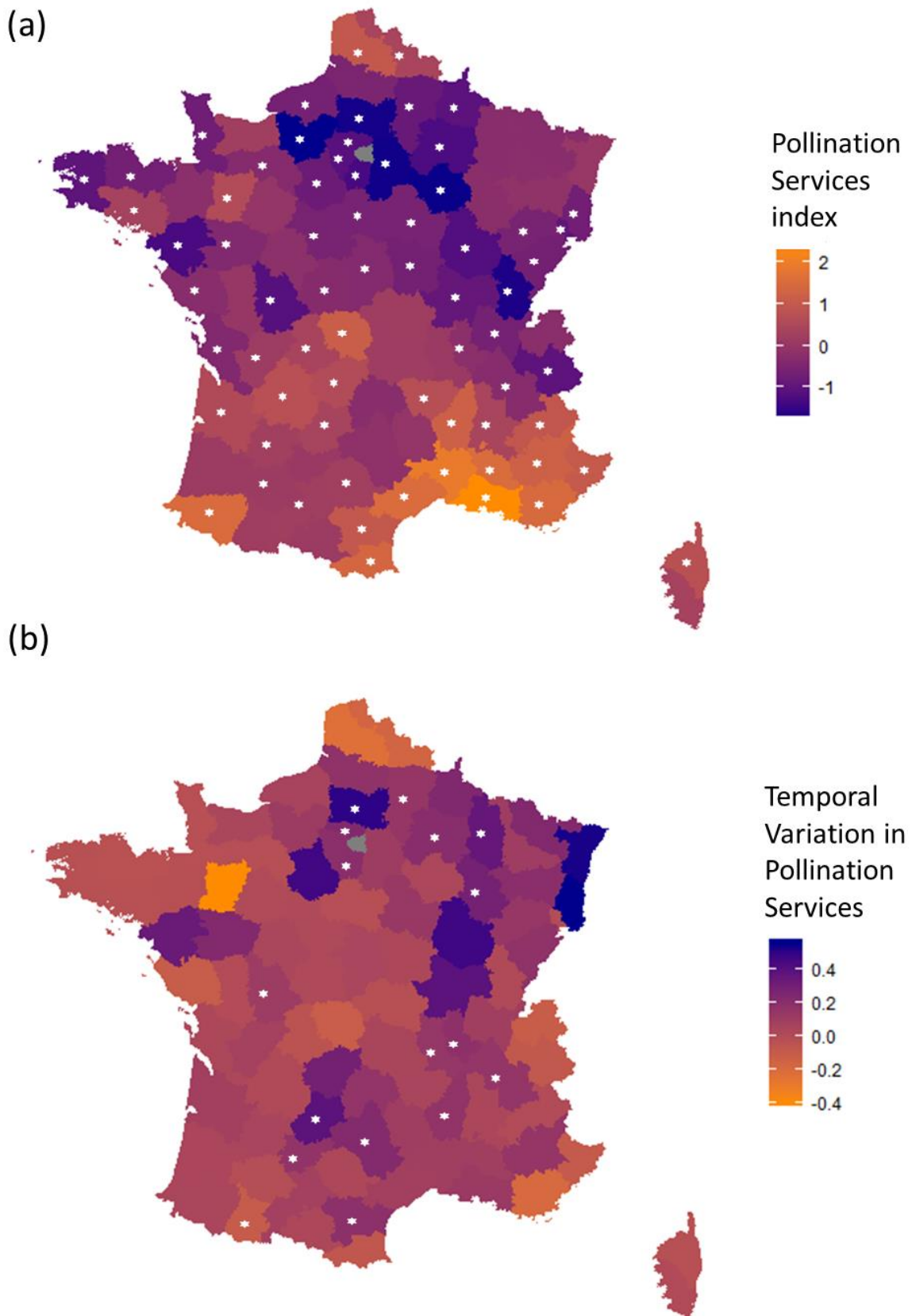


Fig. 2. Maps of the Pollination Services Index (a) and the Temporal Variation in Pollination Services (b) across France, at the spatial resolution of departments. Colors indicate the slope of the relationship between relative mean yield (a) or the coefficient of variation of the yield (b) and the level of crop

pollinator dependence. Stars indicate departments with a significant relationship.

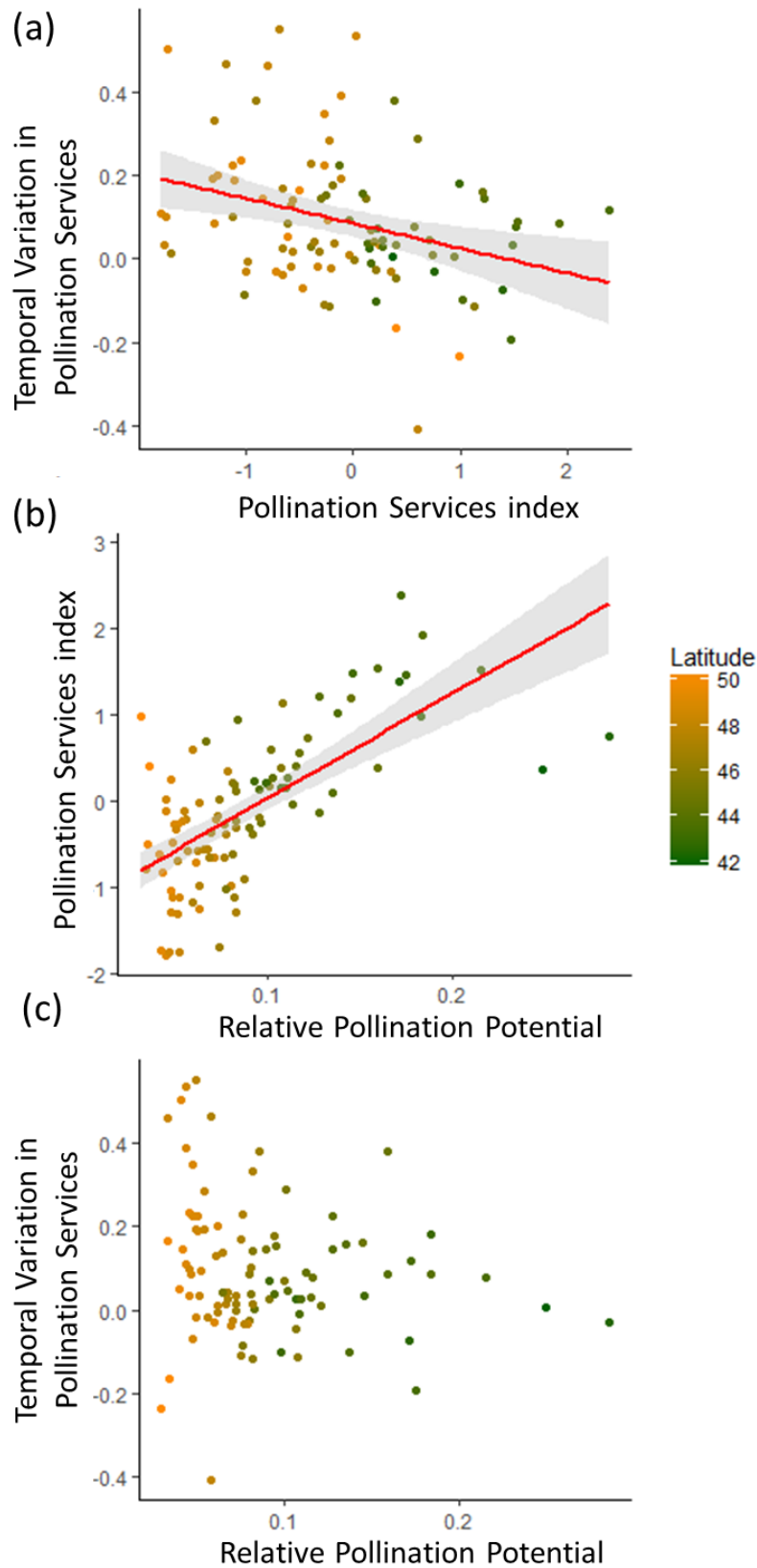


Fig. 3. Relationships among three pollination indices in France: (a) Pollination Services Index vs. Temporal Variation of Pollination Services; (b) Pollination Services Index vs. Relative Pollination

Potential; (c), Temporal Variation in Pollination Services vs. Relative Pollination Potential. Each point represents a department; colors indicate the latitude of the centroid of the department.

3.3. Relationships with the Relative Pollination Potential and the index of agricultural intensity

We found a strong positive correlation between our Pollination Services Index and the Relative Pollination Potential of Zulian et al. (2013), (Spearman's $\rho = 0.65$, $n = 95$, $P < 0.001$, Fig. 3b): both indices therefore appear to convey consistent information, and exhibit a strong latitudinal gradient with larger pollination potential and pollination services in southern France. In contrast, the Temporal Variation in Pollination Services and the Relative Pollination Potential were not significantly related at the national scale, although there was a tendency for more variable pollination services in departments with a lower Relative Pollination Potential (Spearman's $\rho = -0.19$, $n = 95$, $P = 0.06$, Fig. 3c).

When all drivers of pollination were assessed within a single model accounting for spatial autocorrelation, the Pollination Services Index was significantly correlated with the Relative Pollination Potential only, but not with agricultural intensity nor with temperature (Table 2). Note however that the Relative Pollination Potential encapsulates information on temperatures and some components of the High Nature Value index (namely habitat quality). When the Relative Pollination Potential was removed from the linear model, the Pollination Services Index was significantly related negatively with agricultural intensity and positively with temperature (not shown). In contrast, the Temporal Variation in Pollination Services was not related with the Relative Pollination Potential, but was positively correlated with the index of agricultural intensity and negatively with mean annual temperature (Table 2).

Table 2 Correlations between the Pollination Services Index (PSI) or the Temporal Variation in Pollination Services (TVPS) and environmental variables, as inferred from a linear mixed model with administrative regions as random effect.

Response Variable	Independent variables	Estimate	df	Chisq	P value
PSI	Relative Pollination Potential	8.33	1,70	8.22	0.004**
	Index of agricultural intensity	-0.03	1,70	0.11	0.743
	Mean annual temperature	0.07	1,70	0.92	0.338
TVPS	Relative Pollination Potential	1.04	1,70	1.97	0.161
	Index of agricultural intensity	0.05	1,70	5.49	0.019*

Mean annual temperature	-0.04	1,70	4.21	0.040*
-------------------------	-------	------	------	--------

4. Discussion

This study is the first to our knowledge to provide spatial indices of the pollination services and their temporal variation nationwide directly on the basis of crop yields and pollinator dependence. Both indices exhibit strong geographical patterns, as indicated by appreciable differences among departments. Below we discuss the extent to which such differences among departments are indicative of true differences in the pollination services, and we outline future research directions to validate further these two indices.

4.1. Two independent indices show consistent patterns in the pollination services

The Pollination Services Index and the Relative Pollination Potential (Zulian et al., 2013), although they were obtained from fully independent datasets and methods, exhibited a significant positive correlation, partly driven by a strong latitudinal gradient. The Pollination Services Index developed in this study is based on the measurable and final output of pollination services provided by all types of pollinators, crop yields. In contrast, the Relative Pollination Potential combines literature and expert-assessment on the ecology of wild bee species only. As its name indicates, it only characterizes a *potential* for one type of pollination and has not been validated by data on pollinators or pollination so far. The most intuitive explanation for their positive correlation is a causal one: the Relative Pollination Potential is a proxy for the abundance and/or diversity of pollinator communities, which in turn controls the rate of pollen delivery to crops (Garibaldi et al., 2013; Kleijn et al., 2015). With this interpretation, both indices validate each other by producing consistent information from independent datasets. The causal role of pollinators is further supported by the latitudinal gradient in species richness observed in wild bees in Europe (Nieto et al., 2014). However, cross-validation and the congruence of spatial gradients are only circumstantial evidence, and a formal validation of all indices would require comparison with more direct measurements of pollination services at the plant level.

Despite the congruence of these independent pollination services proxies, i.e. the Pollination Services Index and the Relative Pollination Potential, our analysis remains correlative. Therefore, we cannot exclude that the observed pattern is driven by other factors, among which the latitudinal gradient in environmental conditions, without an underlying causality. One important question is whether the numerous other environmental factors that have recognized key impacts on crop yield (weather, soil type, farming practices including e.g. use of pesticides or fertilizers, or fruit culling...) could bias the

Pollination Services Index and for example create a latitudinal gradient in crop yield of pollinator-dependent crops that is not due to pollinators. The latitudinal gradient in the Pollination Services Index implies that pollinator-dependent crops tend to have higher yields in southern vs. northern France, whereas the opposite is true for pollinator-independent crops. Climate/weather, soil type or farming practices can only drive such pattern if their effects on crop yield were related to pollinator-dependence through mechanisms that do not involve pollination. For sake of illustration, one can imagine a situation in which pollinator-dependent crops were more likely to be trees than pollinator-independent crops, and in which trees in general would grow better in warmer climates (two highly unlikely hypotheses). In this case, the yield of pollinator-dependent crops would be higher than the national mean in warm departments (southern France) and lower than the mean in northern France, which would create the same signal as the one we observe. However, we cannot think of an obvious mechanism, other than pollination, that would cause the effects of environmental factors on crop yield to vary systematically with the pollinator dependence of crops. In summary, we detect patterns of local adaptation such that pollinator-dependent crop have higher yields in southern vs. northern France. The most likely explanation for this pattern remains a gradient in pollination services, but we do not have the data here to make firm conclusions.

With these limitations in mind, the two pollination indices introduced here still show patterns consistent with some of the known effects of landscape on pollinators. Analyzes controlling for spatial autocorrelation patterns showed that the Relative Pollination Potential was a significant correlate of the Pollination Services Index, while the index of agricultural intensity, as measured by a combination of in-field practices, crop diversity and landscape simplification, was not. This result suggests that the quality and diversity of landscapes may prevail over agricultural practices to explain pollination of pollinator-dependent crops. This absence of a relationship between pollination services and agriculture is at odds with numerous studies demonstrating negative effects of intensive agriculture on pollinators, particularly wild bees (Hendrickx et al., 2007; Le Féon et al., 2010; Koh et al., 2016) and the service they provide (Deguines et al., 2014). This somewhat surprising result should be tempered by several considerations. (1) The strong latitudinal gradient influencing all indices and their environmental correlates makes it difficult to isolate individual correlations. Indeed, the RPP emerges as the main correlate of the Pollination Services Index when both agricultural intensification and RPP are included in the analysis, but agricultural intensification is significantly negatively correlated with the Pollination Services Index when analysed in a one-way ANOVA. (2) Although pollination services were not correlated with agricultural intensity on average, their temporal variability increased with the index of agricultural intensity, in agreement with most earlier results showing negative impacts of agriculture on pollinators and pollination. (3) Drivers not included in the Relative Pollination Potential (Zulian et al., 2013) or in the High Nature Value index may also

influence pollinator communities. Among these drivers, other pollinator groups such as flies that are not accounted for in the Relative Pollination Potential could have a stronger functional role as they are known to be adapted to cooler climates (Elberling and Olesen, 1999). Pesticide use could also play an important role as it has been increasing steadily in France (Hossard et al., 2017), especially in northern France (“EuroStat,” 2011). Pesticides are known to have strong effects on pollinators, particularly on wild bees (e.g. Brittain et al., 2010; Gill et al., 2012; Laycock et al., 2012) or in simplified landscapes such as those encountered in northern France (Park et al., 2015). (5) Finally, both indices may have been calculated at a spatial resolution too coarse to detect the local effects of within-field agricultural practices (see below).

4.2. Caveats for interpretation of the index values

It is important to keep in mind that the Pollination Services Index does not provide an absolute, but only a relative assessment of the pollination services. This limitation is not a major one, but one should be careful that a positive value of the Pollination Services Index does not necessarily indicate sufficient pollination, but only a better pollination than in the other sampling units. With spatial variation in the pollination services, the analysis introduced here will produce values of the pollination services ranging from negative values that are significantly different from zero to positive values that are significantly different from zero, regardless of the average effectiveness of pollination across the study area. Hence, the Pollination Services Index should only be used to compare areas, not to assess pollination in an absolute manner.

The quality of the assessment of crop pollinator dependence may also influence the two indices. Here, we have used available data, which are coarse: the classes of pollinator dependence can span up to 30%. In addition, within a given crop species, pollinator dependence is known to vary across varieties. For example in oilseed rape, plant breeders seek to develop less pollinator-dependent varieties to cope with pollinator declines (Hudewenz et al., 2014). As a result, farmers may grow less pollinator dependent varieties in areas with pollination deficit. This phenomenon, if it exists, should however make our Pollination Services Index conservative, i.e. the standardized crop yield should decrease less with increasing crop pollinator dependence than with an accurate measurement of crop pollinator dependence. In any case, both indices would benefit from more precise estimates of crop pollinator dependence.

The value of the Pollination Services Index may further be changed by our choice to work on residual crop yields, thereby removing any linear temporal trend in yield. This choice was made to avoid the confounding effects of genetic progress and improvement of agricultural practices and is justified when the temporal trend in crop yield is positive. However, for several crops, such as almonds or

kiwis, the temporal trend in crop yield between 2000 and 2010 was negative. For pollinator-dependent crops, a decline in pollination services is one likely cause of this decline in productivity. Our Pollination Services Index does not include this temporal decrease in crop yield and is therefore again conservative. The index was designed to detect differences in pollination services in space, but may have limited power to detect temporal trends in pollination services. To address temporal changes in the pollination services, we recommend calculating the index without the initial step of linear regression of crop yield on years.

The index of Temporal Variation in Pollination Services may also be biased by standardization issues although it does not require z-transformation of yield. This index is calculated as the slope of the relationship between the coefficient of variation of the yield and crop pollinator dependence. Since the coefficient of variation is inversely proportional to mean yield, its variation may reflect variation in the mean, rather than in the variance of crop yields. In other words, departments with instable pollination may in fact be departments with low pollination services on average, an interpretation that is partly supported by the negative relationship between the Temporal Variation in Pollination Services and the Pollination Services Index. However, the alternative explanation, that departments with low services and high instability are characterized by poor and variable pollinator communities, is equally likely.

4.3. Perspectives

To go further in determining the causal link between our indices and the pollination services, several perspectives could be explored. First, the two indices and the Relative Pollination Potential should be compared with variables describing the structure and composition of pollinator communities. Quantitative data on wild pollinators are few, especially on large spatial scales and for taxonomic groups beyond bees. However, recent initiatives to monitor pollinator communities via participatory science schemes may produce useful data in the short term (see e.g. the French photographic survey of pollinators, Deguines et al., 2012). Second, the ultimate test for these indices would be a comparison with proper estimates of pollinator limitation using caging and pollen supplementation experiments (e.g. Hudewenz et al., 2014). Third, a more accurate examination of the relationship between pollination services indices and its potential drivers, particularly agricultural intensity may require finer spatial resolutions of the indices. For example, there may be a mismatch in the departmental resolution at which the indices were calculated, and the spatial resolution at which agricultural practices or landscape structures influence pollinator population dynamics and behavior (Steffan-Dewenter et al., 2002). However, the spatial resolution of both pollination services indices depends solely on the spatial resolution of data and there is no obstacle to obtaining them at much

finer spatial resolution should crop yield data be available.

5. Conclusion

The Pollination Services Index and the Temporal Variation in Pollination Services are correlated in a consistent way, and their correlation with the Relative Pollination Potential and the index of agricultural intensity, respectively, are in line with the known influence of habitat quality and agricultural practices on pollinator communities. Despite the need for further work to ascertain causality, our indices pave the way to quantify and map pollination services at any spatial resolution in a cost-effective way over large areas. Such maps could help identifying areas suffering from deficit in pollination services and related drivers. They could also contribute to evaluate agricultural and conservation practices. Last but not least, they provide easy-to-grasp communication tools to raise awareness of stakeholders on pollination issues.

Acknowledgements

This work was inspired by EFESE, the French Evaluation of Ecosystems and Ecosystem Services, an initiative of the French Ministry of Ecology, Sustainable Development and Energy. We thank A. Girardin and A. Tibi for their help to recover crop yield data, R. Lorrillière for his help for data formatting, G. Zulian and M.L. Paracchini who provided data for the Relative Pollination Potential, P. Pointereau who provided data for the High Nature Value index, N. Deguines, N. Machon, P.L. Marchal, R.L. Preud'Homme, G. Loïs, S. Pavoine, J. Vallet, G. Fried, F. Chiron, V. Devictor and B. Colas for their constructive comments.

Funding: This project was supported by grants from the Région Île-de-France.

Authors' contributions

EP and CF conceived the ideas and designed methodology; GM, FA and EP collected the data; GM, CF and EP analyzed the data; GM, CF, FA and EP led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found in the online version.

References

Agreste, 2016. Agreste [WWW Document]. URL <http://agreste.agriculture.gouv.fr/>

- Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., Aizen, M.A., 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* 9, 968–980. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>
- Andersen, E., Baldock, D., Bennett, H., Beaufoy, G., Bignal, E., Brouwer, F., Elbersen, B., Eiden, G., Godeschalk, F., Jones, G., McCracken, D., Nieuwenhuizen, W., van Eupen, M., Hennekens, S., Zervas, G., 2004. Developping a High Nature Value Farming area indicator.
- Ashman, T.-L., Knight, T.M., Steets, J.A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D.R., Dudash, M.R., Johnston, M.O., Mazer, S.J., Mitchell, R.J., Morgan, M.T., Wilson, W.G., 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85, 2408–2421. <https://doi.org/10.1890/03-8024>
- Auguie, B., 2017. gridExtra: Miscellaneous Functions for “Grid” Graphics.
- Becker, R.A., Wilks, A.R., 2016. maps: Draw Geographical Maps.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J., Kunin, W.E., 2006. Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313, 351–354. <https://doi.org/10.1126/science.1127863>
- Bivand, R.S., Pebesma, E.J., Gomez-Rubio, V., 2013. Applied spatial data analysis with R, Second edition.
- Bivand, R.S., 2015. classInt: Choose Univariate Class Intervals.
- Bivand, R.S., Keitt, T., Rowlingson, B., 2015. rgdal: Bindings for the Geospatial Data Abstraction Library.
- Bivand, R.S., Lewin-Koh, N., 2016. mapproj: Tools for Reading and Handling Spatial Objects.
- Bivand, R.S., Rundel, C., 2016. rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source (GEOS).
- Brittain, C.A., Vighi, M., Bommarco, R., Settele, J., Potts, S.G., 2010. Impacts of a pesticide on pollinator species richness at different spatial scales. *Basic and Applied Ecology* 11, 106–115. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.11.007>
- Corbet, S.A., Fussell, M., Ake, R., Fraser, A., Gunson, C., Savage, A., Smith, K., 1993. Temperature and the pollinating activity of social bees. *Ecological Entomology* 18, 17–30. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1993.tb01075.x>
- Daily, G., 1997. Nature’s Services. Island Press, Washington, DC.
- Deguines, N., Julliard, R., de Flores, M., Fontaine, C., 2012. The Whereabouts of Flower Visitors: Contrasting Land-Use Preferences Revealed by a Country-Wide Survey Based on Citizen Science. *PLoS ONE* 7, e45822. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045822>

- Deguines, N., Jono, C., Baude, M., Henry, M., Julliard, R., Fontaine, C., 2014. Large-scale trade-off between agricultural intensification and crop pollination services. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12, 212–217. <https://doi.org/10.1890/130054>
- Elberling, H., Olesen, J.M., 1999. The structure of a high latitude plant-flower visitor system: the dominance of flies. *Ecography* 22, 314–323. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00507.x>
- European Commission, 2011. *Our Life Insurance, Our Natural Capital: An EU Biodiversity Strategy to 2020*.
- EuroStat, 2011.
- Evans, R., 2014. rje: Miscellaneous useful functions.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., Loreau, M., 2005. Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities. *PLoS Biology* 4, e1. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040001>
- Fox, J., Weisberg, S., 2011. *An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition*.
- Garibaldi, L.A., Aizen, M.A., Klein, A.M., Cunningham, S.A., Harder, L.D., 2011a. Global growth and stability of agricultural yield decrease with pollinator dependence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 5909–5914. <https://doi.org/10.1073/pnas.1012431108>
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J.M., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Dudenhöffer, J.H., Greenleaf, S.S., Holzschuh, A., Isaacs, R., Krewenka, K., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Morandin, L.A., Potts, S.G., Ricketts, T.H., Szentgyörgyi, H., Viana, B.F., Westphal, C., Winfree, R., Klein, A.M., 2011b. Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits: Habitat isolation and pollination stability. *Ecology Letters* 14, 1062–1072. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01669.x>
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C., Carvalheiro, L.G., Harder, L.D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N.P., Dudenhoffer, J.H., Freitas, B.M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., Hipolito, J., Holzschuh, A., Howlett, B., Isaacs, R., Javorek, S.K., Kennedy, C.M., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Motzke, I., Munyuli, T., Nault, B.A., Otieno, M., Petersen, J., Pisanty, G., Potts, S.G., Rader, R., Ricketts, T.H., Rundlof, M., Seymour, C.L., Schuepp, C., Szentgyorgyi, H., Taki, H., Tscharrntke, T., Vergara, C.H., Viana, B.F., Wanger, T.C., Westphal, C., Williams, N., Klein, A.M., 2013. Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science* 339, 1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>

- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Vaissiere, B.E., Gemmill-Herren, B., Hipolito, J., Freitas, B.M., Ngo, H.T., Azzu, N., Saez, A., Astrom, J., An, J., Blochtein, B., Buchori, D., Garcia, F.J.C., Oliveira da Silva, F., Devkota, K., Ribeiro, M. d. F., Freitas, L., Gaglianone, M.C., Goss, M., Irshad, M., Kasina, M., Filho, A.J.S.P., Kiill, L.H.P., Kwapong, P., Parra, G.N., Pires, C., Pires, V., Rawal, R.S., Rizali, A., Saraiva, A.M., Veldtman, R., Viana, B.F., Witter, S., Zhang, H., 2016. Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science* 351, 388–391. <https://doi.org/10.1126/science.aac7287>
- Gill, R.J., Ramos-Rodriguez, O., Raine, N.E., 2012. Combined pesticide exposure severely affects individual- and colony-level traits in bees. *Nature* 491, 105–108. <https://doi.org/10.1038/nature11585>
- Haylock, M.R., Hofstra, N., Klein Tank, A.M.G., Klok, E.J., Jones, P.D., New, M., 2008. A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. *Journal of Geophysical Research* 113. <https://doi.org/10.1029/2008JD010201>
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V., Bugter, R., 2007. How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes: Agricultural factors and arthropod biodiversity. *Journal of Applied Ecology* 44, 340–351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x>
- Hoskuldur, B., Sigurdur Thor, J., Arni, M., Bjarki Thor, E., 2015. *geo: Draw and Annotate Maps, Especially Charts of the North Atlantic*.
- Hossard, L., Guichard, L., Pelosi, C., Makowski, D., 2017. Lack of evidence for a decrease in synthetic pesticide use on the main arable crops in France. *Science of The Total Environment* 575, 152–161. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.10.008>
- Hudewenz, A., Pufal, G., BöGeholz, A.-L., Klein, A.-M., 2014. Cross-pollination benefits differ among oilseed rape varieties. *The Journal of Agricultural Science* 152, 770–778. <https://doi.org/10.1017/S0021859613000440>
- Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L.G., Henry, M., Isaacs, R., Klein, A.-M., Kremen, C., M’Gonigle, L.K., Rader, R., Ricketts, T.H., Williams, N.M., Lee Adamson, N., Ascher, J.S., Báldi, A., Batáry, P., Benjamin, F., Biesmeijer, J.C., Blitzler, E.J., Bommarco, R., Brand, M.R., Bretagnolle, V., Button, L., Cariveau, D.P., Chifflet, R., Colville, J.F., Danforth, B.N., Elle, E., Garratt, M.P.D., Herzog, F., Holzschuh, A., Howlett, B.G., Jauker, F., Jha, S., Knop, E., Krewenka, K.M., Le Féon, V., Mandelik, Y., May, E.A., Park, M.G., Pisanty, G., Reemer, M., Riedinger, V., Rollin, O., Rundlöf, M., Sardiñas, H.S., Scheper, J., Sciligo, A.R., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I., Thorp, R., Tschardtke, T., Verhulst, J.,

- Viana, B.F., Vaissière, B.E., Veldtman, R., Westphal, C., Potts, S.G., 2015. Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nature Communications* 6, 7414. <https://doi.org/10.1038/ncomms8414>
- Klein, A.-M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tscharntke, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Koh, I., Lonsdorf, E.V., Williams, N.M., Brittain, C., Isaacs, R., Gibbs, J., Ricketts, T.H., 2016. Modeling the status, trends, and impacts of wild bee abundance in the United States. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 140–145. <https://doi.org/10.1073/pnas.1517685113>
- Laycock, I., Lenthall, K.M., Barratt, A.T., Cresswell, J.E., 2012. Erratum to: Effects of imidacloprid, a neonicotinoid pesticide, on reproduction in worker bumble bees (*Bombus terrestris*). *Ecotoxicology* 21, 1946–1946. <https://doi.org/10.1007/s10646-012-0974-4>
- Le Féon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, F., Burel, F., 2010. Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137, 143–150. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.01.015>
- Liss, K.N., Mitchell, M.G., MacDonald, G.K., Mahajan, S.L., Méthot, J., Jacob, A.L., Maguire, D.Y., Metson, G.S., Ziter, C., Dancose, K., Martins, K., Terrado, M., Bennett, E.M., 2013. Variability in ecosystem service measurement: a pollination service case study. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11, 414–422. <https://doi.org/10.1890/120189>
- Millennium Ecosystem Assessment (MA), 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Neuwirth, E., 2014. RColorBrewer: ColorBrewer Palettes.
- Nieto, A., Roberts, S.P.M., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., García Criado, M., Biesmeijer, J.C., Bogusch, P., Dathe, H.H., de la Rua, P., 2014. *European Red List of bees*, Luxembourg: Publication Office of the European Union. ed. Luxembourg.
- Paradis, E., Claude, J., Strimmer, K., 2004. APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics* 20, 289–290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>
- Park, M.G., Blitzer, E.J., Gibbs, J., Losey, J.E., Danforth, B.N., 2015. Negative effects of pesticides on wild bee communities can be buffered by landscape context. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282, 20150299. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0299>
- Pebesma, E.J., 2004. Multivariable geostatistics in S: the gstat package. *Computers & Geosciences* 30, 683–691. <https://doi.org/10.1016/j.cageo.2004.03.012>

- Pebesma, E.J., Bivand, R.S., 2005. Classes and methods for spatial data: the sp Package.
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 2000. Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. Springer, New York.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Development Core Team, 2017. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.
- Pointereau, P., Paracchini, M.L., Terres, J.-M., Jiguet, F., Bas, Y., Biala, K., 2007. Identification of High Nature Value farmland in France through statistical information and farm practice surveys.
- Pointereau, P., Doxa, A., Coulon, F., Jiguet, F., Paracchini, M.L., 2010. Analysis of spatial and temporal variations of High Nature Value farmland and links with changes in bird populations: a study on France.
- Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Dean, R., Marris, G., Brown, M.A., Jones, R., Neumann, P., Settele, J., 2010. Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe. *Journal of Apicultural Research* 49, 15–22. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.49.1.02>
- Potts, S.G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H.T., Biesmeijer, J.C., Breeze, T.D., Dicks, L.V., Garibaldi, L.A., Hill, R., Settele, J., Vanbergen, A.J., 2016. IPBES (2016). The assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production. Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Bonn, Germany.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing.
- Schmucki, R., accessed 2018. climateExtract: Extract Climate Data From a Local NETCDF File. <https://github.com/RetoSchmucki/climateExtract>
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., Tschardtke, T., 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83, 1421–1432. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1421:SDEOLC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1421:SDEOLC]2.0.CO;2)
- vanEngelsdorp, D., Hayes, J., Underwood, R.M., Caron, D., Pettis, J., 2011. A survey of managed honey bee colony losses in the USA, fall 2009 to winter 2010. *Journal of Apicultural Research* 50, 1–10. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.50.1.01>
- Wickham, H., 2009. Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis.
- Wickham, H., Chang, W., 2016. devtools: Tools to Make Developing R Packages Easier.
- Williams, I.H., 1994. The dependence of crop production within the European Union on pollination by honey bees. *Agricultural Zoology Reviews (United Kingdom)* 6: 229-257.
- Zulian, G., Maes, J., Paracchini, M.L., 2013. Linking Land Cover Data and Crop Yields for Mapping and Assessment of Pollination Services in Europe. *Land* 2, 472–492. <https://doi.org/10.3390/land2030472>

Appendix A. Supplementary Data

Table A1. List of the 56 crops grown in 95 departments during the 2000-2010 period.

Crop name	Taxonomic group	Level of pollinator dependence	Positive impact of animal pollination on production	Number of departments growing the crop	Average total area per year (ha)	Average yield per ha (100 kg/ha)
Kiwifruits	<i>Actinidia deliciosa</i>	95	essential	42	4161	5377.18
Total oat	<i>Avena sativa</i>	0	no increase	88	100993.36	3572.45
Other rapeseeds	<i>Brassica napus</i> and <i>Brassica rapa</i> subsp. <i>oleifera</i>	25	modest	85	1239754.45	2469.55
Peppers	<i>Capsicum annum</i>	5	little	56	520.64	14705.36
Chestnuts	<i>Castanea sativa</i>	25	modest	44	7030.09	527.73
Watermelons	<i>Citrullus lanatus</i>	95	essential	24	156.18	5269.82
Clementines and mandarins	<i>Citrus clementina</i> and <i>Citrus nobilis</i>	5	little	4	1650.91	403.09
Grapefruits	<i>Citrus paradisi</i>	5	little	4	216.27	340.45
Hazelnuts	<i>Corylus avellana</i> var. <i>grandis</i>	0	no increase	53	2919.18	722.45
Muskmelons	<i>Cucumis melo</i>	95	essential	64	12504.36	9385.27
Cucumbers	<i>Cucumis sativus</i>	65	great	80	546.73	123404.45
Gherkins	<i>Cucumis sativus</i>	65	great	47	227.73	5222.36
Zucchini	<i>Cucurbita pepo</i>	95	essential	87	2539.82	26212.09
Squashes	<i>Cucurbitaceae</i>	95	essential	86	2126.36	18566.91
Figs	<i>Ficus carica</i>	25	modest	19	415	915.45
Strawberries	<i>Fragaria x ananassa</i>	25	modest	92	3498.36	10864.36
Soybean	<i>Glycine max</i>	25	modest	68	59235.45	1411
Sunflower seeds	<i>Helianthus annuus</i>	25	modest	80	611718.55	1837.55
Total barley	<i>Hordeum vulgare</i> and <i>Hordeum hexasticon</i>	0	no increase	89	1630336.82	4870.64
Nuts	<i>Juglans regia</i>	0	no increase	69	16420.45	1044.45
Lentils	<i>Lens culinaris</i>	0	no increase	56	8195	456.45
Flaxseeds	<i>Linum usitatissimum</i>	5	little	69	10352.45	1007.82
Sweet Lupines	<i>Lupinus albus</i>	0	no increase	73	4864.36	1349.91
Tomatoes	<i>Lycopersicon esculentum</i>	5	little	88	4736.55	92174.45
Cider apples	<i>Malus domestica</i>	65	great	64	11251.36	7818.09
Table apples	<i>Malus domestica</i>	65	great	93	45964.09	28771.18
Other unmixed cereals	NA	0	no increase	61	28786.64	1407.18
Melanges of cereals (excluding meteil)	NA	0	no increase	82	49438.18	2345.91
Olives	<i>Olea europaea</i>	0	no increase	16	16535.45	187.64
Rice	<i>Oriza sativa</i>	0	no increase	3	18643.45	161.45
Avocados	<i>Persea americana</i>	65	great	2	8.45	98.27
Shelled beans	<i>Phaseolus vulgaris</i>	5	little	73	7003.09	3305.55
Dry beans	<i>Phaseolus vulgaris</i>	5	little	50	2871.18	999.36
Green beans	<i>Phaseolus vulgaris</i>	5	little	92	30369.64	8746.36
Protein peas	<i>Pisum sativum</i>	0	no increase	87	262965.64	3000.18
Green peas	<i>Pisum sativum</i> subsp. <i>sativum</i> var. <i>sativum</i>	0	no increase	86	33349.64	4817.64
Dried peas	<i>Pisum sativum</i> subsp. <i>sativum</i> var. <i>sativum</i>	0	no increase	21	1044.27	386.18
Apricots	<i>Prunus armeniaca</i>	65	great	39	14456.18	1805.64
Cherries	<i>Prunus avium</i>	65	great	79	11016.45	3231.18
Plums	<i>Prunus domestica</i>	65	great	72	18680.82	5578.64
Almonds	<i>Prunus dulcis</i>	65	great	18	1360.723	224.45
Peaches and nectarines	<i>Prunus spp</i>	65	great	60	16863.64	6599.82
Pears	<i>Pyrus communis</i>	65	great	85	8103.18	15934.09
Blackcurrants and blueberries	<i>Ribes nigrum</i> and <i>Vaccinium myrtillus</i>	25	modest	80	2642.82	2174.64
Redcurrants	<i>Ribes rubrum</i>	25	modest	74	364	2809.45
Raspberries	<i>Rubus idaeus</i>	65	great	89	943.27	3652.73
Rye	<i>Secale cereale</i>	0	no increase	87	27067.82	3856.36
Eggplants	<i>Solanum melongena</i>	25	modest	73	461	18528.73
Sorghum	<i>Sorghom bicolor</i>	0	no increase	72	51877.82	2809.18
Triticale	<i>Triticosecale</i>	0	no increase	86	276058.55	4420.09
Total bread wheat	<i>Triticum aestivum</i>	0	no increase	89	4435083.45	5404.36
Total durum wheat	<i>Triticum durum</i>	0	no increase	68	376115.09	2423

Broad beans	<i>Vicia faba</i>	25	modest	85	73532.36	2291.45
Vine	<i>Vitis vinifera</i>	0	no increase	74	896643.36	4955.45
Maize (grain and seed)	<i>Zea mays</i>	0	no increase	89	1581688.27	7234.36
Maize (sweetcorn)	<i>Zea mays</i>	0	no increase	35	24360.27	3542.27

Fig. A1. PCA on the three High Nature Value components. The ordination diagram is plotted for axes 1 and 2 (a). The distribution of eigenvalues is shown in (b).

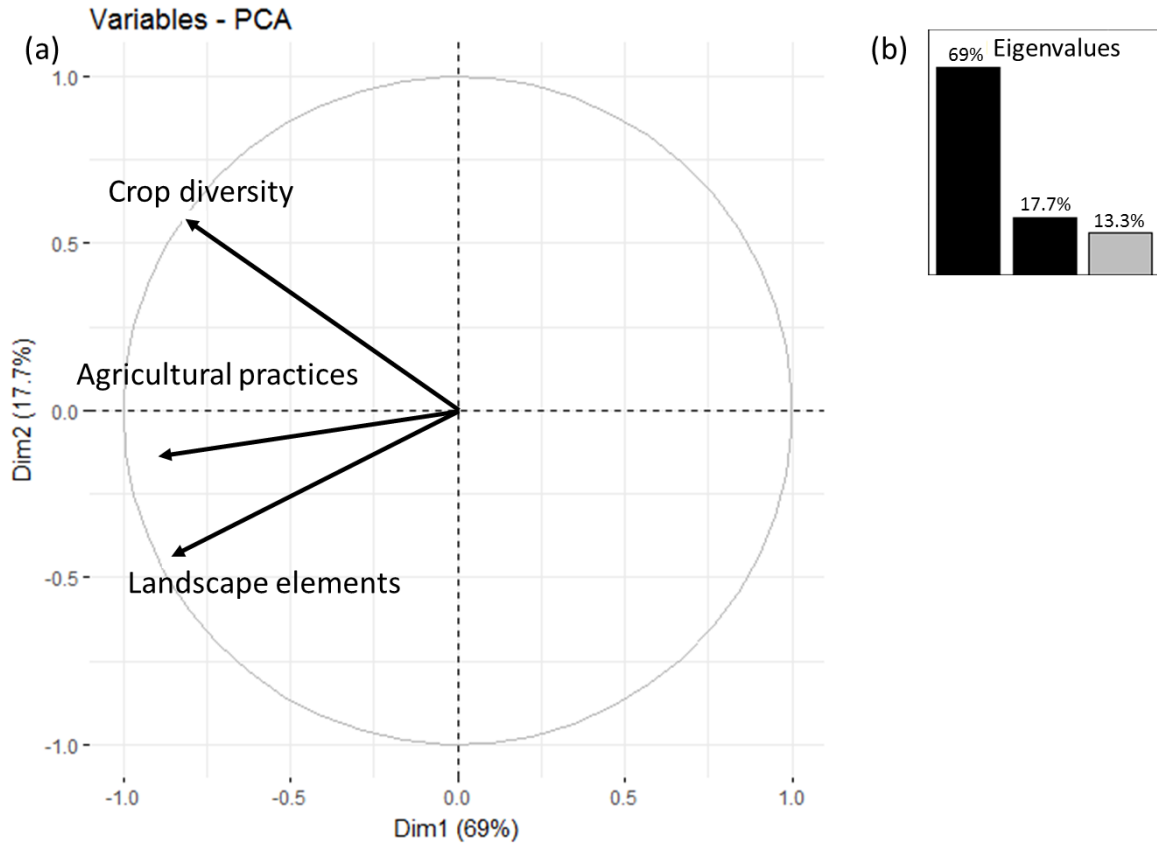
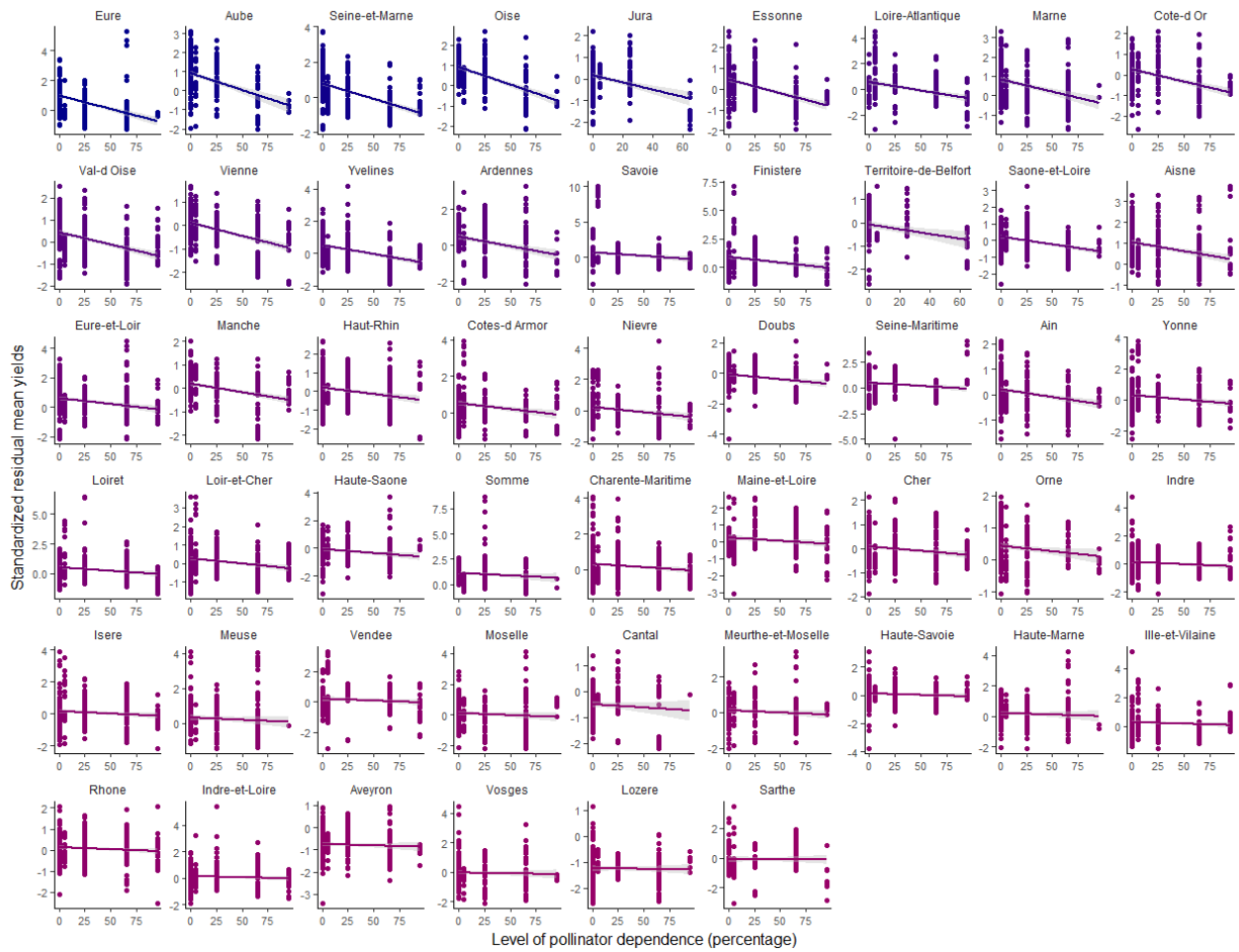


Fig. A2. Changes in standardized mean yield with increasing level of crop pollinator dependence for each of the 95 departments. Dots represent crop yield and the line indicates the estimate from the linear regression model described in the main text. Colors indicate the sign and slope of the relationship between relative mean yield and the level of crop pollinator dependence, as for Fig. 1.



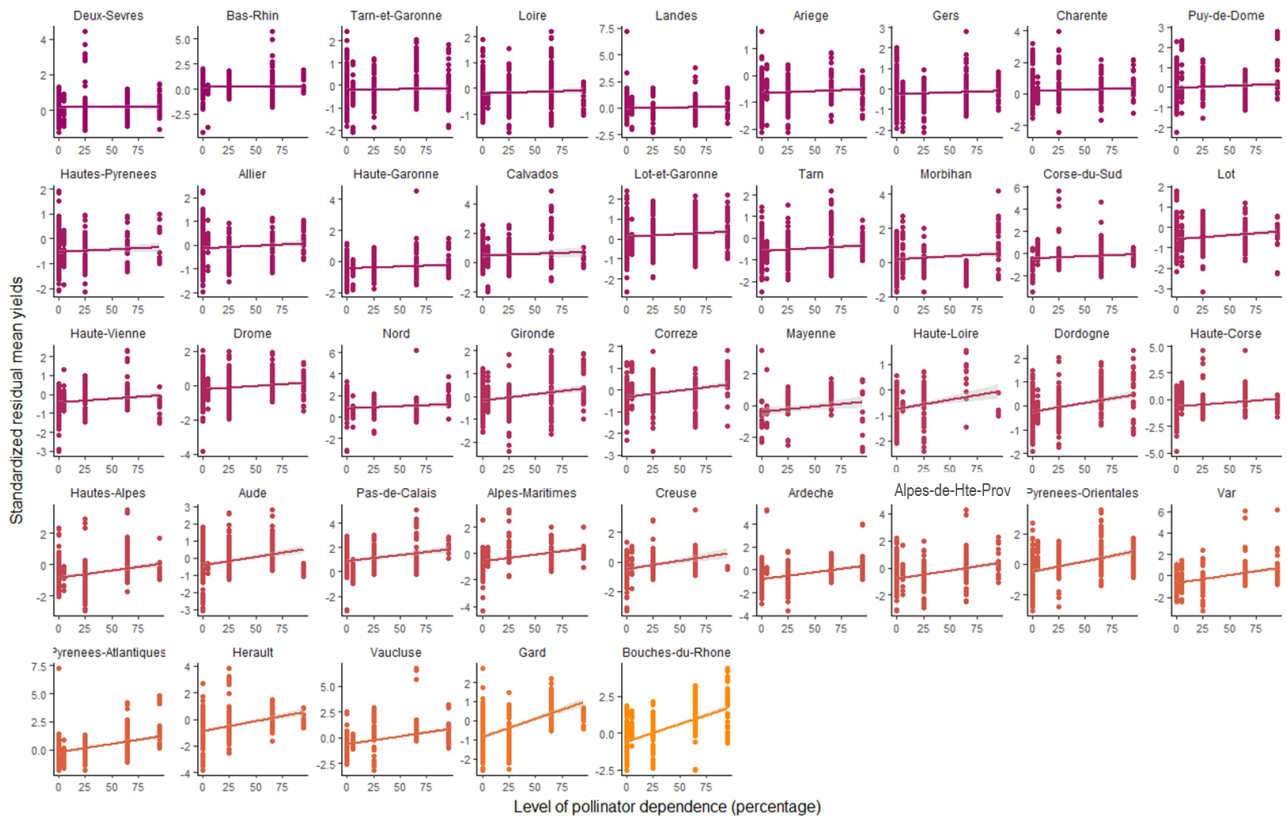
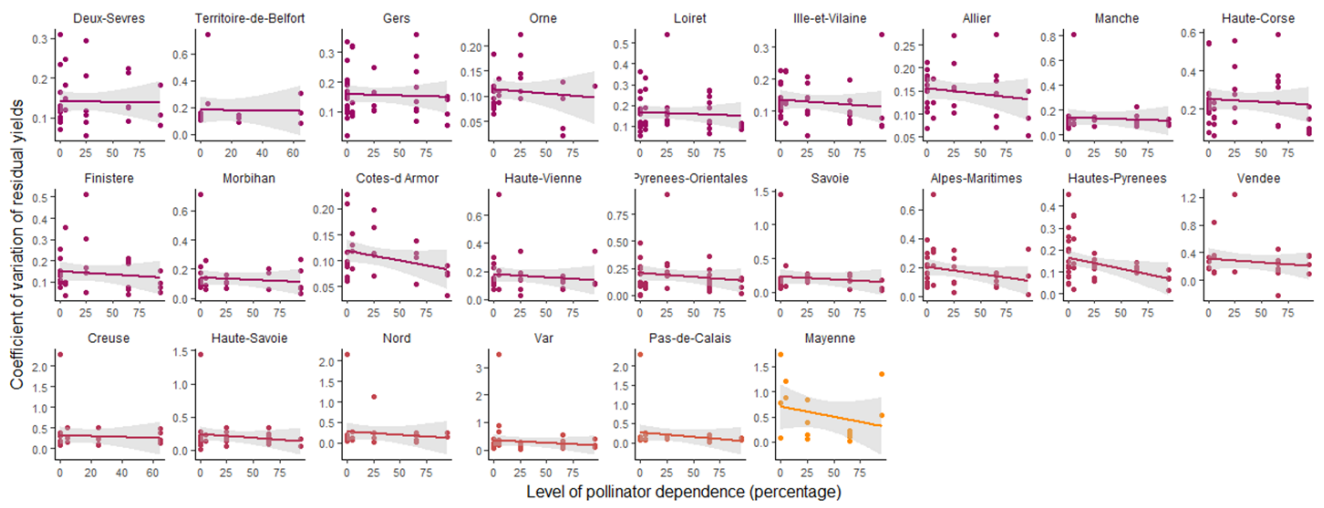


Fig. A3. Changes in yield stability with increasing level of crop pollinator dependence for each of the 95 departments. Dots represent crop yield and the line indicates the estimate from the linear regression model described in the main text. Colors indicate the slope of the relationship between the coefficient of variation of the yield and the level of crop pollinator dependence, as for Fig. 1.





VI. DISCUSSION GÉNÉRALE



Cigale et exuvie, Fouscaïs, 31/06/2016

De nombreux changements de la biodiversité et des mécanismes associés ont été exposés dans la littérature scientifique. Concernant le changement climatique, l'impact de l'augmentation des températures sur les plantes a été principalement identifié pour les espèces des sommets montagneux (Bentley et al., 2018; Chen et al., 2011; Lenoir et al., 2008; Pauli et al., 2012; Rumpf et al., 2018; Steinbauer et al., 2018) ou pour les espèces forestières de montagne (Bertrand et al., 2011; De Frenne et al., 2013; Lenoir et al., 2008; Woodall et al., 2009). Jusqu'à cette thèse, la littérature scientifique ne documentait pas de réponse des communautés végétales à l'augmentation des températures en plaine à une échelle nationale hormis une étude effectuée en milieu forestier ayant montré une inertie des espèces herbacées (Bertrand et al., 2011) et une étude en Amérique du Nord, démontrant un décalage latitudinal vers le Nord de l'aire de répartition de certaines espèces d'arbres (Woodall et al., 2009). Nous montrons pour la première fois qu'une réponse des communautés végétales au changement climatique peut être détectée à l'échelle nationale en France, tous types d'habitats confondus, principalement en plaine et sur une courte période de temps (2009-2017, Chapitre II). Ce remaniement des communautés végétales en plaine est lié à une augmentation moyenne (en abondance) des espèces à préférence thermique élevée (tous cycles de vie confondus ainsi qu'une tendance identique pour les espèces annuelles mais pas pour les pérennes). Des résultats préliminaires dans chaque type d'habitats semblent montrer la réponse particulière des communautés dans les milieux ouverts (Chapitre IV). Du point de vue méthodologique, les choix de construction d'un indice influencent la détection de la réponse des espèces et des communautés au changement climatique et donc la connaissance à posteriori. La comparaison de ces choix méthodologiques apporte des informations nouvelles pour comprendre les modifications de la flore en réponse au changement climatique (Chapitre III).

Concernant les relations plantes-pollinisateurs, quatre travaux font état d'extinctions parallèles de plantes et d'insectes pollinisateurs (Balfour et al., 2018; Biesmeijer et al., 2006; Carvell et al., 2006; Scheper et al., 2014), à partir d'extinctions locales sur des espèces relativement peu communes (au sens écologique défini dans l'introduction) et sur de longues périodes de temps. L'impact des relations plantes-pollinisateurs et du déclin des pollinisateurs sur la flore commune est encore peu étudié à l'échelle nationale. Ces travaux ont montré un déclin moyen (en abondance) des espèces dépendantes des pollinisateurs pour leur reproduction à l'échelle nationale et sur une courte période de temps (Chapitre V). Ces résultats sont les premiers à notre connaissance, dévoilant une présomption très forte de l'impact du déclin des pollinisateurs sur la flore sauvage commune à l'échelle nationale, soit sur les espèces représentant la majeure partie des écosystèmes en abondance, porteuses d'un rôle crucial et constituant des indicateurs de changements environnementaux. Par ailleurs, compte tenu des difficultés méthodologiques et de la variabilité de l'évaluation du service de pollinisation à

grandes échelles spatiales (Liss et al., 2013), aucune estimation de l'efficacité et de la variabilité du service de pollinisation à l'échelle nationale n'a été proposée jusqu'à cette thèse. Or, la pollinisation comprenant une intervention animale est une étape essentielle à la reproduction de la majorité des espèces de plantes sauvages (Ollerton et al., 2011). Dans ce contexte, nous avons proposé une nouvelle méthodologie d'évaluation rapide et directe du service de pollinisation (efficacité et stabilité) à l'échelle nationale (Chapitre V), basée sur les rendements des cultures en milieu agricole et la dépendance des cultures aux pollinisateurs. Cette méthode a permis de cartographier l'efficacité et la variabilité du service de pollinisation pour la première fois en France à une résolution départementale. Nous avons mis en évidence un gradient latitudinal de l'efficacité du service de pollinisation en France. Nous avons révélé les espaces où le service de pollinisation était limité et instable, principalement localisés dans le Nord de la France. Enfin, nous avons cherché les liens entre qualité du service de pollinisation, qualité des habitats pour les pollinisateurs et intensité de l'agriculture.

Ces résultats ayant été largement discutés dans les parties précédentes, nous proposons de développer par la suite les perspectives soulevées notamment par les limites de ces études et d'évoquer les apports et applications de cette thèse dans le cadre plus général de la biologie de la conservation. Dans un premier temps, nous proposerons d'aller plus loin dans la compréhension de la réponse des communautés végétales à des changements multifactoriels. Dans un second temps, nous proposerons de progresser vers une compréhension des causalités de ces modifications. Enfin, dans un troisième temps, nous évoquerons les conséquences de ces modifications des communautés végétales pour la conservation des espèces.

A. Aller plus loin dans la compréhension de la réponse des communautés végétales à des changements multifactoriels

Dans cette partie, nous détaillerons les perspectives de recherche que soulèvent ces résultats pour aller plus loin dans la compréhension de la réponse des communautés végétales à des changements multifactoriels en lien avec les variables environnementales, l'hétérogénéité spatiale de ces changements et les attributs des espèces.

a) Autres variables environnementales

Mes travaux sur la réponse des communautés et des espèces au changement climatique se sont focalisés sur la préférence thermique des espèces et sur les deux variables bioclimatiques que sont la

température moyenne annuelle et la température moyenne du mois le plus chaud (Chapitres II, III, IV, V). **Comment préciser notre compréhension de la réponse des espèces au changement climatique ?** Au cours du travail méthodologique sur l'indice de préférence thermique (Chapitre III), il a été montré que l'étendue géographique des données d'observations des espèces, la variable bioclimatique et la résolution spatiale des données climatiques utilisées pour construire l'indicateur de la préférence thermique des espèces influencent la détection de la réponse des espèces et des communautés a posteriori. Cependant, un certain nombre d'autres variables bioclimatiques influencent l'installation et le développement des plantes, comme par exemple les conditions d'humidité (Thuiller et al., 2005), le nombre de jours de pluie par année (Kreft and Jetz, 2007), le nombre de jours de gel et de canicule par année (Normand et al., 2009). Il pourrait être alors intéressant de renouveler cette analyse avec d'autres variables bioclimatiques, telles que la température du mois le plus froid pour examiner quelle réponse des communautés peut être détectée avec cette variable et si celle-ci nous apporte des informations quant à la réponse des espèces. Les températures froides et une courte saison de développement déterminent la limite supérieure de l'aire de répartition des espèces en altitude et en latitude, principalement à cause du temps nécessaire pour la maturation des fruits. Au contraire, les températures chaudes et la sécheresse constituent une contrainte importante déterminant la limite inférieure de l'aire de répartition de certaines espèces, liées à l'incapacité de fleurir ou de bourgeonner en absence de températures de refroidissement, nécessaires pour lever la dormance des bourgeons (Chuine, 2010; Normand et al., 2009).

Nous proposons de nous intéresser également à la disponibilité des ressources en eau pour les plantes. **Est-il possible d'affiner la compréhension de la réponse des communautés végétales aux changements climatiques en s'intéressant à la disponibilité des ressources en eau ?** L'hypothèse est que la réponse des communautés aux changements climatiques est complexe et serait influencée non seulement par l'augmentation des températures mais aussi par la disponibilité en eau. Une autre façon alors d'étudier les changements de composition de la flore en réponse aux changements climatiques, en tenant compte de la disponibilité des ressources en eau, serait d'étudier la réponse des communautés en fonction de l'aridité et/ou de l'évapotranspiration, des mesures qui englobent une information sur les températures et les précipitations, soit les ressources en eau disponibles.

b) Hétérogénéité spatiale

Des résultats ont montré une temporalité différente de l'augmentation de la préférence thermique moyenne des communautés en fonction de la latitude (Chapitre II) : la préférence thermique moyenne des communautés augmente plus vite au nord qu'au sud de la France. Une hypothèse serait que les modifications de biodiversité en réponse aux changements climatiques ne seraient pas homogènes sur

un espace donné. **Peut-on affiner notre compréhension des modifications des communautés végétales selon un gradient latitudinal ?** Nous proposons alors de réaliser une analyse sur les jeux de données de France et d'Angleterre, pour étudier la vitesse des changements en fonction de la latitude.

De plus, le paysage étant largement déterminé par la fragmentation et l'hétérogénéité des habitats, nous proposons une réflexion sur la réponse des espèces dans les différents types d'habitats. **Peut-on préciser la réponse des espèces dans les milieux ouverts notamment ?** Nous proposons de caractériser dans quelle mesure les différents types de prairies et la gestion associée influencent les réponses de la flore au changement climatique par exemple, afin de comprendre les différentes réponses des plantes en France ou en Grande-Bretagne. Aussi, les commentaires associés aux relevés Vigie-flore précisant le type de culture quand les relevés sont effectués en milieu agricole pourraient permettre d'aborder la question de la réponse des communautés en fonction du type de culture et comprendre des changements plus fins au sein des systèmes agricoles. En effet, des résultats de cette thèse (Chapitre IV) suggèrent qu'il y a un effet des habitats et des travaux récents ont montré que les changements d'usage des sols et les pratiques de gestion des habitats sont supposés influencer la réponse des espèces au changement climatique (Bowler and Böhning-Gaese, 2017). Par exemple, l'augmentation de la préférence thermique des communautés de poissons dans le sud de la Mer du Nord a été liée à l'augmentation des espèces à préférence thermique élevée, doublement favorisées par l'augmentation des températures et l'augmentation de la pression de pêche (les espèces à préférence thermique élevée étant celles qui présentent le moins d'intérêt pour l'industrie de la pêche, probablement parce qu'elles sont plus petites en taille, Bowler and Böhning-Gaese, 2017). De plus, l'indice de la préférence thermique, basé sur la distribution spatiale des espèces, ne tient pas compte de la perte d'habitats appropriés pour l'installation d'une espèce. Le climat et la perte d'habitat impactent les zones de possibilité d'installation des espèces, nous proposons une réflexion sur ce point également.

c) Autres caractéristiques des espèces

Ce travail de thèse s'appuie principalement sur quelques traits des espèces que sont la préférence thermique, le cycle de vie et la dépendance des espèces aux pollinisateurs pour leur reproduction. Cependant, d'autres traits et attributs sont susceptibles d'influencer la dynamique écologique des espèces et des communautés. Certains de ces traits ont déjà été recueillis (cf Méthodologie générale, Attributs des espèces), et les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse soulèvent plusieurs perspectives, que ce soit au niveau des communautés végétales ou au niveau des espèces communes de plantes sauvages.

En lien avec les perspectives liées à l'hétérogénéité spatiale mentionnées plus haut, i.e. latitude et différents type d'habitats, **peut-on distinguer des covariations des attributs des espèces dans leur réponse au changement climatique ?** L'hypothèse est que la préférence thermique est susceptible de covarier avec d'autres attributs et que ces autres attributs pourraient influencer la réponse des espèces en contexte de changement global. On pourrait alors s'intéresser à différentes caractéristiques, comme les traits d'histoire de vie des espèces relatifs à la physiologie et les préférences écologiques. L'analyse des autres attributs pourrait permettre d'affiner notre compréhension des changements détectés.

Quelle est la contribution des espèces à la tendance globale ? L'hypothèse est que les espèces ne contribueraient pas de manière égale à la tendance globale de la réponse des communautés aux diverses pressions d'origine anthropiques. Nous avons déjà commencé à identifier la contribution de certains groupes d'espèces en fonction de leur cycle de vie et de leur dépendance aux pollinisateurs (Chapitres II, IV). Nous proposons de distinguer les réponses des communautés végétales en fonction des types biologiques (PhanérophYTE, Chaméphyte, Hémicryptophyte, Géophyte, Hélophyte, Hydrophyte, Thérophyte) dans un premier temps, en prenant l'hypothèse que les réponses biologiques ne sont pas homogènes entre groupes et que les herbacées pourraient avoir des réponses plus marquées que les arbres par exemple, une question qui recoupe en partie les travaux réalisés sur le cycle de vie des espèces. Dans un second temps, nous proposons d'étudier dans quelle mesure il serait possible de détecter les contributions des espèces au patron général, pour préciser la connaissance sur la réponse des espèces individuellement, comme ce qui a été fait pour les oiseaux par exemple (Davey et al., 2013).

De plus, nous proposons de chercher un syndrome d'attributs (traits d'histoire de vie et facettes de la rareté) dans la réponse des espèces aux changements globaux. **Peut-on détecter un éventuel syndrome de rareté dans la réponse des communautés végétales et des espèces au changement climatique, en contexte de changement global ?** L'hypothèse est que les espèces à large aire de répartition auraient une amplitude plus importante de tolérance écologique que les espèces à aire de répartition réduite. Ces dernières, notamment localisées en zone de montagne par exemple, répondraient au changement climatique par un décalage de l'aire de distribution dans l'espace plus marqué que les espèces à aire de distribution étendue. On pourrait alors mesurer la variance de la température moyenne de l'aire de distribution des espèces, i.e. la largeur de l'aire, et répéter l'analyse sur la préférence thermique moyenne des communautés pour détecter des changements au sein des communautés végétales en lien avec l'étendue de l'aire de répartition. De plus, la répartition

géographique constitue une mesure pour caractériser les différents paramètres de l'abondance d'une espèce (dépendant de l'abondance locale, la répartition géographique et la spécialisation à l'habitat, définis dans l'introduction, Rabinowitz, 1981). Il pourrait être intéressant également de prendre en considération ces paramètres de l'abondance des espèces pour détecter un patron de rareté dans la réponse des communautés et des espèces au changement climatique. Ceci en analysant notamment les tendances temporelles de l'abondance des espèces généralistes versus des spécialistes de l'habitat par exemple, puis en analysant la variabilité des tendances temporelles des espèces en fonction des différentes facettes de la rareté (au sens de Rabinowitz, 1981).

Peut-on mettre en évidence des tendances temporelles des espèces différentes en fonction de leur période de floraison, du type de fleur et de la quantité de nectar produite ? L'hypothèse serait que le déclin des pollinisateurs influence la reproduction des espèces de plantes communes en fonction de leur dépendance aux insectes. On pourrait alors s'intéresser aux traits relatifs à la pollinisation comme le type de fleur, la date de floraison, la durée de la floraison et l'abondance en nectar et chercher à mettre en évidence un éventuel syndrome de trait relatif à la pollinisation dans les tendances temporelles des espèces communes de plantes. En effet, des travaux récents ont montré de plus forts taux d'extinction des pollinisateurs de fin d'été par rapport aux pollinisateurs de printemps ou de milieu d'été (Balfour et al., 2018) lié au déclin des ressources florales de fin d'été, provisionnées principalement par les herbacées (Balfour et al., 2015; Couvillon et al., 2014a, 2014b). Nous pourrions regarder si le jeu de données sur la flore commune concorde avec ces résultats sur les pollinisateurs, et notamment révéler un éventuel déclin des herbacées de fin d'été dépendantes des pollinisateurs, ou plus largement signaler un patron écologique dans les tendances temporelles des espèces communes depuis une décennie.

Finalement, peu de travaux documentent, à ma connaissance, la plasticité des espèces par rapport à un trait spécifique en contexte de changement global, une question qui nécessiterait probablement la mise en place d'expérimentations pour y répondre.

B. Progresser vers une compréhension des causalités

Dans cette partie, nous détaillerons les perspectives de recherche pour mettre en évidence des liens de causalités entre les résultats obtenus sur les modifications des communautés végétales en lien avec le changement climatique et les relations plantes-pollinisateurs.

Dans un premier temps, nous avons commencé à relier les modifications au sein des communautés végétales à l'augmentation des températures en France mais il n'a pas été mis en évidence un véritable lien de causalité entre les modifications de la flore sauvage observées et les changements climatiques. Les changements climatiques sont des modifications complexes qui n'incluent pas seulement l'augmentation des températures mais aussi le changement au niveau du régime des précipitations, l'accentuation des épisodes extrêmes tels que les épisodes caniculaires, de sécheresse, les pluies torrentielles (GIEC, 2018)... Autant de paramètres météorologiques ayant des conséquences sur l'installation, le développement et la survie des espèces végétales. Une perspective de ce travail serait de déterminer **comment établir un véritable lien de causalité entre changements floristiques et changements climatiques ?** Une question qui est toujours en cours de réflexion. Une piste serait de réaliser des expériences en chambres climatiques contrôlées ou de bénéficier d'approches expérimentales, par exemple en Ecotron. Ce type de dispositif expérimental et instrumenté (paramètres contrôlés) permettrait de conditionner l'environnement d'écosystèmes naturels et de mesurer simultanément des processus générés par les êtres vivants et les réponses des espèces dans ces écosystèmes en lien avec une augmentation artificielle et contrôlée des températures par exemple.

Dans un second temps, nous avons commencé à détecter des modifications au sein des communautés végétales en lien avec la dépendance des espèces aux pollinisateurs pour leur reproduction, mais il n'a pas été mis en évidence un véritable lien de causalité entre les modifications de la flore sauvage observées et le déclin des pollinisateurs. En effet, il a été montré pour la première fois une présomption très forte de l'impact du déclin des pollinisateurs sur la flore sauvage et cultivée à l'échelle nationale (Chapitre V). Des travaux précédents montrent que l'augmentation du risque d'échec de la pollinisation est associé (i) au pollen s'il est distribué à un stigmate en trop petite ou trop grande quantité, ou trop tard, s'il est trop mélangé en composition ou trop pauvre en qualité, (ii) aux pollinisateurs lorsqu'ils sont trop peu nombreux ou trop inconstants ou aux plantes quand elles sont trop spécialisées ou trop sélectives, (iii) aux populations quand elles sont trop rares, trop petites en nombre, trop homogènes du point de vue génétique et (iv) aux communautés quand elles sont trop fragmentées, génétiquement appauvries ou en rapide mutation (Wilcock and Neiland, 2002). De nombreux travaux font état du déclin des communautés d'insectes pollinisateurs, en abondance et en diversité, et de l'érosion du service de pollinisation en milieu agricole (Deguines et al., 2014; Kremen et al., 2002; Ricketts et al., 2008), et évoquent leurs conséquences probables pour la reproduction des espèces de plantes sauvages (Biesmeijer et al., 2006; Fontaine et al., 2005). Une perspective serait de déterminer **comment établir un véritable lien de causalité entre changements floristiques et déclin des pollinisateurs ou état du service de pollinisation ?** Nous proposons de mettre en regard les tendances temporelles observées sur les plantes communes et l'indicateur du service de

pollinisation calculé en France (Chapitre V) pour évaluer si l'indicateur du service de pollinisation expliquerait une part de la variabilité des tendances temporelles des espèces sauvages. En complément, nous proposons de comparer les tendances temporelles des espèces communes de plantes et d'insectes pollinisateurs à l'échelle nationale grâce aux initiatives de suivi des communautés de pollinisateurs via les programmes de sciences participatives, soit le Suivi Photographique des Insectes Pollinisateurs SPIPOLL²³ (Deguines et al., 2012). Enfin, une piste serait de réaliser des manipulations en conditions contrôlées.

Concernant la proposition méthodologique et l'évaluation du service de pollinisation (Chapitre V), nous avons commencé à relier l'efficacité et la stabilité du service de pollinisation à l'intensité de l'agriculture mais il n'a pas été montré de véritable lien de causalité entre intensité de l'agriculture et efficacité du service de pollinisation. Une perspective serait de **creuser les mécanismes qui jouent à plus fines échelles**, nécessitant le besoin de données de rendements des cultures et sur le paysage agricole à une échelle plus fine. Une réflexion en cours serait de **prendre en compte la qualité des sols dans cette évaluation du service de pollinisation** également. Enfin, après avoir proposé une évaluation spatiale du service de pollinisation, nous proposons de **révéler ses variations dans le temps sur un même espace**. Cette question est en cours de réflexion.

Si nous n'avons pas montré de relation de causalité des effets de l'intensification de l'agriculture sur le service de pollinisation et des effets du déclin des insectes sur la flore sauvage dans ce travail, il n'en reste pas moins que le déclin des insectes semble fortement lié aux activités agricoles à l'échelle locale et à l'échelle du paysage (Carvell et al., 2017; Kovács-Hostyánszki et al., 2017). L'intensification de l'agriculture, reconnue comme une des causes majeures de l'érosion des communautés entomologiques (Goulson et al., 2015; Sánchez-Bayo et al., 2016), est associée (i) à la diminution des ressources florales lié à l'usage des herbicides, à la simplification des paysages agricoles (suppression des prairies, haies, éléments semi-naturels du paysage) et (ii) à l'usage des insecticides et autres pesticides, dont les effets sur la biodiversité sont documentés depuis l'ouvrage de Rachel Carson paru en 1962 aux États-Unis, ouvrage fondateur du mouvement écologiste dans le monde occidental (Carson, 1962; Goulson et al., 2015; Sánchez-Bayo et al., 2016). L'usage des pesticides en France n'a cessé d'augmenter au cours des dernières années malgré les plans environnementaux adoptés en faveur de sa réduction (Hossard et al., 2017). Pourtant, des études scientifiques ont noté une possible réduction de 42 % de ces intrants (correspondant respectivement à une baisse de 37 à 50 % des herbicides, 47 % des fongicides et 60 % des insecticides) non

²³ Site internet du programme de sciences participatives Spipoll : <http://www.spipoll.org/>

antagoniste et sans conséquences pour le maintien de la productivité et de la rentabilité des cultures (Gaba et al., 2016; Lechenet et al., 2017; Petit et al., 2015). Ces doses « supplémentaires » d'herbicides ne participent pas à augmenter les rendements des céréales par exemple, mais contribuent à l'élimination des espèces végétales sauvages rares (Gaba et al., 2016). Ainsi, l'intensification de l'agriculture ne parvient pas à augmenter et à stabiliser le rendement des cultures dépendantes des pollinisateurs au cours du temps (cultures fruitières et maraîchères par exemple, plus de détails sur la dépendance des cultures aux pollinisateurs Chapitre V article 4) tout en affectant les communautés de pollinisateurs, essentielles pour augmenter et stabiliser le rendement de ces mêmes cultures (Deguines et al., 2014). Ces résultats ainsi que de nombreux autres travaux soulignent la nécessité d'une intensification écologique de l'agriculture, i.e. conception de systèmes agricoles alliant un rendement élevé et un faible usage d'intrants, et d'une profonde remise en cause du système de production alimentaire actuelle, cause majeure d'érosion de la biodiversité (Maxwell et al., 2016). En effet, une intensification écologique serait salutaire autant pour soutenir la biodiversité des milieux agricoles (Doxa et al., 2010; Geiger et al., 2010), les services écosystémiques (Deguines et al., 2014; Kremen et al., 2002) et la profitabilité des cultures (Lechenet et al., 2014). Des propositions récentes ont été publiées pour montrer comment l'agriculture biologique pouvait constituer une alternative au modèle dominant ayant la capacité de nourrir le monde (Muller et al., 2017), ou encore comment l'agriculture de conservation, reposant principalement sur trois principes : la simplification du travail du sol, le maintien des résidus de culture au sol et la rotation culturale, pouvait être favorable à la biodiversité tout en maintenant ou augmentant les rendements grâce aux services écosystémiques rendus par la biodiversité, comme la pollinisation des cultures et la régulation des ravageurs (Pittelkow et al., 2015a, 2015b; Teillard et al., 2017). Des initiatives nationales et globales sont proposées pour conserver les communautés d'insectes pollinisateurs en milieu agricole et l'intensification écologique des paysages agricoles peut contribuer à la maintenance de la diversité des communautés de plantes et de pollinisateurs et à la durabilité de l'agriculture (Kovács-Hostyánszki et al., 2019). En effet, augmenter la quantité de ressources florales à l'échelle du paysage et au cours des différentes saisons est apparu comme une mesure de conservation et de restauration des communautés d'insectes efficace dans les paysages agricoles (Carvell et al., 2017), une mesure permettant de maintenir la diversité des abeilles sauvages notamment et assurant la stabilité des réseaux de plantes et de pollinisateurs (Kovács-Hostyánszki et al., 2019). Il reste cependant à noter que le déclin des insectes semble différer entre groupes taxonomiques et notamment entre ceux qui participent au service pollinisation ou non (Bartomeus and Winfree, 2013).

C. Quelles conséquences pour la conservation ?

Dans cette partie, nous replacerons les résultats de ce travail de thèse dans le cadre plus large de la biologie de la conservation. Dans un premier temps, nous reviendrons sur la littérature scientifique et exposerons pourquoi conserver la biodiversité. Dans un second temps, nous évoquerons les conséquences possibles des modifications au sein de la flore pour la structure des communautés et pour l'extinction des espèces. Enfin, nous présenterons l'apport de l'implication des citoyens dans les suivis de biodiversité.

a) Pourquoi conserver la biodiversité ?

Des raisonnements philosophiques récents ont avancés qu'avec l'augmentation de la population humaine dans le monde, nous avons atteint la fin de la nature comme entité distincte de la culture humaine (Stokes, 2018). La crise de la biodiversité, l'émergence de la biologie de la conservation dans les années 1980 (Soulé, 1985) et le contexte de changement global ont souligné le besoin d'identifier et recenser les derniers espaces de nature sauvage (Guetté et al., 2018; McCloskey and Spalding, 1989). La nature sauvage a longtemps été considérée comme une nature digne des codes du sublime et du romantique, par opposition à la nature ordinaire, modifiée et proche des humains (concept défini dans l'introduction, Godet, 2010). Le concept de naturalité, adaptation francophone de wilderness, est défini par l'intégrité biophysique (approche biologique), la spontanéité (la dynamique) et les continuités spatio-temporelles (Guetté et al., 2018) et participe à redessiner la conception du sauvage. Récemment, la distribution de la biomasse a été précisée à l'échelle mondiale et a montré, par exemple, que 30 % de la biomasse des oiseaux était des oiseaux sauvages (70 % des oiseaux d'élevage) et que 4 % de la biomasse des mammifères était des mammifères sauvages (60 % des animaux d'élevage et 36 % des êtres humains, Bar-On et al., 2018). Le déclin de cette faune sauvage depuis plus d'un demi-siècle, et plus largement les modifications de la biodiversité liées aux activités humaines (Barnosky et al., 2011), reposent la question de la conservation de la nature, un enjeu soutenu par plusieurs justifications. Différentes formes de valeurs de la nature ont été avancées pour justifier sa conservation. La valeur instrumentale (les êtres vivants sont utiles aux humains) et intrinsèque (les êtres vivants ont des fins en soi) de la nature sont deux valeurs « traditionnelles » souvent associées à sa conservation (Primack et al., 2012) et faisant l'objet de nombreux travaux, notamment dans le cadre de l'évaluation de la valeur instrumentale de la biodiversité. La valeur esthétique, considérée comme contribuant à la qualité de vie, à la santé et à la vitalité, apportant inspiration, harmonie et paix et reflétant le lien intime entre humains et nature, émane de la valeur instrumentale (Tribot et al., 2018). Récemment, la valeur relationnelle a été proposée (Chan et al., 2016) comme englobant l'ensemble des manières d'interagir avec les autres espèces de la nature. Ces

dernières valeurs participent à l'évolution des concepts d'indicateurs pour la protection des espèces, avec la proposition récente de la notion de contribution de la nature aux populations (Nature's contribution to people) incluant les liens matériels et non-matériels entre nature et humain, reconnaissant le rôle central et omniprésent que joue la culture dans la définition de tous les liens entre les humains et la nature et prenant compte du rôle des savoirs autochtones et locaux dans la compréhension de la contribution de la nature aux populations. (Díaz et al., 2018).

b) Structuration des communautés

L'ensemble de ces travaux ont montré une recomposition de la flore en lien avec les changements climatiques et le déclin des pollinisateurs. Nous avons mis en évidence au cours de cette thèse un remaniement des communautés végétales en plaine au cours de la période 2009-2017, principalement dû à une augmentation des espèces communes annuelles, à préférence thermique élevée et indépendantes des pollinisateurs pour leur reproduction. Nous avons également montré que l'efficacité du service de pollinisation était liée à la présence de ressources naturelles pour les populations d'insectes et que la stabilité du service de pollinisation était liée à l'extensivité de l'agriculture à l'échelle nationale. Les changements de composition des communautés, le déclin ou l'augmentation de certaines espèces résultent habituellement d'une combinaison de facteurs agissant simultanément ou successivement et il est reconnu que d'autres facteurs, non étudiés ici, influencent également la composition des communautés végétales et l'abondance des espèces, que ce soit l'urbanisation, la fragmentation et la perte des habitats semi-naturels, les invasions biologiques... Nous proposons une réflexion sur le phénomène d'homogénéisation des communautés, une des réponses de la biodiversité aux changements globaux correspondant à une perte de diversité entre différents sites (McKinney and Lockwood, 1999; Olden et al., 2004). On parle notamment d'homogénéisation taxonomique des communautés lorsque les communautés deviennent plus similaires, dû à l'apparition et/ou à l'augmentation d'abondance des quelques mêmes espèces et/ou à la disparition d'espèces spécialistes, plus particulières. L'homogénéisation peut aussi être fonctionnelle ou phylogénétique lorsqu'on observe une réduction de la diversité des caractéristiques fonctionnelles des espèces ou des lignées représentées dans les communautés (ou une augmentation de la similarité des caractéristiques fonctionnelles ou phylogénétiques). **Peut-on détecter un phénomène d'homogénéisation biotique sur les composantes taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés végétales en France ?** Des travaux préliminaires réalisés dans le cadre de cette thèse et présentés en Annexe 2 ont essayé d'amorcer une réflexion autour du phénomène d'homogénéisation biotique des communautés végétales en France à l'aide des données floristiques issues de l'observatoire de sciences participatives Vigie-flore. Les premières analyses ont montré que la diversité taxonomique des communautés végétales des mailles changeait au cours du

temps et selon un gradient latitudinal : au nord de la France, la diversité taxonomique à l'échelle de la maille tendait à diminuer quand elle semblait augmenter au sud de la France entre 2009 et 2016. De plus, la flore des placettes du nord de la France semblait s'homogénéiser légèrement plus rapidement que celle du sud sur cette période d'étude. L'hypothèse est que l'on pourrait observer une augmentation de la similarité entre les communautés végétales associée à la perte d'espèces spécialistes au profit d'espèces généralistes en réponse aux changements globaux comme il a été observé en Angleterre ou en Suisse (Bühler and Roth, 2011; Smart et al., 2006). L'analyse du jeu de données Vigie-flore confrontée à des données de traits fonctionnels et à la phylogénie des espèces pourrait permettre d'apporter des éléments de réponses dans les différents habitats et à l'échelle nationale.

c) Extinction des espèces

Ces modifications de la biodiversité en contexte de changement global soulèvent certains enjeux pour la flore sauvage et la faune pollinisatrice. En effet, la recomposition de la flore dans l'espace et les décalages spatiaux des espèces en réponse aux changements globaux font face, d'une part, à la fragmentation du paysage, l'urbanisation et, d'autre part à la spécialisation à l'habitat, aux capacités de dispersion et d'adaptation des espèces notamment. Ces déplacements pourraient constituer un risque pour les réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs si la vitesse des espèces mutualistes n'est pas identique, comme ce qui a été montré pour d'autres taxons (Devictor et al., 2012). Nous proposons **d'évaluer le retard des communautés végétales par rapport à l'augmentation des températures** en comparant la vitesse à laquelle les plantes doivent se déplacer (vitesse du changement climatique) à celle à laquelle elles se déplacent (vitesse du mouvement des plantes), soit le différentiel de la température moyenne annuelle sur la période d'étude et le différentiel de la préférence thermique moyenne des communautés calculée avec un indicateur basé sur la température de l'aire de répartition européenne de l'espèce. Le retard de migration est une préoccupation particulière pour les plantes, parce qu'il pourrait menacer, d'une part, la biodiversité et d'autre part, le stockage du carbone (Corlett and Westcott, 2013). Des conséquences ont été évoquées, elles peuvent résulter des déplacements altitudinaux et latitudinaux des espèces, comme de l'attrition biotique dans les plaines, des écarts entre les distances de déplacement en altitude actuelles et prévues et des extinctions en altitude à long terme (Bertrand et al., 2011; Colwell et al., 2008; Corlett and Westcott, 2013). Aussi, on ignore dans quelle mesure (1) certains facteurs limiteraient la distribution des espèces et rendraient difficile la prédiction de la sensibilité des espèces au changement climatique, (2) la compétition entre espèces pourrait ralentir ou stopper les invasions biologiques, (3) les plantes pourraient s'acclimater au changement climatique in situ, quel en serait le coût et la variabilité entre les espèces (Corlett and Westcott, 2013).

Les décalages spatiaux des espèces de plantes constituent une modification des quantités de ressources disponibles dans l'espace et dans le temps (saisonnalité) pour les pollinisateurs, enjeu déjà bien documenté comme une cause de leurs déclinés actuels (Hallmann et al., 2017; Lister and Garcia, 2018). Quelques travaux documentent des cas de déclinés parallèles entre plantes et pollinisateurs, conséquences de la disparition d'un des intervenants de cette relation mutualiste (Ashman et al., 2004; Balfour et al., 2018; Biesmeijer et al., 2006; Carvell et al., 2006; Scheper et al., 2014). De plus, les décalages phénologiques font face à la tolérance et la plasticité des espèces et posent la question du maintien des relations plantes-pollinisateurs (Memmott et al., 2007). Du point de vue des insectes, les différences dans la phénologie des floraisons des espèces de plantes assurent la complémentarité alimentaire pour les insectes. Du point de vue des plantes, les variations temporelles ou environnementales des activités des espèces pollinisatrices peuvent contribuer à des effets complémentaires sur la pollinisation des communautés végétales (Blüthgen and Klein, 2011). En contexte de changement climatique, les réponses temporelles des espèces via la phénologie constituent des fragilisations des réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs pouvant mener à l'asynchronie entre les espèces, bien qu'il ait été constaté une robustesse de ces réseaux envers les perturbations (Bartomeus et al., 2013a; Cleland et al., 2007; Hegland et al., 2009). Ce qui pose aussi la question de l'efficacité des mesures de conservation pour constituer un réseau permettant le déplacement des espèces et le maintien des relations entre espèces en contexte de changement global en réponse au changement climatique.

Les propositions des sciences de la conservation ont un rôle majeur en contexte de changement global pour favoriser la conservation des espèces, des populations, des communautés, des écosystèmes et des paysages au sens dynamique, c'est-à-dire préserver les capacités des espèces à répondre aux changements globaux. Diverses solutions ont été proposées et mises en œuvre, des travaux récents ont prouvé l'efficacité de ces mesures destinées à conserver les populations d'espèces rares et communes (Devictor et al., 2007; Godet and Devictor, 2018; Rodrigues, 2006). En effet, la diversité des solutions de conservation a été mise en évidence : il s'agit notamment d'outils de conservation traditionnels comme les aires protégées, des solutions plus techniques comme les translocation d'espèces, la création ou la restauration d'habitat (...) et des mesures tenant compte des activités humaines et promouvant un usage durable des ressources naturelles par exemple (Godet and Devictor, 2018). Une question clé reste de savoir où et dans quelle mesure la gestion doit être mise en œuvre pour obtenir des avantages optimaux pour la biodiversité. Une conservation rentable exige de savoir si les avantages pour la biodiversité sont plus importants lorsque la gestion est concentrée dans quelques zones centrales ou dispersées dans le paysage, et comment ces effets varient selon les espèces. Des résultats en milieu agricole ont suggéré que les bénéfices de mesures effectuées sur la

biodiversité sont plus importants lorsque les mesures sont déployées à l'échelle du paysage, notamment dans le cas des espèces spécialistes (Hammers et al., 2016). D'autres travaux dans des réserves naturelles en Allemagne ont montré un déclin dramatique des pollinisateurs ces 30 dernières années, très probablement la conséquence des pratiques agricoles (Hallmann et al., 2017). La mise en place de ces mesures pour permettre de conserver une dynamique de la biodiversité est un enjeu important en contexte de changement global et de temporalité rapide des menaces qui pèsent sur les espèces.

d) Apports de l'implication des citoyens dans les suivis de biodiversité

Les suivis de biodiversité constituent un outil puissant pour étudier les modifications subtiles de la biodiversité. Les programmes de sciences participatives sont des programmes scientifiques (Bonney et al., 2014), mais pas seulement. En impliquant des observateurs dans une démarche volontaire et en conscience dans un projet de recherche, la science participative contribue à l'éducation à la science. Concernant la biodiversité, c'est aussi un outil d'appropriation des enjeux de conservation et de ceux liés au développement durable (Wals et al., 2014). Ainsi, les programmes de sciences participatives, en tant que procédés rigoureux, contribuent à améliorer les efforts de conservation, de gestion des ressources naturelles et de protection de l'environnement par le renforcement des connaissances scientifiques, l'information des politiques et l'encouragement de l'action publique (McKinley et al., 2017). L'implication citoyenne dans la conservation constitue une source de jeux de données uniques (Pocock et al., 2015; Vallet, 2018), une voie pédagogique pour accroître les connaissances naturalistes et scientifiques et un levier de reconnexion émotionnelle à la nature. Ainsi, ces programmes de sciences participatives contribuent à améliorer les efforts de conservation, de gestion des ressources naturelles et de protection de l'environnement par le renforcement des connaissances scientifiques (autant pour la science que pour les observateurs), l'information des politiques (par les indicateurs de biodiversité) et l'engagement citoyen (l'empowerment).

CONCLUSION

Les activités humaines sont la cause de mécanismes puissants de modification de la biodiversité. Depuis la prise de conscience écologique avec les ouvrages d'Aldo Leopold, Rachel Carson ou encore Henry David Thoreau, la recherche caractérise les impacts des activités humaines sur la biodiversité et les réponses spatiales et temporelles des espèces, des populations et des communautés aux pressions d'origine anthropique. Mes travaux contribuent à cet effort général en faisant état des changements au sein de la flore sauvage à l'échelle nationale et constituent des apports nouveaux pour la connaissance scientifique issus de l'analyse des suivis de sciences participatives à long terme. Ainsi, j'ai montré une recomposition des communautés de plantes sauvages en plaine depuis 2009, en lien avec la préférence thermique des espèces. Les espèces annuelles et à préférence thermique élevée, les espèces indépendantes des pollinisateurs pour leur reproduction sont autant d'espèces en augmentation à l'échelle nationale au cours de cette dernière décennie. Des apports méthodologiques ont également été proposés pour compléter la compréhension des réponses des espèces au changement climatique et pour évaluer l'efficacité et la variabilité du service de pollinisation au niveau national. Il reste cependant à établir des liens de causalité clairs entre ces résultats et l'augmentation des températures, d'une part, et le déclin des pollinisateurs, d'autre part, la littérature scientifique ayant déjà apporté de nombreuses présomptions. De plus, ces travaux apportent une preuve supplémentaire que la participation des bénévoles à l'observation de la nature dans le cadre de suivis participatifs de la biodiversité contribue à décrire les bouleversements en cours qui s'opèrent sur la faune et la flore. Ainsi, ces programmes de sciences participatives participent à améliorer les efforts de conservation, de gestion des ressources naturelles et de protection de l'environnement par le renforcement des connaissances scientifiques (autant pour la science que pour les observateurs), l'information des politiques (par les indicateurs de biodiversité) et l'engagement citoyen (l'empowerment). Cette recherche s'ancre finalement dans le champ de la biologie de la conservation et a eu pour objectif de compléter par des preuves empiriques les impacts des humains sur la biodiversité. L'identification des zones géographiques présentant un service de pollinisation limité ou des groupes d'espèces de la flore menacés devrait aider les décideurs politiques et les gestionnaires à mettre en œuvre des stratégies efficaces de conservation de la flore sauvage et de la faune pollinisatrice selon les enjeux soulevés.

RÉFÉRENCES



Agrostemma githago, Fouscaïs, 03/08/2016

Abadie, J.-C. (2008). La nature ordinaire face aux pressions humaines : le cas des plantes communes. Muséum national d'histoire naturelle.

Agreste (2016). Agreste.

Aizen, M.A., Garibaldi, L.A., Cunningham, S.A., and Klein, A.M. (2009). How much does agriculture depend on pollinators? Lessons from long-term trends in crop production. *Annals of Botany* 103, 1579–1588.

Andersen, E., Baldock, D., Bennett, H., Beaufoy, G., Bignal, E., Brouwer, F., Elbersen, B., Eiden, G., Godeschalk, F., Jones, G., et al. (2004). Developing a High Nature Value Farming area indicator.

Andreasen, C., Stryhn, H., and Streibig, J.C. (1996). Decline of the flora in Danish arable fields. *Journal of Applied Ecology* 619–626.

APUR (2004). Atelier parisien d'urbanisme.

Ashman, T.-L., Knight, T.M., Steets, J.A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D.R., Dudash, M.R., Johnston, M.O., Mazer, S.J., Mitchell, R.J., et al. (2004). Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85, 2408–2421.

Aubertin, C., Couvet, D., and Flipo, F. (2016). Une « marchandisation de la nature » ? De l'intégration de la nature en économie. Mauss.

Baessler, C., and Klotz, S. (2006). Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 115, 43–50.

Balfour, N.J., Gandy, S., and Ratnieks, F.L.W. (2015). Exploitative competition alters bee foraging and flower choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69, 1731–1738.

Balfour, N.J., Ollerton, J., Castellanos, M.C., and Ratnieks, F.L.W. (2018). British phenological records indicate high diversity and extinction rates among late-summer-flying pollinators. *Biological Conservation* 222, 278–283.

Barnier, F., Figuet, S., Poncet, L., and Touroult, J. (2018). La biodiversité en France - 100 chiffres expliqués sur les espèces (Paris: UMS PatriNat).

Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., et al. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–57.

Bar-On, Y.M., Phillips, R., and Milo, R. (2018). The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115, 6506–6511.

Barr, C., Bunce, R.G., Clarke, R., Fuller, R., Furse, M., Gillespie, M., Groom, G., Hallam, C., Hornung, M., Howard, D., et al. (1993). Countryside Survey 1990 Main Report.

Bartomeus, I., and Winfree, R. (2013). Pollinator declines: reconciling scales and implications for ecosystem services. F1000Research.

- Bartomeus, I., Ascher, J.S., Wagner, D., Danforth, B.N., Colla, S., Kornbluth, S., and Winfree, R. (2011). Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* *108*, 20645–20649.
- Bartomeus, I., Park, M.G., Gibbs, J., Danforth, B.N., Lakso, A.N., and Winfree, R. (2013a). Biodiversity ensures plant-pollinator phenological synchrony against climate change. *Ecology Letters* *16*, 1331–1338.
- Bartomeus, I., Ascher, J.S., Gibbs, J., Danforth, B.N., Wagner, D.L., Hedtke, S.M., and Winfree, R. (2013b). Historical changes in northeastern US bee pollinators related to shared ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* *110*, 4656–4660.
- Baselga, A., Jimenez-Valverde, A., and Niccolini, G. (2007). A multiple-site similarity measure independent of richness. *Biology Letters* *3*, 642–645.
- Baude, M., Kunin, W.E., Boatman, N.D., Conyers, S., Davies, N., Gillespie, M.A.K., Morton, R.D., Smart, S.M., and Memmott, J. (2016). Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. *Nature* *530*, 85–88.
- Beau, R. (2017). *Éthique de la nature ordinaire: recherches philosophiques dans les champs, les friches et les jardins* (Publications de la Sorbonne).
- Beerling, D.J., and Kelly, C.K. (1997). Stomatal density responses of temperate woodland plants over the past seven decades of CO₂ increase: a comparison of Salisbury (1927) with contemporary data. *American Journal of Botany* *84*, 1572–1583.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., and Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity: Biodiversity and climate change. *Ecology Letters* *15*, 365–377.
- Bentley, L.K., Robertson, M.P., and Barker, N.P. (2018). Range contraction to a higher elevation: the likely future of the montane vegetation in South Africa and Lesotho. *Biodiversity and Conservation*.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.-C., and Gégout, J.-C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* *479*, 517–520.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., et al. (2006). Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* *313*, 351–354.
- Bissardon, M., Guibal, L., and Rameau, J.-C. (1997). CORINE biotopes. Types d'habitats français. (ENGREF, MNHN).
- Bjorkman, A.D., Myers-Smith, I.H., Elmendorf, S.C., Normand, S., Rüger, N., Beck, P.S.A., Blach-Overgaard, A., Blok, D., Cornelissen, J.H.C., Forbes, B.C., et al. (2018). Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature*.
- Blüthgen, N., and Klein, A.-M. (2011). Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology* *12*, 282–291.
- Bonney, R., Shirk, J.L., Phillips, T.B., Wiggins, A., Ballard, H.L., Miller-Rushing, A.J., and Parrish, J.K. (2014). Next Steps for Citizen Science. *Science* *343*, 1436–1437.

- Bowler, D.E., and Böhning-Gaese, K. (2017). Improving the community-temperature index as a climate change indicator. *PLOS ONE* *12*, e0184275.
- Brisse, H., de Ruffray, P., Grandjouan, G., and Hoff, M. (1995). European vegetation survey. La banque de données phytosociologiques " SOPHY ". *Annali di botanica* *LIII*, 191–223.
- Brohan, P., Kennedy, J.J., Harris, I., Tett, S.F.B., and Jones, P.D. (2006). Uncertainty estimates in regional and global observed temperature changes: A new data set from 1850. *Journal of Geophysical Research* *111*.
- Bühler, C., and Roth, T. (2011). Spread of common species results in local-scale floristic homogenization in grassland of Switzerland: Floristic homogenization in Swiss grassland. *Diversity and Distributions* *17*, 1089–1098.
- Cane, J.H., and Tepedino, V.J. (2017). Gauging the Effect of Honey Bee Pollen Collection on Native Bee Communities: Apis pollen depletion and native bees. *Conservation Letters* *10*, 205–210.
- CaraDonna, P.J., Iler, A.M., and Inouye, D.W. (2014). Shifts in flowering phenology reshape a subalpine plant community. *Proceedings of the National Academy of Sciences* *111*, 4916–4921.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., et al. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* *486*, 59–67.
- Carson, R. (1962). *Silent Spring* (United States: Houghton Mifflin).
- Carvell, C., Roy, D.B., Smart, S.M., Pywell, R.F., Preston, C.D., and Goulson, D. (2006). Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. *Biological Conservation* *132*, 481–489.
- Carvell, C., Bourke, A.F.G., Dreier, S., Freeman, S.N., Hulmes, S., Jordan, W.C., Redhead, J.W., Sumner, S., Wang, J., and Heard, M.S. (2017). Bumblebee family lineage survival is enhanced in high-quality landscapes. *Nature* *543*, 547–549.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., Garcia, A., Pringle, R.M., and Palmer, T.M. (2015). Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* *1*, e1400253–e1400253.
- Chan, K.M.A., Balvanera, P., Benessaiah, K., Chapman, M., Díaz, S., Gómez-Baggethun, E., Gould, R., Hannahs, N., Jax, K., Klain, S., et al. (2016). Opinion: Why protect nature? Rethinking values and the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* *113*, 1462–1465.
- Chapin, F.S.I., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., et al. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature* *405*, 234–242.
- Charvolin, F., Micoud, A., and Nyhart, L. (2007). *Des sciences citoyennes ? La question de l'amateur dans les sciences naturalistes*. (Paris: Editions de l'Aube).
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., and Thomas, C.D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* *333*, 1024–1026.
- Cheptou, P.-O., Carrue, O., Rouifed, S., and Cantarel, A. (2008). Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* *105*, 3796–3799.

- Chuine, I. (2010). Why does phenology drive species distribution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3149–3160.
- Chuine, I., Yiou, P., Viovy, N., Seguin, B., Daux, V., and Ladurie, E.L.R. (2004). Grape ripening as a past climate indicator: Historical phenology. *Nature* 432, 289–290.
- Cleland, E.E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H.A., and Schwartz, M.D. (2007). Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 357–365.
- Colwell, R.K., Brehm, G., Cardelus, C.L., Gilman, A.C., and Longino, J.T. (2008). Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics. *Science* 322, 258–261.
- Cooper, A., McCann, T., and Meharg, M.J. (2003). Sampling Broad Habitat change to assess biodiversity conservation action in Northern Ireland. *Journal of Environmental Management* 67, 283–290.
- Cooper, C.B., Dickinson, J., Phillips, T., and Bonney, R. (2007). Citizen Science as a Tool for Conservation in Residential Ecosystems. *Ecology and Society* 12.
- Corlett, R.T., and Westcott, D.A. (2013). Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution* 28, 482–488.
- Coumou, D., and Rahmstorf, S. (2012). A decade of weather extremes. *Nature Climate Change* 2, 491–496.
- Couvet, D., Devictor, V., Jiguet, F., and Julliard, R. (2011). Scientific contributions of extensive biodiversity monitoring. *Comptes Rendus Biologies* 334, 370–377.
- Couvillon, M.J., Fensome, K.A., Quah, S.K., and Schürch, R. (2014a). Summertime blues: August foraging leaves honey bees empty-handed. *Communicative & Integrative Biology* 7, e28821.
- Couvillon, M.J., Schürch, R., and Ratnieks, F.L.W. (2014b). Waggle Dance Distances as Integrative Indicators of Seasonal Foraging Challenges. *PLoS ONE* 9, e93495.
- Cox-Foster, D.L., Conlan, S., Holmes, E.C., Palacios, G., Evans, J.D., Moran, N.A., Quan, P.-L., Briese, T., Hornig, M., Geiser, D.M., et al. (2007). A Metagenomic Survey of Microbes in Honey Bee Colony Collapse Disorder. *Science* 318, 283–287.
- Daily, G. (1997). *Nature's Services* (Washington, DC: Island Press).
- Davey, C.M., Devictor, V., Jonzén, N., Lindström, Å., and Smith, H.G. (2013). Impact of climate change on communities: revealing species' contribution. *Journal of Animal Ecology* 82, 551–561.
- De Frenne, P., Rodriguez-Sanchez, F., Coomes, D.A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellend, M., Bernhardt-Romermann, M., Brown, C.D., Brunet, J., Cornelis, J., et al. (2013). Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 18561–18565.
- Deguines, N., Julliard, R., de Flores, M., and Fontaine, C. (2012). The Whereabouts of Flower Visitors: Contrasting Land-Use Preferences Revealed by a Country-Wide Survey Based on Citizen Science. *PLoS ONE* 7, e45822.

- Deguines, N., Jono, C., Baude, M., Henry, M., Julliard, R., and Fontaine, C. (2014). Large-scale trade-off between agricultural intensification and crop pollination services. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12, 212–217.
- Devictor, V., Godet, L., Julliard, R., Couvet, D., and Jiguet, F. (2007). Can common species benefit from protected areas? *Biological Conservation* 139, 29–36.
- Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., and Jiguet, F. (2008). Birds are tracking climate warming, but not fast enough. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275, 2743–2748.
- Devictor, V., Whittaker, R.J., and Beltrame, C. (2010). Beyond scarcity: citizen science programmes as useful tools for conservation biogeography: Citizen science and conservation biogeography. *Diversity and Distributions* 16, 354–362.
- Devictor, V., van Swaay, C., Brereton, T., Brotons, L., Chamberlain, D., Heliölä, J., Herrando, S., Julliard, R., Kuussaari, M., Lindström, Å., et al. (2012). Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change* 2, 121–124.
- Díaz, S., Pascual, U., Stenseke, M., Martín-López, B., Watson, R.T., Molnár, Z., Hill, R., Chan, K.M.A., Baste, I.A., Brauman, K.A., et al. (2018). Assessing nature’s contributions to people. *Science* 359, 270–272.
- Dickinson, J.L., Zuckerberg, B., and Bonter, D.N. (2010). Citizen Science as an Ecological Research Tool: Challenges and Benefits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41, 149–172.
- Dickinson, J.L., Shirk, J., Bonter, D., Bonney, R., Crain, R.L., Martin, J., Phillips, T., and Purcell, K. (2012). The current state of citizen science as a tool for ecological research and public engagement. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10, 291–297.
- Donald, P.F., Green, R.E., and Heath, M.F. (2001). Agricultural intensification and the collapse of Europe’s farmland bird populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268, 25–29.
- Doxa, A., Bas, Y., Paracchini, M.L., Pointereau, P., Terres, J.-M., and Jiguet, F. (2010). Low-intensity agriculture increases farmland bird abundances in France. *Journal of Applied Ecology* 47, 1348–1356.
- Durka, W., and Michalski, S.G. (2012). Daphne: a dated phylogeny of a large European flora for phylogenetically informed ecological analyses. *Ecology* 93, 2297–2297.
- Ehrlich, P.R., and Ehrlich, A.H. (1992). The value of biodiversity. *Ambio* (Sweden).
- Ehrlich, P.R., and Mooney, H.A. (1983). Extinction, Substitution, and Ecosystem Services. *BioScience* 33, 248–254.
- Ellenberg, H. (1988). *Vegetation ecology of Central Europe* (New York, USA: Cambridge University Press).
- FAO (2011). *Agricultural area*.
- FCBN (2018). *Fédération des Conservatoires botaniques nationaux*.

- Fitter, A.H., and Fitter, R.S.R. (2002). Rapid Changes in Flowering Time in British Plants. *Science* 296, 1689–1691.
- Fitter, A.H., and Peat, H.J. (1994). The Ecological Flora Database. *The Journal of Ecology* 82, 415.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., and Loreau, M. (2005). Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities. *PLoS Biology* 4, e1.
- Fridley, J.D., Vandermast, D.B., Kuppinger, D.M., Manthey, M., and Peet, R.K. (2007). Co-occurrence based assessment of habitat generalists and specialists: a new approach for the measurement of niche width. *Journal of Ecology* 95, 707–722.
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., and Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation* 142, 238–243.
- Fried, G., Petit, S., and Reboud, X. (2010). A specialist-generalist classification of the arable flora and its response to changes in agricultural practices. *BMC Ecology* 10, 1.
- Fried, G., Dessaint, F., and Reboud, X. (2016). Local and regional changes in taxonomic and functional diversity of arable weed communities in Burgundy (France) between the 1970s and the 2000s. *Botany Letters* 163, 359–371.
- Gaba, S., Gabriel, E., Chadœuf, J., Bonneu, F., and Bretagnolle, V. (2016). Herbicides do not ensure for higher wheat yield, but eliminate rare plant species. *Scientific Reports* 6.
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., and Vaissière, B.E. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics* 68, 810–821.
- Garbolino, E., De Ruffray, P., Brisse, H., and Grandjouan, G. (2012). The phytosociological database SOPHY as the basis of plant socio-ecology and phytoclimatology in France. *Biodiversity & Ecology* 4, 177–184.
- Gaston, K., and Fuller, R. (2008). Commonness, population depletion and conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 23, 14–19.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tschamntke, T., Winqvist, C., et al. (2010). Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11, 97–105.
- GIEC (2018). Global warming of 1.5 °C.
- Godet, L. (2010). La « nature ordinaire » dans le monde occidental. *Espace géographique* 39, 295.
- Godet, L., and Devictor, V. (2018). What Conservation Does. *Trends in Ecology & Evolution*.
- Godfray, H.C.J., Blacquiere, T., Field, L.M., Hails, R.S., Petrokofsky, G., Potts, S.G., Raine, N.E., Vanbergen, A.J., and McLean, A.R. (2014). A restatement of the natural science evidence base concerning neonicotinoid insecticides and insect pollinators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, 20140558–20140558.

- Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barančok, P., Benito Alonso, J.L., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Fernández Calzado, M.R., et al. (2012). Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* 2, 111–115.
- Goulson, D., Nicholls, E., Botias, C., and Rotheray, E.L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science* 347, 1255957–1255957.
- Green, R.E. (2005). Farming and the Fate of Wild Nature. *Science* 307, 550–555.
- Grime, J.P. (2000). The Response of Two Contrasting Limestone Grasslands to Simulated Climate Change. *Science* 289, 762–765.
- Grime, J.P., Fridley, J.D., Askew, A.P., Thompson, K., Hodgson, J.G., and Bennett, C.R. (2008). Long-term resistance to simulated climate change in an infertile grassland. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 10028–10032.
- Guetté, A., Carruthers-Jones, J., Godet, L., and Robin, M. (2018). « Naturalité » : concepts et méthodes appliqués à la conservation de la nature. *Cybergeo*.
- Gunderson, C.A., Edwards, N.T., Walker, A.V., O'Hara, K.H., Campion, C.M., and Hanson, P.J. (2012). Forest phenology and a warmer climate - growing season extension in relation to climatic provenance. *Global Change Biology* 18, 2008–2025.
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörrén, T., et al. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* 12, e0185809.
- Hammers, M., Müskens, G.J.D.M., van Kats, R.J.M., Teunissen, W.A., and Kleijn, D. (2016). Concentrating or scattering management in agricultural landscapes: Examining the effectiveness and efficiency of conservation measures. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 235, 51–60.
- Hansen, J., Johnson, D., Lacis, A., Lebedeff, S., Lee, P., Rind, D., and Russell, G. (1981). Climate Impact of Increasing Atmospheric Carbon Dioxide. *Science* 213, 957–966.
- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D.W., and Medina-Elizade, M. (2006). Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, 14288–14293.
- Hansen, J., Sato, M., Kharecha, P., Russell, G., Lea, D.W., and Siddall, M. (2007). Climate change and trace gases. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 365, 1925–1954.
- Haylock, M.R., Hofstra, N., Klein Tank, A.M.G., Klok, E.J., Jones, P.D., and New, M. (2008). A European daily high-resolution gridded data set of surface temperature and precipitation for 1950–2006. *Journal of Geophysical Research* 113.
- Hegland, S.J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjercknes, A.-L., and Totland, Ø. (2009). How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology Letters* 12, 184–195.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., et al. (2007). How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes: Agricultural factors and arthropod biodiversity. *Journal of Applied Ecology* 44, 340–351.

- Henry, P.-Y., Lengyel, S., Nowicki, P., Julliard, R., Clobert, J., Čelik, T., Gruber, B., Schmeller, D.S., Babij, V., and Henle, K. (2008). Integrating ongoing biodiversity monitoring: potential benefits and methods. *Biodiversity and Conservation* 17, 3357–3382.
- Hill, M.O., Preston, C.D., and Roy, D.B. (2004). PLANTATT - Attributes of British and Irish Plants: status, size, life history, geography and habitats (Biological Records Centre NERC Centre for Ecology and Hydrology).
- Hoffmann, A.A., and Sgrò, C.M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* 470, 479–485.
- Hossard, L., Guichard, L., Pelosi, C., and Makowski, D. (2017). Lack of evidence for a decrease in synthetic pesticide use on the main arable crops in France. *Science of The Total Environment* 575, 152–161.
- Huntley, B. (2007). Limitations on adaptation: Evolutionary response to climatic change? *Heredity* 98, 247–248.
- IAU (2012). Institut d'aménagement et d'urbanisme d'Île-de-France.
- Inouye, D.W. (2008). Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology* 89, 353–362.
- INSEE (2014). Institut national de la statistique et des études économiques.
- IPCC (2007). Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Jauzein, P., and Nawrot, O. (2011). Flore d'Île-de-France.
- Jeliazkov, A., Mimet, A., Chargé, R., Jiguet, F., Devictor, V., and Chiron, F. (2015). Impacts of agricultural intensification on bird communities: new insights from a multi-level and multi-facet approach of biodiversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 216, 9–22.
- Johnson, M.F., Hannah, C., Acton, L., Popovici, R., Karanth, K.K., and Weinthal, E. (2014). Network environmentalism: Citizen scientists as agents for environmental advocacy. *Global Environmental Change* 29, 235–245.
- Julve, P. (1998). Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France.
- Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P., and Kessler, M. (2017a). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data* 4, 170122.
- Karger, D.N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., Zimmermann, N.E., Linder, H.P., and Kessler, M. (2017b). Data from: Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas (Dryad Digital Repository).
- Khoshbakht, K., and Hammer, K. (2008). How many plant species are cultivated? *Genetic Resources and Crop Evolution* 55, 925–928.

- Klein, A.-M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., and Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 303–313.
- Klein, A.-M., Brittain, C., Hendrix, S.D., Thorp, R., Williams, N., and Kremen, C. (2012). Wild pollination services to California almond rely on semi-natural habitat: Wild pollination services to California almond. *Journal of Applied Ecology* no-no.
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J., et al. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96, 1266–1274.
- Klotz, S., Kühn, I., and Durka, W. (2002). BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 1–333.
- Knevel, I.C., Bekker, R.M., Bakker, J.P., and Kleyer, M. (2003). Life-history traits of the Northwest European flora: The LEDA database. *Journal of Vegetation Science* 14, 611–614.
- Kovács-Hostyánszki, A., Espíndola, A., Vanbergen, A.J., Settele, J., Kremen, C., and Dicks, L.V. (2017). Ecological intensification to mitigate impacts of conventional intensive land use on pollinators and pollination. *Ecology Letters* 20, 673–689.
- Kovács-Hostyánszki, A., Földesi, R., Báldi, A., Endrédi, A., and Jordán, F. (2019). The vulnerability of plant-pollinator communities to honeybee decline: A comparative network analysis in different habitat types. *Ecological Indicators* 97, 35–50.
- Kreft, H., and Jetz, W. (2007). Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 5925–5930.
- Kremen, C., Williams, N.M., and Thorp, R.W. (2002). Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 16812–16816.
- Kühn, I., Durka, W., and Klotz, S. (2004). BiolFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology: BiolFlor - a plant-trait database. *Diversity and Distributions* 10, 363–365.
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W., and Ronce, O. (2010). Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41, 321–350.
- Leadley, P., Pereira, H.M., Alkemade, R., Fernandez-Manjarrés, J.F., Proença, V., Scharlemann, J.P.W., and Walpole, M.J. (2010). Biodiversity Scenarios: Projections of 21st century change in biodiversity and associated ecosystem services. (Montréal: Secretariat of the Convention on Biological Diversity).
- Lebourgeois, F., Pierrat, J.-C., Perez, V., Piedallu, C., Cecchini, S., and Ulrich, E. (2010). Simulating phenological shifts in French temperate forests under two climatic change scenarios and four driving global circulation models. *International Journal of Biometeorology* 54, 563–581.
- Lechenet, M., Bretagnolle, V., Bockstaller, C., Boissinot, F., Petit, M.-S., Petit, S., and Munier-Jolain, N.M. (2014). Reconciling Pesticide Reduction with Economic and Environmental Sustainability in Arable Farming. *PLoS ONE* 9, e97922.

- Lechenet, M., Dessaint, F., Py, G., Makowski, D., and Munier-Jolain, N. (2017). Reducing pesticide use while preserving crop productivity and profitability on arable farms. *Nature Plants* 3.
- Lenoir, J., Gégout, J.-C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., and Brisse, H. (2008). A Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science* 320, 1768–1771.
- Likens, G.E. (1983). Address of the Past President: Grand Forks, North Dakota; August 1983: A Priority for Ecological Research. *Bulletin of the Ecological Society of America* 64, 234–243.
- Liss, K.N., Mitchell, M.G., MacDonald, G.K., Mahajan, S.L., Méthot, J., Jacob, A.L., Maguire, D.Y., Metson, G.S., Ziter, C., Dancose, K., et al. (2013). Variability in ecosystem service measurement: a pollination service case study. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11, 414–422.
- Lister, B.C., and Garcia, A. (2018). Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 201722477.
- Madre, F., Vergnes, A., Machon, N., and Clergeau, P. (2014). Green roofs as habitats for wild plant species in urban landscapes: First insights from a large-scale sampling. *Landscape and Urban Planning* 122, 100–107.
- Maine, J.J., and Boyles, J.G. (2015). Bats initiate vital agroecological interactions in corn. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112, 12438–12443.
- Manthey, M., and Fridley, J.D. (2009). Beta diversity metrics and the estimation of niche width via species co-occurrence data: reply to Zeleny. *Journal of Ecology* 97, 18–22.
- Maxwell, S.L., Fuller, R.A., Brooks, T.M., and Watson, J.E.M. (2016). The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature* 543, 143–145.
- McCloskey, J.M., and Spalding, H. (1989). A reconnaissance-level inventory of the amount of wilderness remaining in the world. *Ambio* 18, 221–227.
- McKinley, D.C., Miller-Rushing, A.J., Ballard, H.L., Bonney, R., Brown, H., Cook-Patton, S.C., Evans, D.M., French, R.A., Parrish, J.K., Phillips, T.B., et al. (2017). Citizen science can improve conservation science, natural resource management, and environmental protection. *Biological Conservation* 208, 15–28.
- McKinney, M.L., and Lockwood, J.L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 450–453.
- Memmott, J., Craze, P.G., Waser, N.M., and Price, M.V. (2007). Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters* 10, 710–717.
- Menzel, A., and Dose, V. (2005). Analysis of long-term time series of the beginning of flowering by Bayesian function estimation. *Meteorologische Zeitschrift* 14, 429–434.
- Menzel, A., and Fabian, P. (1999). Growing season extended in Europe. *Nature* 397, 659–659.
- Météo France (2018). Météo France.
- Mobaied, S., Machon, N., and Porcher, E. (2015). Ecological specialization and rarity indices estimated for a large number of plant species in France. *Data in Brief* 3, 165–168.

- Moisselin, J.-M., Schneider, M., and Canellas, C. (2002). Les changements climatiques en France au XX^e siècle. Etude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. *La Météorologie* 8, 45.
- Moss, D., and Wyatt, B.K. (1994). The CORINE biotopes project: a database for conservation of nature and wildlife in the European community. *Applied Geography* 14, 327–349.
- Muller, A., Schader, C., El-Hage Scialabba, N., Brüggemann, J., Isensee, A., Erb, K.-H., Smith, P., Klocke, P., Leiber, F., Stolze, M., et al. (2017). Strategies for feeding the world more sustainably with organic agriculture. *Nature Communications* 8.
- Muller, R.A., Curry, J., Groom, D., Jacobsen, R., Perlmutter, S., Rohde, R., Rosenfeld, A., Wickham, C., and Wurtele, J. (2013). Decadal variations in the global atmospheric land temperatures: decadal temperature variations. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 118, 5280–5286.
- Muratet, A., and Machon, N. (2008). Comment sont dispersés les graines et le pollen en ville ? In *Paris sous l’oeil des chercheurs. Tome2.*, (Paris), p.
- Muratet, A., Muratet, M., and Pellaton, M. (2017). *Flore des friches urbaines (Paris)*.
- Normand, S., Treier, U.A., Randin, C., Vittoz, P., Guisan, A., and Svenning, J.-C. (2009). Importance of abiotic stress as a range-limit determinant for European plants: insights from species responses to climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography* 18, 437–449.
- Norris, K. (2004). Managing threatened species: the ecological toolbox, evolutionary theory and declining-population paradigm. *Journal of Applied Ecology* 41, 413–426.
- Olden, J.D., LeRoy Poff, N., Douglas, M.R., Douglas, M.E., and Fausch, K.D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 18–24.
- Ollerton, J., Winfree, R., and Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120, 321–326.
- Ollerton, J., Erenler, H., Edwards, M., and Crockett, R. (2014). Extinctions of aculeate pollinators in Britain and the role of large-scale agricultural changes. *Science* 346, 1360–1362.
- Omar, M., Martin, G., Vallet, J., and Machon, N. (en préparation). Drivers behind temporal composition changes of plant communities over 130 years.
- Paracchini, M.L., Peterson, J.-E., Hoogeveen, Y., Bamps, C., Burfield, I.J., and Van Swaay, C. (2008). High Nature Value Farmland in Europe. An estimate of the distribution patterns on the basis of land cover and biodiversity data.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 637–669.
- Parmesan, C., and Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42.
- Paton, A.J., Brummitt, N., Govaerts, R., Harman, K., Hinchcliffe, S., Allkin, B., and Lughadha, E.N. (2008). Towards Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation: a working list of all known plant species-progress and prospects. *TAXON* 57, 602–611.

- Pauli, H., Gottfried, M., Dullinger, S., Abdaladze, O., Akhalkatsi, M., Alonso, J.L.B., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Calzado, R.F., et al. (2012). Recent Plant Diversity Changes on Europe's Mountain Summits. *Science* 336, 353–355.
- Pellissier, V., Muratet, A., Verfaillie, F., and Machon, N. (2012). Pollination success of *Lotus corniculatus* (L.) in an urban context. *Acta Oecologica* 39, 94–100.
- Penalver, E., Labandeira, C.C., Barron, E., Delclos, X., Nel, P., Nel, A., Tafforeau, P., and Soriano, C. (2012). Thrips pollination of Mesozoic gymnosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 8623–8628.
- Penuelas, J., Filella, I., and Comas, P. (2002). Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 8, 531–544.
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proenca, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-Manjarres, J.F., Araujo, M.B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W.W.L., et al. (2010). Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. *Science* 330, 1496–1501.
- Pescott, O.L., Walker, K.J., Pocock, M.J.O., Jitlal, M., Outhwaite, C.L., Cheffings, C.M., Harris, F., and Roy, D.B. (2015). Ecological monitoring with citizen science: the design and implementation of schemes for recording plants in Britain and Ireland. *Biological Journal of the Linnean Society* 115, 505–521.
- Petit, S., Munier-Jolain, N., Bretagnolle, V., Bockstaller, C., Gaba, S., Cordeau, S., Lechenet, M., Mézière, D., and Colbach, N. (2015). Ecological Intensification Through Pesticide Reduction: Weed Control, Weed Biodiversity and Sustainability in Arable Farming. *Environmental Management* 56, 1078–1090.
- Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., and Green, R.E. (2011). Reconciling Food Production and Biodiversity Conservation: Land Sharing and Land Sparing Compared. *Science* 333, 1289–1291.
- Phalan, B., Green, R.E., Dicks, L.V., Dotta, G., Feniuk, C., Lamb, A., Strassburg, B.B.N., Williams, D.R., Ermgassen, E.K.H.J. z., and Balmford, A. (2016). How can higher-yield farming help to spare nature? *Science* 351, 450–451.
- Pittelkow, C.M., Liang, X., Linquist, B.A., van Groenigen, K.J., Lee, J., Lundy, M.E., van Gestel, N., Six, J., Venterea, R.T., and van Kessel, C. (2015a). Productivity limits and potentials of the principles of conservation agriculture. *Nature* 517, 365–368.
- Pittelkow, C.M., Linquist, B.A., Lundy, M.E., Liang, X., van Groenigen, K.J., Lee, J., van Gestel, N., Six, J., Venterea, R.T., and van Kessel, C. (2015b). When does no-till yield more? A global meta-analysis. *Field Crops Research* 183, 156–168.
- Pocock, M.J.O., Roy, H.E., Preston, C.D., and Roy, D.B. (2015). The Biological Records Centre: a pioneer of citizen science. *Biological Journal of the Linnean Society* 115, 475–493.
- Poinar, G.O., and Danforth, B.N. (2006). A Fossil Bee from Early Cretaceous Burmese Amber. *Science* 314, 614–614.
- Pointereau, P., Paracchini, M.L., Terres, J.-M., Jiguet, F., Bas, Y., and Biala, K. (2007). Identification of High Nature Value farmland in France through statistical information and farm practice surveys.

- Pointereau, P., Doxa, A., Coulon, F., Jiguet, F., and Paracchini, M.L. (2010). Analysis of spatial and temporal variations of High Nature Value farmland and links with changes in bird populations: a study on France.
- Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Dean, R., Marris, G., Brown, M.A., Jones, R., Neumann, P., and Settele, J. (2010a). Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe. *Journal of Apicultural Research* 49, 15–22.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., and Kunin, W.E. (2010b). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution* 25, 345–353.
- Potts, S.G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H.T., Biesmeijer, J.C., Breeze, T.D., Dicks, L.V., Garibaldi, L.A., Hill, R., Settele, J., and Vanbergen, A.J. (2016). IPBES (2016). The assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production. (Bonn, Germany: Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services).
- Primack, R.B., Sarrazin, F., and Lecomte, J. (2012). *Biologie de la conservation* (Paris).
- Proctor, M., Yeo, P., and Lack, A. (1996). *The Natural History of Pollination* (Timber, Portland, OR).
- Provendier, D. (2017). *Urbio. Biodiversité des aires urbaines: fiches de synthèse des travaux de recherche*.
- Pywell, R.F., Heard, M.S., Woodcock, B.A., Hinsley, S., Ridding, L., Nowakowski, M., and Bullock, J.M. (2015). Wildlife-friendly farming increases crop yield: evidence for ecological intensification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282, 20151740.
- Rabinowitz, D. (1981). Seven forms of rarity. p.
- Ramírez, S.R., Gravendeel, B., Singer, R.B., Marshall, C.R., and Pierce, N.E. (2007). Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature* 448, 1042–1045.
- Ramos-Jiliberto, R., Moisset de Espanés, P., Franco-Cisterna, M., Petanidou, T., and Vázquez, D.P. (2018). Phenology determines the robustness of plant–pollinator networks. *Scientific Reports* 8.
- Redhead, J.W., Woodcock, B.A., Pocock, M.J.O., Pywell, R.F., Vanbergen, A.J., and Oliver, T.H. (2018). Potential landscape-scale pollinator networks across Great Britain: structure, stability and influence of agricultural land cover. *Ecology Letters*.
- Ren, D. (1998). Flower-Associated Brachycera Flies as Fossil Evidence for Jurassic Angiosperm Origins. *Science* 280, 85–88.
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S.S., Klein, A.M., Mayfield, M.M., et al. (2008). Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters* 11, 499–515.
- Robinson, R.A., and Sutherland, W.J. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39, 157–176.
- Rodrigues, A.S.L. (2006). Are global conservation efforts successful? *Science* 313, 1051–1052.

- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., and Pounds, J.A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57–60.
- Rosenzweig, C., Karoly, D., Vicarelli, M., Neofotis, P., Wu, Q., Casassa, G., Menzel, A., Root, T.L., Estrella, N., Seguin, B., et al. (2008). Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature* 453, 353–357.
- Roy, D.B., and Sparks, T.H. (2000). Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology* 6, 407–416.
- de Ruffray, P., Brisse, H., Grandjouan, G., and Hoff, M. (1989). «SOPHY», une banque de données phytosociologiques: son intérêt pour la Conservation de la nature. Actes du colloque «Plantes sauvages et menacées de France: bilan et protection». Brest, 8-10 octobre 1987. (Brest: BRG, Paris), pp. 129–150.
- Rumpf, S.B., Hülber, K., Klöner, G., Moser, D., Schütz, M., Wessely, J., Willner, W., Zimmermann, N.E., and Dullinger, S. (2018). Range dynamics of mountain plants decrease with elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115, 1848–1853.
- Sala, O.E., Chapin, S.F.I., Arnesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Hueneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A.P., et al. (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287, 1770–1774.
- Sánchez-Bayo, F., Goulson, D., Pennacchio, F., Nazzi, F., Goka, K., and Desneux, N. (2016). Are bee diseases linked to pesticides? A brief review. *Environment International* 89–90, 7–11.
- Scheper, J., Reemer, M., van Kats, R., Ozinga, W.A., van der Linden, G.T.J., Schaminée, J.H.J., Siepel, H., and Kleijn, D. (2014). Museum specimens reveal loss of pollen host plants as key factor driving wild bee decline in The Netherlands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 17552–17557.
- Schwartz, M.D., Ahas, R., and Aasa, A. (2006). Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere. *Global Change Biology* 12, 343–351.
- Sheridan, J.A., and Bickford, D. (2011). Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change* 1, 401–406.
- Smart, S.M., Thompson, K., Marrs, R.H., Le Duc, M.G., Maskell, L.C., and Firbank, L.G. (2006). Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273, 2659–2665.
- Smith, T.M., and Reynolds, R.W. (2005). A Global Merged Land–Air–Sea Surface Temperature Reconstruction Based on Historical Observations (1880–1997). *Journal of Climate* 18, 2021–2036.
- Soulé, M.E. (1985). What Is Conservation Biology? *BioScience* 35, 727–734.
- Spichiger, R.-E., Savolainen, V.V., Figeat, M., and Jeanmonod, D. (2009). Botanique systématique des plantes à fleurs, une approche phylogénétique nouvelle des angiospermes des régions tempérées et tropicales. (Lausanne).
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C., and Tschardt, T. (2002). Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* 83, 1421–1432.

Steinbauer, M.J., Grytnes, J.-A., Jurasinski, G., Kulonen, A., Lenoir, J., Pauli, H., Rixen, C., Winkler, M., Bardy-Durchhalter, M., Barni, E., et al. (2018). Accelerated increase in plant species richness on mountain summits is linked to warming. *Nature*.

Stokes, D.L. (2018). Why conserving species in the wild still matters. *Biodiversity and Conservation* 27, 1539–1544.

Stott, P.A., Tett, S.F.B., Jones, G.S., Allen, M.R., Mitchell, J.F.B., and Jenkins, G.J. (2000). External Control of 20th Century Temperature by Natural and Anthropogenic Forcings. *Science* 290, 2133–2137.

Stout, J.C., and Morales, C.L. (2009). Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* 40, 388–409.

Strayer, D., Glitzenstein, J.S., Jones, C.G., Kolasa, J., Likens, G.E., McDonnell, M.J., Parker, G.G., and Pickett, S.T.A. (1986). Long-term ecological studies: an illustrated account of their design, operation, and importance to ecology. (Millbrook, New York: Institute of Ecosystem Studies).

Sumner, D.A., and Boriss, H. (2006). Bee-economics and the leap in pollination fees. *Agricultural and Resource Economics Update* 9, 9–11.

Sutcliffe, O.L., and Kay, Q.O.N. (2000). Changes in the arable flora of central southern England since the 1960s. *Biological Conservation* 93, 1–8.

Suttle, K.B., Thomsen, M.A., and Power, M.E. (2007). Species Interactions Reverse Grassland Responses to Changing Climate. *Science* 315, 640–642.

Teillard, F., Jiguet, F., and Tichit, M. (2015). The Response of Farmland Bird Communities to Agricultural Intensity as Influenced by Its Spatial Aggregation. *PLoS ONE* 10, e0119674.

Teillard, F., Doyen, L., Dross, C., Jiguet, F., and Tichit, M. (2017). Optimal allocations of agricultural intensity reveal win-no loss solutions for food production and biodiversity. *Regional Environmental Change* 17, 1397–1408.

THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161, 105–121.

Theobald, E.J., Ettinger, A.K., Burgess, H.K., DeBey, L.B., Schmidt, N.R., Froehlich, H.E., Wagner, C., HilleRisLambers, J., Tewksbury, J., Harsch, M.A., et al. (2015). Global change and local solutions: Tapping the unrealized potential of citizen science for biodiversity research. *Biological Conservation* 181, 236–244.

Thomson, D.M. (2006). Detecting the effects of introduced species: a case study of competition between *Apis* and *Bombus*. *Oikos* 114, 407–418.

Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T., and Prentice, I.C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102, 8245–8250.

Tison, J.-M., and de Foucault, B. (2014). *Flora Gallica. Flore de France*. Société botanique de France. (Mèze, France).

- Torres, A.-C., Prévot, A.-C., Nadot, S., Zheng, C., Martin, G., and Vergnes, A. (en préparation). Habitat heterogeneity in community gardens promotes spontaneous plants richness.
- Tribot, A.-S., Deter, J., and Mouquet, N. (2018). Integrating the aesthetic value of landscapes and biological diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285, 20180971.
- Turcati, L. (2011). Mesurer la biodiversité pour comprendre l'effet des perturbations sur les communautés végétales : apport des caractéristiques écologiques et évolutives des espèces. Paris 6.
- Vallet, J. (2017). La richesse de la flore vasculaire du CBNBP en quelques chiffres. In *Les indicateurs flore et végétation d'Île-de-France*, (Paris: Conservatoire botanique national du Bassin parisien), p. 14.
- Vallet, J. (2018). Sciences participatives et professionnelles : Quelles contributions à la connaissance floristique ? In *Les indicateurs flore et végétation d'Île-de-France*, (Paris: Conservatoire botanique national du Bassin parisien), p. 15.
- Vanbergen, A.J., and Initiative, the I.P. (2013). Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11, 251–259.
- Vázquez, D.P., Gianoli, E., Morris, W.F., and Bozinovic, F. (2017). Ecological and evolutionary impacts of changing climatic variability: Impacts of changing climatic variability. *Biological Reviews* 92, 22–42.
- Vermeulen, A.T., Hensen, A., Popa, M.E., van den Bulk, W.C.M., and Jongejan, P.A.C. (2011). Greenhouse gas observations from Cabauw Tall Tower (1992–2010). *Atmospheric Measurement Techniques* 4, 617–644.
- Vitasse, Y., François, C., Delpierre, N., Dufrêne, E., Kremer, A., Chuine, I., and Delzon, S. (2011). Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees. *Agricultural and Forest Meteorology* 151, 969–980.
- Vitousek, P.M. (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277, 494–499.
- Wals, A.E.J., Brody, M., Dillon, J., and Stevenson, R.B. (2014). Convergence Between Science and Environmental Education. *Science* 344, 583–584.
- Wentz, F.J., Ricciardulli, L., Hilburn, K., and Mears, C. (2007). How Much More Rain Will Global Warming Bring? *Science* 317, 233–235.
- Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30, 279–338.
- Wilcock, C., and Neiland, R. (2002). Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science* 7, 270–277.
- Wilson, J.S., Forister, M.L., and Carril, O.M. (2017). Interest exceeds understanding in public support of bee conservation. *Frontiers in Ecology and the Environment* 15, 460–466.
- Wittig, R., and Becker, U. (2010). The spontaneous flora around street trees in cities—A striking example for the worldwide homogenization of the flora of urban habitats. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 205, 704–709.

Wolf, A.A., Zavaleta, E.S., and Selmants, P.C. (2017). Flowering phenology shifts in response to biodiversity loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114, 3463–3468.

Wood, C.M., Smart, S.M., Bunce, R.G.H., Norton, L.R., Maskell, L.C., Howard, D.C., Scott, W.A., and Henrys, P.A. (2017). Long-term vegetation monitoring in Great Britain – the Countryside Survey 1978–2007 and beyond. *Earth System Science Data* 9, 445–459.

Woodall, C.W., Oswald, C.M., Westfall, J.A., Perry, C.H., Nelson, M.D., and Finley, A.O. (2009). An indicator of tree migration in forests of the eastern United States. *Forest Ecology and Management* 257, 1434–1444.

Zulian, G., Maes, J., and Paracchini, M.L. (2013). Linking Land Cover Data and Crop Yields for Mapping and Assessment of Pollination Services in Europe. *Land* 2, 472–492.

ANNEXES



Annexe 1- Liste des 321 observateurs impliqués dans le suivi Vigie-flore.

Abadie Jean-Claude, Abadie Juliet, Abraham Christelle, Aguetant Laurent, Allemand Denis, Anglaret Cédric, Arnould Loic, Arondel Bruno, Association Asterella, Association Les Amis Du Jardin Botanique Littoral Paul Jovet, Association Les Marais Du Verdier, Association Tela Botanica, Aupoix Alain, AUTRET Françoise, Avenas Élise, Avril Damien, Balard Yvette, Balloux Gabriel, Baradat Mathilde, Barbet-Massin Morgane, Barreda Flavie, Bastin André, Batsere Françoise, Baudet Nicolas, Baurens-Franc Christophe, Bebin Clément, Bégin Sophie, Benezet Ruddy, Béraud Jean-Marc, Berger Romain, Biancardini Famille, Bircker Loic, Bodiguel Brigitte, Boisbineuf Christelle, Boissier Marc, Bonnafoux Florence, Bonnafoux Vincent, Bonneau Pierre, Bonneil Philippe, Bos Nathalie, Bosquet Christian, Bouard Hervé, Boudies Catherine, Bouffard Frédéric, Bouligand Sandrine, Boutegege Serge, Bouveris Nicole, Bouvier Chantal, Brajon Émilie, Brasseur Jean-Emmanuel, Breuil Anne, Briand Françoise, Brin Antoine, Buckvald Nathalie, Bultel Yvan, Burchianti Mireille, Busch Geneviève, Callewaert Pierre, Calme Catherine, Calmet Claire, Camenen-Houdayer Danièle Canel Celie, Canevet Marie-Françoise, Caron Matthieu, Casenave Isabelle, Catieau Alexis, Causeur Nicole, Cellier Pierre, Chabanois Gérard, Chamaux Jérôme, Chammard Émilie, Chappert-Bessiere Joceline, Chapuis Gabriel, Chardinal Sophie, Chatelain Marion, Cherrier Camille, Chevalier Adeline, Chevalier Richard, Chiffolleau Bertrand, Cholet Jérémie, Clochard Alain, Cocquempot Marine, Coiffard Clément, Collectivité Territoriale (Reserve Naturelle) Poupart, Conservatoire Botanique National Du Bassin Parisien Cbnbp, Coupiac Louis, Couric Pauline, Crouzet Pierre, Cuille Rosalie, Danet Pierre, De Chastenet Cedissia, De Kerimel Aymeric, De La Brosse Caroline, Delafoy Arielle, Delisle Pascal, Delphin Chantal, Deschates Aurelien, Desvois Régine, Devers Florence, Dezerald Hervé, Dole Nicolas, Domenech Boris, Douard Anne, Douarre Marie, Druetz Flora, Dubosc Sarah, Duffaut Philippe, Dumas Françoise, Dumez Nicolas, Durand Alexandre, Duron Quiterie, Duytschaever Francis, Engel Geneviève, Eriksson Marion, Esnault Sarah, Etcheverry Georgette, Farcat Charlotte, Fatz Pierre-Marie, Féral Camille, Fernandes Val, Filleur Lucas, Fournel Isabelle, Fourvel Jean-Marc, Fried Guillaume, Galerme Jean Baptiste, Galerme Jean Pierre, Garnier Boudier Joanne, Gatto Claire, Gaudry Jérôme, Gauthier Jacques, Gelin Muriel, Gelmetti Anne Marie, Geneix Gilles, Georganidis Michèle, Germaine Clémence, Ghesquiere Jean-Christophe, Ghestem Murielle, Goguet Liselotte, Gombault Clémentine, Gorremans Jean-Luc, Gotteland Pierre, Gourdel Laurence, Gourlin Benjamin, Grange Milena, Grignon Céline, Guais Daniel, Guichard Bernard, Guiller Clémence, Guittet Jean, Haeffner Hugues, Haenggi Philippe, Hance Emmanuel, Happe David, Heuze Sylvère, Hillion Jeanne, Hubert Eric, Hugot Nicolas, Huve Rosalia, Indorf Marc-Frederic, Jacot Pierre-Alain, Jagoda Daniel, Jardin Botanique Besançon, Jargeat Patricia, Javaux Benjamin, Jaymond Delphine, Joset Henri, Jourdan Christine, Joyaux Sandrine, Jullin Franck, Kania Daniel, Laffargue Lucie, Lafon Céline, Lagier Anne-Marie, Lallemand Johann, Lambert Cécile, Lamouroux Paule, Lanciaux Maxime, Lantuejoul Eric, Larbouillat Annick, Lavalie Jeanne, Le Fur Patrick, Le Garrec Sandra, Leblanc Marie, Leclerc Catherine, Leduc Vinciane, Lefebvre Manon, Lekieffre Alix, Lemoine Yves, Lemouzy Claire, Leneveu Justine, Lenne Patricia, Lepage Elen, Lequeuvre Charly, Lerat Christine, Lerat Elodie, Lesné Sébastien, Leveslin Gérard, Leviol Isabelle, Levy-Leonesio Patricia, Locqueville Jonathan, Lodziak Michel, Lonchamp Jean-Pierre, Longeot Yves, Luciani Bernadette, Luigi Catherine, Mace Bruno, Machon Nathalie, Magrou Nathalie, Maguet Nicole, Marchal Pierre-Luc, Marsteau Christine, Martin Gabrielle, Martin Hilaire, Martin Nicolas, Martinelli Marion, Masonnave François, Massouh Jacques, Master Promo, Mathieu Daniel, Mathieu Joël, Maurel Noëlie, Meyer Claire-Lise, Michel Prisca, Mistarz Margaux, Mollereau Aurore, Monferrand Christophe, Monthus Alain, Montpied Pierre, Moragues Angels, Morelon Stéphanie, Morin Delphine, Morlon Claire, Motard Éric, Muratet Audrey, Mutuel Arnaud, Naudin Marie-Noëlle, Nesty Matthieu, NettleShip-Begin Pierre, Neveu Dany, Nonglaton Gilles, Noraz Éloïse, Onf Bergerie, Ostermann Lukas, Oszczak Joëlle, Oudot Le Secq Marie-Pierre, Parachout Marie, Pascal Marie-Élise, Pelatan François, Pellecuer Hélène, Perret Jeannette, Peyrard Morgan, Picard Francis, Pichard Adeline, Pirot Manuel, Plessier Claudine, Politi Bertoncini Alzira, Ponchant Monique, Pons Virginie, Porcher Pascale, Quénaon Christine, Ravot Charlotte, Raynaud Xavier, Réal Juliette, Régentête

Christine, Rémaud Dominique, Rémaud Marie Bernadette, Renault Gérard, Réserve Naturelle Nationale Saint-Mesmin, Ressayre Patrick, Revault Pascal, Riberol Lionel, Rist Delphine, Rivière Yann, Robert Jean-Louis, Rodrigues Mélanie, Ropars Lise, Rossier Dominique, Rouger Caroline, Roussel Dany, Rouveyrol Paul, Sahl Amandine, Sanson Karine, Sapaly Élise, Sartre Isabelle, Scheidegger Anne, Serret Patrick, Signoret Sandrine, Silberfeld Thomas, Sonnevile Hèle, Soulas Patrick, Spicher Fabien, Stratmains Emmanuel, Tasso Dominique, Tauran Julien, Texier-Pauton Élodie, Thébault Ludovic, Thiebaut David, Thys Évelyne, Tinchant Anne, Tinguy Hugues, Torre Fabrice, Tositti Arnaud, Toty Anne, Truong Minh-Xuan, Turcati Laure, Tzvetan Gwladys Mai, Valette Nicolas, Van Panhuys-Sigler Michèle, Vérite Vincent, Viallon Camille, Vidal Rodolphe, Videlot Vincent, Vilard Vanessa, Villeneuve Aurélie, Virton-Lavorel Anthony, Wahl Marie-Salomé, Waligorski Stanislas, Wernert Dominique, Wolff Anne, Ybres Nicolas.



Vicia cracca, Régine Bouyat, Vigie-floriste

Annexe 2 - Bilan de la bourse GDR-EcoStat

Descriptif : Nous proposons une analyse inédite de la dynamique spatiale et temporelle de la flore sauvage d'Île-de-France. Nous souhaitons caractériser la distribution spatiale et temporelle de la diversité entre sites pour quantifier le phénomène d'homogénéisation et d'hétérogénéisation biotique sur les composantes taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés. Les données issues du programme Vigie-flore semblent mettre en évidence une différenciation de la flore sauvage en Île-de-France, soulignant son ampleur très différente d'un type d'habitat à l'autre. Cette différenciation s'avère être liée à la perte d'espèces communes entre les communautés des milieux très anthropisés en Île-de-France.

Bénéficiaire : Gabrielle Martin

Laboratoire d'origine :

Centre d'Écologie et des Sciences de la Conservation (CESCO)

UMR 7204 CNRS, Université Pierre et Marie Curie, MNHN

Equipe Bases Ecologiques de la Conservation

Laboratoire d'accueil :

Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM)

UMR 5554 Université Montpellier 2, CNRS, IRD

Équipe Biodiversité: Dynamique, Interactions et Conservation

Thèmes concernés du GdR : Sciences participatives et Communautés

Contexte scientifique de la proposition (état de l'art) :

L'altération des écosystèmes par les activités humaines et la dispersion favorisée des espèces exotiques influencent la distribution des espèces et le fonctionnement des écosystèmes. L'homogénéisation biotique est l'une des conséquences des changements globaux sur la biodiversité et correspond à une perte de diversité entre différents sites. On parle notamment d'homogénéisation taxonomique des communautés lorsque les communautés deviennent plus similaires, dû à l'apparition et/ou à l'augmentation d'abondance des quelques mêmes espèces. L'homogénéisation peut aussi être fonctionnelle ou phylogénétique lorsqu'on observe une augmentation de la diversité des caractéristiques fonctionnelles des espèces ou des lignées représentées dans les communautés.

Les suivis de biodiversité à large échelle permettent de caractériser, et parfois de comprendre, ces phénomènes. Les suivis d'espèces de plantes communes à grande échelle, effectués notamment en Suisse et en Grande-Bretagne, ont souligné par exemple une augmentation de la similarité entre communautés végétales associée à la perte d'espèces spécialistes au profit d'espèces généralistes.

Le phénomène d'homogénéisation biotique est l'un des phénomènes que l'observatoire Vigie-flore permet d'étudier. Une première analyse semble démontrer que l'ampleur du phénomène est très différente d'un type d'habitat à un autre. Les milieux très anthropisés tels que les milieux agricoles pâtissent d'une perte plus ou moins aléatoire d'espèces dans leurs communautés ce qui aurait pour effet de les rendre de plus en plus différentes taxonomiquement, plutôt que de plus en plus homogènes. La poursuite de cette étude dans le cadre du GdR-Statistiques permettra de préciser ces résultats et de décliner l'analyse pour les autres types de diversité tels que la diversité fonctionnelle et la diversité phylogénétique.

Objectifs et faisabilité du projet :

Cette étude aura pour objectifs de mettre en évidence un effet d'homogénéisation ou d'hétérogénéisation biotique entre communautés floristiques de différents milieux, de comprendre quelles perturbations induisent un tel phénomène et quelles sont les espèces concernées.

Cette étude s'appuiera sur l'analyse du jeu de données de l'observatoire Vigie-flore, programme de recherche de sciences participatives de Vigie-Nature. Vigie-flore a conduit à l'élaboration d'un protocole rigoureux permettant de récolter des données standardisées et propose aux botanistes

volontaires de suivre les changements de l'abondance des espèces végétales les plus communes en France. Le plan d'échantillonnage systématique conditionne la qualité du suivi et permet d'avoir des données représentatives de la flore du territoire. A ce jour, la base de données est riche de 8 années de relevés floristiques pour l'Île-de-France et 6 années pour le reste de la métropole pour un total de 425 mailles suivies (1 maille=1km², unité d'échantillonnage du programme Vigie-flore).

Les méthodes d'analyses consisteront à confronter ces données à des données de paysage ou d'utilisation du sol, ainsi qu'à des données sur les traits fonctionnels et la phylogénie des espèces.

L'analyse de ces données dans le cadre du GdR-Statistiques par la mise en place d'une collaboration entre le CESCO et l'ISEM pourrait permettre d'apporter des éléments de réponses aux différentes questions évoquées.

Motivations du séjour dans le laboratoire d'accueil (références aux travaux antérieurs des équipes impliquées dans le projet) :

Cette bourse GdR-Statistiques constitue une opportunité de mettre en place une collaboration entre le CESCO et l'ISEM pour travailler autour des thématiques de sciences participatives sur l'écologie des communautés végétales. De tels travaux autour de l'homogénéisation biotique des communautés ont déjà été entrepris par des chercheurs de ces deux équipes, pour certains élaborés à partir de données issues du programme de sciences participatives STOC (Suivi Temporel des Oiseaux Communs) et ont montré par exemple un effet d'homogénéisation fonctionnelle des communautés d'oiseaux de milieux perturbés, selon un gradient d'urbanisation ou de fragmentation du paysage (Devictor et al. 2007a, Devictor et al. 2007b, Devictor et al. 2008, Clavel et al. 2010). La bourse GdR-Statistiques me semble être une opportunité pertinente pour développer un travail dans le cadre de la thèse que je mène sous la tutelle d'Emmanuelle Porcher (CESCO, MNHN) et de Nathalie Machon (CESCO, MNHN) et qui a pour objet l'écologie des communautés végétales des milieux agricoles et urbains. De plus, une telle étude constituerait une opportunité de valoriser les données de sciences participatives issues de l'observatoire de la flore sauvage Vigie-flore, programme mis en place dans le cadre de deux thèses effectuées au CESCO (Abadie 2008, Turcati 2011). Des suivis de la flore commune à large échelle ont déjà apporté des résultats sur la compréhension du phénomène d'homogénéisation taxonomique en Grande-Bretagne et en Suisse (Firbank et al. 2003, Büller & Roth 2011). Une collaboration avec Vincent Devictor (ISEM), un spécialiste des questions d'homogénéisation biotique et de mesure de la biodiversité, serait une opportunité de mener une analyse de ce phénomène pour les communautés végétales de France à différents niveaux, taxonomique, fonctionnel et phylogénétique, à partir des données issues de ce programme de sciences participatives Vigie-flore.

Références dans le domaine :

- Abadie J.-C. 2008. La nature ordinaire face aux pressions humaines: le cas des plantes communes. Méthode de suivis et évaluation de l'impact des activités humaines. Ph.D. Thesis, MNHN, France
- Büller C. & Roth T. 2011. Spread of common species results in local-scale floristic homogenization in grassland of Switzerland. *Diversity and Distributions* 17, 1089-1098
- Clavel J., Julliard R. and V. Devictor, 2010. Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Front. Ecol. Environ.* 2: 222-228.
- Devictor V., R. Julliard, J. Clavel, F. Jiguet, A. Lee and D. Couvet. 2008. Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. *Global Ecol Biogeogr.* 17: 252-261.
- Devictor, V. Julliard, R. Couvet, D. Lee, A. Jiguet, F. (2007a) The functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conservation Biology* 21, 741-751.
- Devictor, V. Julliard, R. Jiguet, F. Couvet, D. (2007b) Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117, 507-514.
- Firbank L.G, Barr C.J, Bunce R.G.H, Furse M.T, Haines-Young R, Hornung M, Howard D.C, Sheail J, Sier A, Smart S.M . 2003. Assessing stock and change in land cover and biodiversity in GB: an introduction to Countryside Survey 2000. *Journal of Environmental Management* 67(3): 207-218
- Turcati L. 2011. Mesurer la biodiversité pour comprendre l'effet des perturbations sur les communautés végétales : apport des caractéristiques écologiques et évolutives des espèces. Ph.D. Thesis, MNHN, France

Étude du phénomène d'homogénéisation biotique des communautés végétales en France à l'aide des données issues de programme de sciences participatives

Bénéficiaire : Gabrielle Martin (doctorante 2^{ème} année)

Laboratoire d'origine :

Centre d'Écologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), UMR 7204 CNRS, Université Pierre et Marie Curie, MNHN, Équipe Bases Ecologiques de la Conservation
Encadrement : Emmanuelle Porcher, Nathalie Machon

Laboratoire d'accueil :

Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM), UMR 5554 Université Montpellier 2, CNRS, IRD, Équipe Biodiversité: Dynamique, Interactions et Conservation - BioDICée
Encadrement : Vincent Devictor

Thèmes concernés du GdR : Sciences participatives et Communautés

Contexte de la bourse :

Nous proposons une analyse inédite de la dynamique spatiale et temporelle de la flore sauvage de France. Nous souhaitons caractériser la distribution spatiale et temporelle de la diversité entre sites pour quantifier le phénomène d'homogénéisation biotique sur les composantes taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés végétales à partir des données issues du programme de sciences participatives Vigie-flore. Ce projet s'inscrit dans le cadre de ma thèse qui a pour objet de comprendre quels sont les facteurs déterminant la composition des communautés végétales en milieux anthropisés.

Bilan actuel de la collaboration :

La bourse GDR-Statistiques a permis un séjour de 3 semaines au sein de l'ISEM à Montpellier. L'objet de ce séjour était de réaliser une analyse de la dynamique spatiale et temporelle de la flore sauvage de France à partir des données de suivi de sciences participatives de l'observatoire Vigie-flore. Cette analyse consistait à décrire le phénomène d'homogénéisation biotique des communautés végétales en France, d'en déterminer les drivers externes et de définir la contribution des différentes espèces à la tendance générale de l'originalité fonctionnelle des communautés végétales échantillonnées au cours du temps.

Les réflexions menées dans le cadre de cette collaboration ont permis d'isoler plusieurs questions :

(1) Est-ce que le phénomène d'homogénéisation biotique des communautés végétales a lieu ? Si oui, est-il lié à une fluctuation de la richesse ou à un changement de composition des communautés ? Comment le phénomène est-il distribué dans l'espace ? Dans le temps, est-ce que l'on observe une accélération du phénomène dans certains espaces ?

(2) Comment expliquer les phénomènes observés ? La diversité, la structure et la

composition des communautés sont-elles affectées par le climat ? Est-ce que l'impact du climat et des autres composantes, comme les changements d'usage des sols, s'additionnent ?

(3) Quelle est la contribution des espèces au phénomène d'homogénéisation biotique ? Est-ce que l'on observe des changements de diversité fonctionnelle qui pourraient se traduire par des changements des valeurs des traits moyens des communautés, où le trait moyen d'une communauté correspond à la moyenne des valeurs de chaque espèce de la communauté pondéré par leur abondance pour un trait fonctionnel considéré ? Y a-t-il des changements des valeurs de traits moyens des communautés pour des traits fonctionnels comme la hauteur des plantes, la surface foliaire, l'humidité atmosphérique optimale ou la température adéquate au développement des espèces ? Quels sont les variations du trait moyen de l'originalité fonctionnelle des communautés végétales ? Est-ce que les espèces qui contribuent à la diminution du trait moyen de l'originalité fonctionnelle des communautés dépendent des pollinisateurs pour leur reproduction ? Est-ce qu'on observe une ségrégation spatiale des stratégies des espèces liée à la présence humaine ou à d'autres facteurs ?

Seules les questions concernant la description du phénomène d'homogénéisation biotique en France et les changements de traits moyens ont pu être explorées durant ce séjour à l'ISEM à l'aide d'une réflexion sur la composition taxonomique des communautés végétales (richesse, indice β_{sim}) et sur la composition fonctionnelle (traits fonctionnels, trait moyen des communautés).

Méthodes et Résultats :

Cette étude s'appuie sur l'analyse du jeu de données de l'observatoire Vigie-flore, programme de sciences participatives de Vigie-Nature. Vigie-flore a conduit à l'élaboration d'un protocole standardisé permettant de récolter des données comparables et propose aux botanistes volontaires de suivre les changements de l'abondance des espèces végétales les plus communes en France. Le plan d'échantillonnage systématique conditionne la qualité du suivi et permet de récolter des données (présence et abondance) standardisées, représentatives de la flore du territoire permettant des comparaisons dans l'espace et dans le temps. L'unité d'échantillonnage du programme Vigie-flore est une maille de 1 km² au sein de laquelle les observateurs échantillonnent de façon exhaustive la flore de 8 placettes de 10 m², soit 80 m², elles-mêmes positionnées de façon systématique.

Depuis 2009, la base de données comprend 8 années de relevés floristiques réalisés par 294 observateurs qui ont échantillonné 2965 placettes au sein de 554 mailles situées dans toute la France. Ce sont plus de 2370 espèces végétales qui ont été identifiées (781 genres, 178 familles botaniques) lors de 7981 relevés floristiques.

Lors du séjour à l'ISEM, les analyses ont porté sur la caractérisation des communautés végétales par la richesse, l'indice de diversité β et ses différentes composantes et le calcul des traits moyens des communautés de différents traits fonctionnels. Celles-ci ont porté sur l'ensemble du jeu de données.

Toutes les analyses et les cartes ont été réalisées à l'aide des packages R nlme (v3.1.125,

Pinheiro *et al.* 2016), ggplot2 (v2.1.0, Wickham 2009), sp (v1.2.2, Pebesma *et al.* 2005, Roger *et al.* 2013), maptools (v0.8.39, Roger *et al.* 2016), RColorBrewer (v1.1.2, Erich Neuwirth 2014), maps (v3.1.0, Richard *et al.* 2016), rgeos (v0.3.17, Roger&Rundel 2016), rje (v1.9.0, Robin 2014).

Diversité taxonomique :

Concernant la diversité taxonomique, nous nous sommes intéressés à la diversité α mesurée comme la richesse spécifique des communautés et à la diversité β correspondant au taux de remplacement des espèces dans un gradient spatial et temporel. Une première régression linéaire a été effectuée pour déterminer la variation de la richesse par placette au cours du temps tout en prenant en compte l'emboîtement spatial des placettes au sein des mailles (package nlme v3.1.125, Pinheiro *et al.* 2016). Cette analyse, suivie d'une anova, n'a pas montré de changement linéaire significatif de la richesse spécifique par placette dans le temps (p -value = 0.73), soit pas de changement significatif de la diversité α sur l'ensemble des placettes échantillonnées plus d'une année en France (Figure 1). La représentation spatiale des tendances de la richesse spécifique par placette au cours du temps n'a pas montré de gradient latitudinal (corrélation de Pearson entre les tendances de la richesse spécifique par placettes et la latitude, p -value = 0.09, r pearson = -0.04, R^2 = 0.0016) : les augmentations et diminutions de richesse au cours du temps ne semblent pas structurées spatialement.

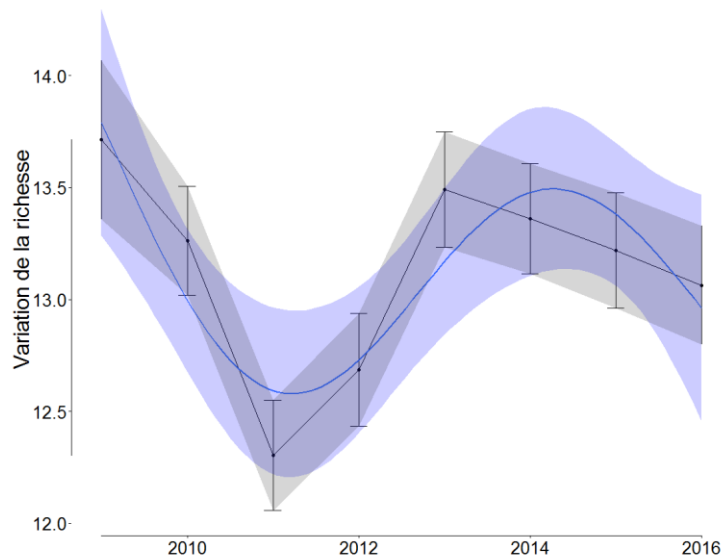


Figure 1 : Variation de la richesse spécifique des 1475 placettes Vigie-flore échantillonnées plus d'une année en France (p -value = 0.73).

Une seconde régression linéaire puis une anova, ont été effectuées pour déterminer la variation de la richesse par maille au cours du temps (package nlme v3.1.125, Pinheiro *et al.* 2016). Cette analyse a montré des changements significatifs de la richesse spécifique par maille dans le temps (p -value = 0.005, estimate= -1.3, standard error=0.5). La richesse locale des communautés végétales des mailles semblent diminuer sur la période d'étude. La représentation spatiale des tendances de la richesse spécifique par maille au cours du temps semble suivre un gradient latitudinal (p -value < 0.01, r pearson = -0.16, R^2 =0.025) : les richesses spécifiques des communautés végétales des mailles du nord de la France,

échantillonnées dans tous les milieux (forêts, prairies, agricoles, etc.), ont plutôt tendance à diminuer quand celles du sud de la France semblent augmenter (Figure 2a et b).

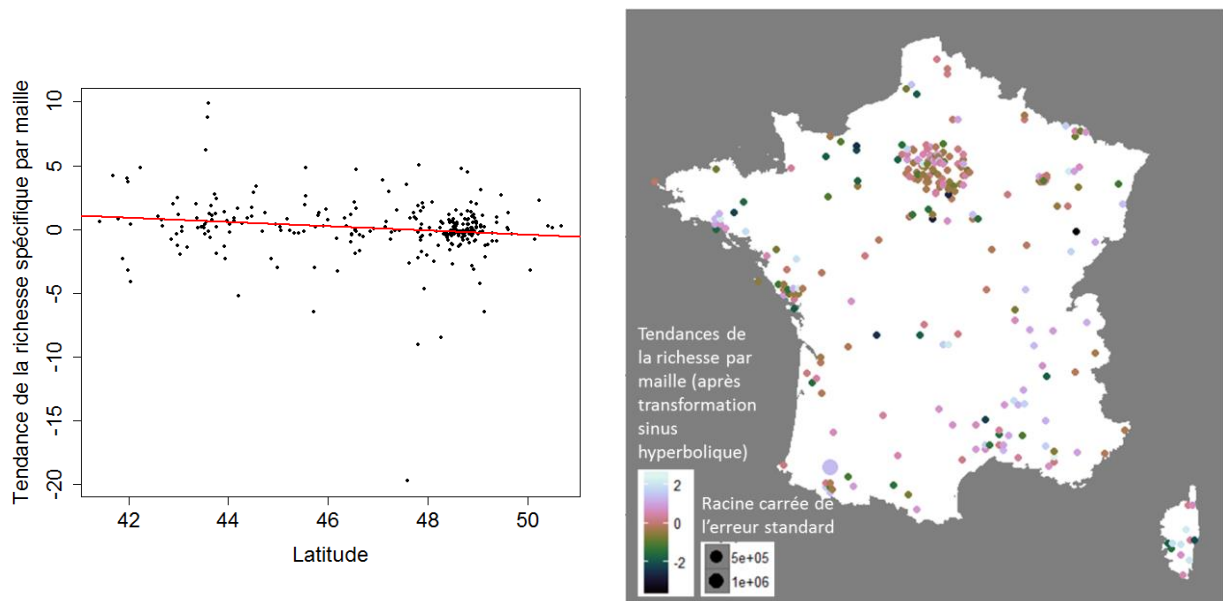


Figure 2 : (a) Gradient latitudinal des tendances des richesses spécifiques des communautés végétales des mailles entre 2009 et 2016 en fonction de la latitude (p -value < 0.01, r Pearson = -0.16, $R^2=0.025$), (b) Cartographie des tendances de la richesse spécifique des mailles Vigie-flore à droite (la largeur des points est fonction de l'erreur standard associée).

Pour décomposer la diversité β (package *vegan* v2.4.1, Oksanen *et al.* 2016), différentes métriques ont été calculées comme le nombre d'espèce gagnées (b) entre t et t+1 dans chaque placette et le nombre d'espèces perdues (c), les moyennes de b et c (respectivement B et C) et le ratio R des colonisations locales versus extinctions locales $R=B/C$. Une métrique de "stabilité" temporelle T a été ensuite calculée avec le nombre d'espèces communes entre t et t+1 (a) et la proportion qu'elles représentent dans la placette: $T=1/ (a/S)$ où S est le nombre total d'espèce entre t et t+1 ($S=a+b+c$), la moyenne de T représente une mesure de "turnover" ou d'instabilité de la flore. L'indice de similarité β a été calculé au niveau de la placette (β_{sim} temporel) et de la maille (β_{sim} spatial) suivant la formule du β_{sim} basé sur l'indice de Simpson (Koleff *et al.* 2003).

Une régression linéaire suivie d'une anova, ont été réalisées pour déterminer d'une part, la variation de la similarité spatiale (au niveau de la maille) au cours du temps, et d'autre part, la variation du nombre moyen d'espèces gagnées et d'espèces perdues au cours du temps. Cette analyse n'a pas montré de changement significatif de la similarité spatiale entre communautés végétales au sein d'une même maille au cours du temps (p -value = 0.33) (Figure 3a), et aucune variation significative du nombre d'espèces gagnées (p -value=0.81) ou perdues (p -value=0.054) par maille (Figure 3b).

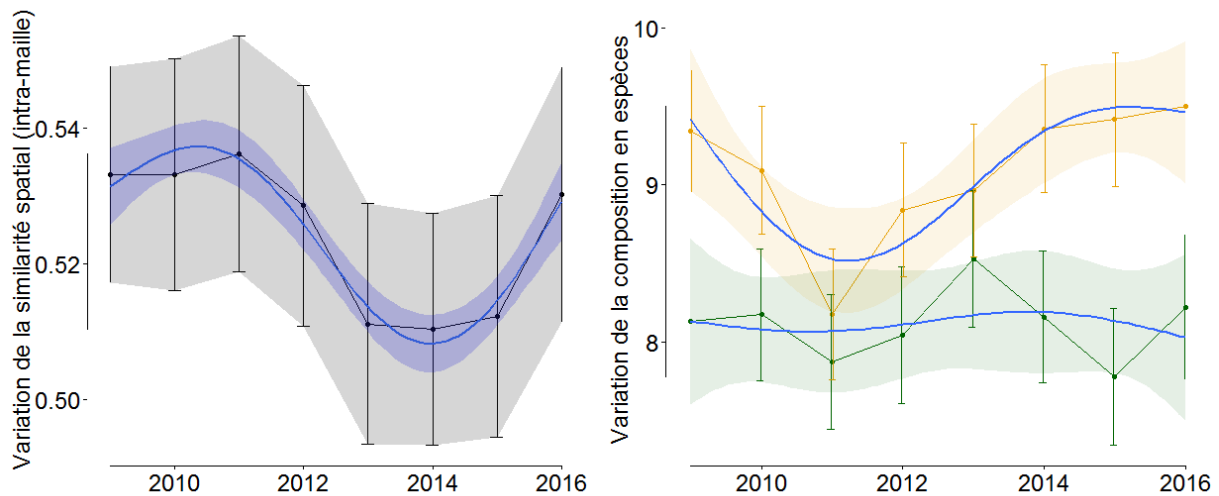


Figure 3 : (a) À gauche, variation de l'indice β_{sim} spatial intra-maille, mesurant la similarité des communautés végétales par maille au cours du temps (p -value = 0.33). (b) À droite, variation du nombre moyen d'espèces gagnées en vert (p -value=0.81) et d'espèces perdues par maille en jaune (p -value=0.054).

Concernant la spatialisation des variations de l'indice de similarité β des communautés végétales, les deux indices : β_{sim} temporel, calculé pour chaque placette entre 2009 et 2016, et β_{sim} spatial calculé pour l'ensemble des placettes de chaque maille année après année, ont été distingués. Une régression linéaire suivie d'une anova, ont été effectuées pour déterminer l'existence d'un gradient latitudinal sur les variations des indices β_{sim} temporel et β_{sim} spatial. Les valeurs de l'indice β_{sim} temporel sont structurées spatialement le long d'un gradient latitudinal (p -value<0.001, estimate=0.0068, standard error = 0.002) : la flore des placettes du nord de la France semblent s'homogénéiser légèrement plus rapidement que celle du sud depuis 2009 (Figure 4a). Cette même analyse n'a pas montré de structure spatiale de l'indice β_{sim} spatial (p -value=0.14, Figure 4b) : spatialement, la similitude taxonomique de la flore de l'ensemble des placettes d'une maille pourrait dépendre plus de paramètres environnementaux locaux que d'une dynamique nationale.

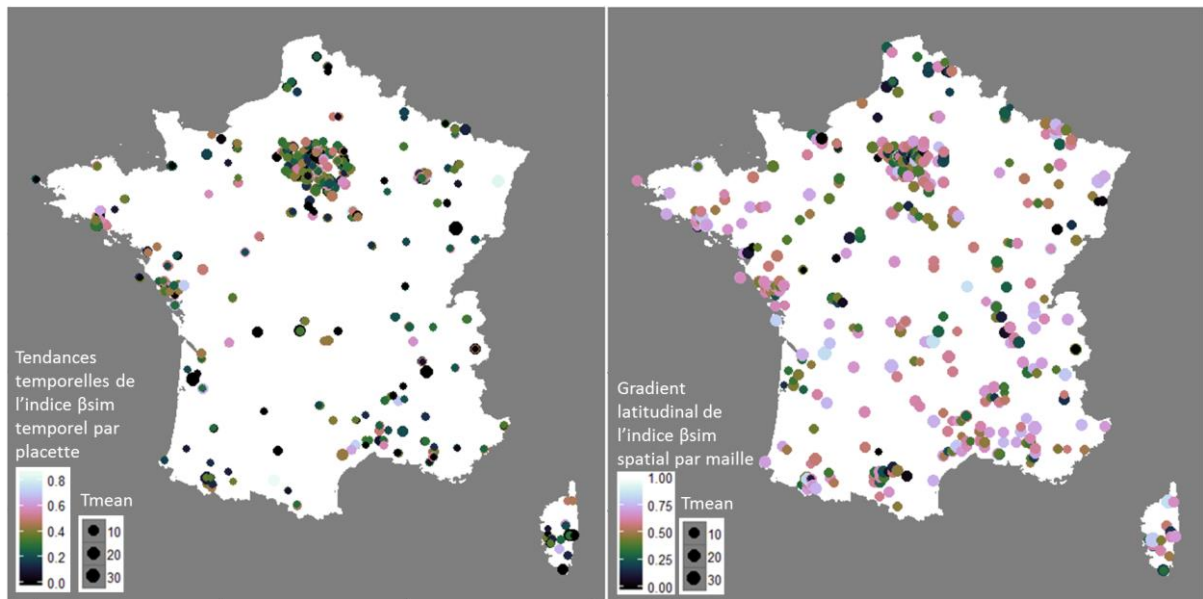


Figure 4 : (a) Cartographie de la variation de l'indice β temporel (similarité entre communautés végétales au sein des placettes au cours du temps, p -value<0.001, estimate=0.0068, standard error = 0.002) à gauche, (b) et de l'indice β spatial (similarité entre communautés végétales au sein des mailles, p -value=0.14) à droite. Si la valeur β_{sim} tend vers 0 : les communautés végétales ne partagent aucune espèce en commun, si β_{sim} tend vers 1 : les communautés végétales sont totalement similaires. La largeur des points dépend de la valeur Tmean, T représentant une mesure de "turnover" ou d'instabilité des communautés végétales (une faible valeur de Tmean signifie que les communautés sont stables au cours du temps, une forte valeur de Tmean lorsque les communautés sont instables).

Diversité fonctionnelle :

Un ensemble de traits fonctionnels a été téléchargé depuis les bases de données CATMINAT, ECOFLORA (Ecological Flora of the British Isles), LEDA (Northwest European flora), BIOLFLOR (Flora von Deutschland), PLANTS (package TR8 v0.9.14, Bocci 2015). Les traits moyens des communautés (« Community Weighted Mean ») ont été calculés à partir des valeurs de plusieurs traits fonctionnels des plantes et de l'abondance relative de chaque espèce dans la communauté (Garnier *et al.* 2004). Notamment, 5 traits ont été définis comme étant les traits capturant l'essentiel des formes et fonctions des plantes (Díaz *et al.* 2016) : la hauteur de la plante, la surface foliaire, la taille de la feuille, la masse foliaire, la masse de la graine. Dans un premier temps, les traits moyens des communautés concernant ces 5 traits fonctionnels ont été calculés pour les communautés végétales de chaque placette. Une régression linéaire suivie d'une anova, ont été réalisées pour déterminer les variations des traits moyens des communautés au cours du temps. Cette analyse n'a pas montré de variation significative des traits moyens des communautés (Figure 5) calculés à partir de la hauteur des plantes (p -value=0.17), la surface foliaire (p -value=0.69), la masse foliaire (p -value=0.64), la taille de la feuille (p -value=0.83), la masse de la graine (p -value=0.57).

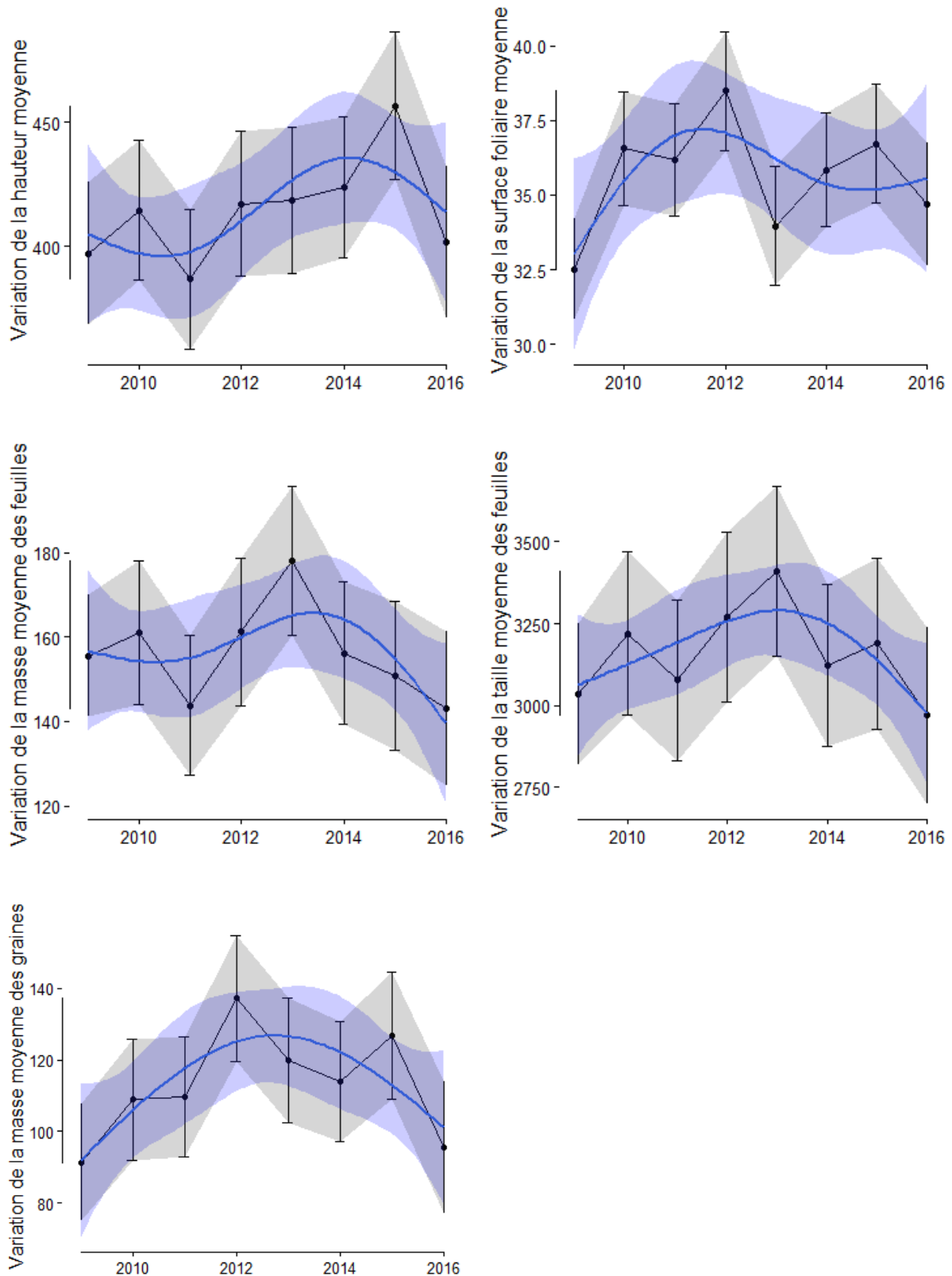


Figure 5 : Variation des traits moyens des communautés calculés pour 5 traits fonctionnels des communautés végétales en France : la hauteur des plantes (p -value=0.17), la surface foliaire (p -value=0.69), la masse foliaire (p -value=0.64), la taille de la feuille (p -value=0.83), la masse de la graine (p -value=0.57).

Nous nous sommes intéressés dans un second temps, à la variation des traits moyens des communautés végétales dans le temps. Les communautés végétales sont-elles composées d'individus d'espèces tolérantes à la chaleur, à l'azote présent dans le sol et à l'humidité ? Dans un contexte de changement climatique, de pressions anthropiques et d'étalement urbain, les communautés végétales pourraient être composées d'espèces de plus en plus tolérantes aux hautes températures et à la présence d'azote dans le sol au cours du temps, et d'espèces de moins en moins dépendantes de l'humidité dans le sol ou atmosphérique pour leur développement. Ces changements de composition des communautés pourraient être dépendants de l'habitat et de la zone biogéographique, soit spatialement distribués. Nous avons donc calculé les traits moyens des communautés végétales pour 4 des indices Ellenberg, l'indice Ellenberg correspondant à la tolérance des espèces végétales à différents paramètres : lumière, température, continentalité, acidité, azote, humidité et salinité. La valeur attribuée aux espèces correspond à un optimum préférentiel pour son développement. Une régression linéaire et une anova, ont été réalisées pour déterminer les variations des traits moyens des communautés de chacun des indices Ellenberg au cours du temps. Cette analyse a mis en lumière une augmentation significative du trait moyen de la température optimale des communautés végétales (p -value <0.0001 , estimate= 0.011906, standard error=0.002613) : les communautés végétales semblent composées d'espèces de plus en plus tolérantes à la chaleur au cours du temps (Figure 6). Cette analyse n'a pas montré de variation significative des traits moyens des communautés pour les 3 autres indices Ellenberg testés (Figure 6): l'humidité atmosphérique (p -value=0.59), l'humidité (p -value=0.18), l'azote (p -value=0.27).

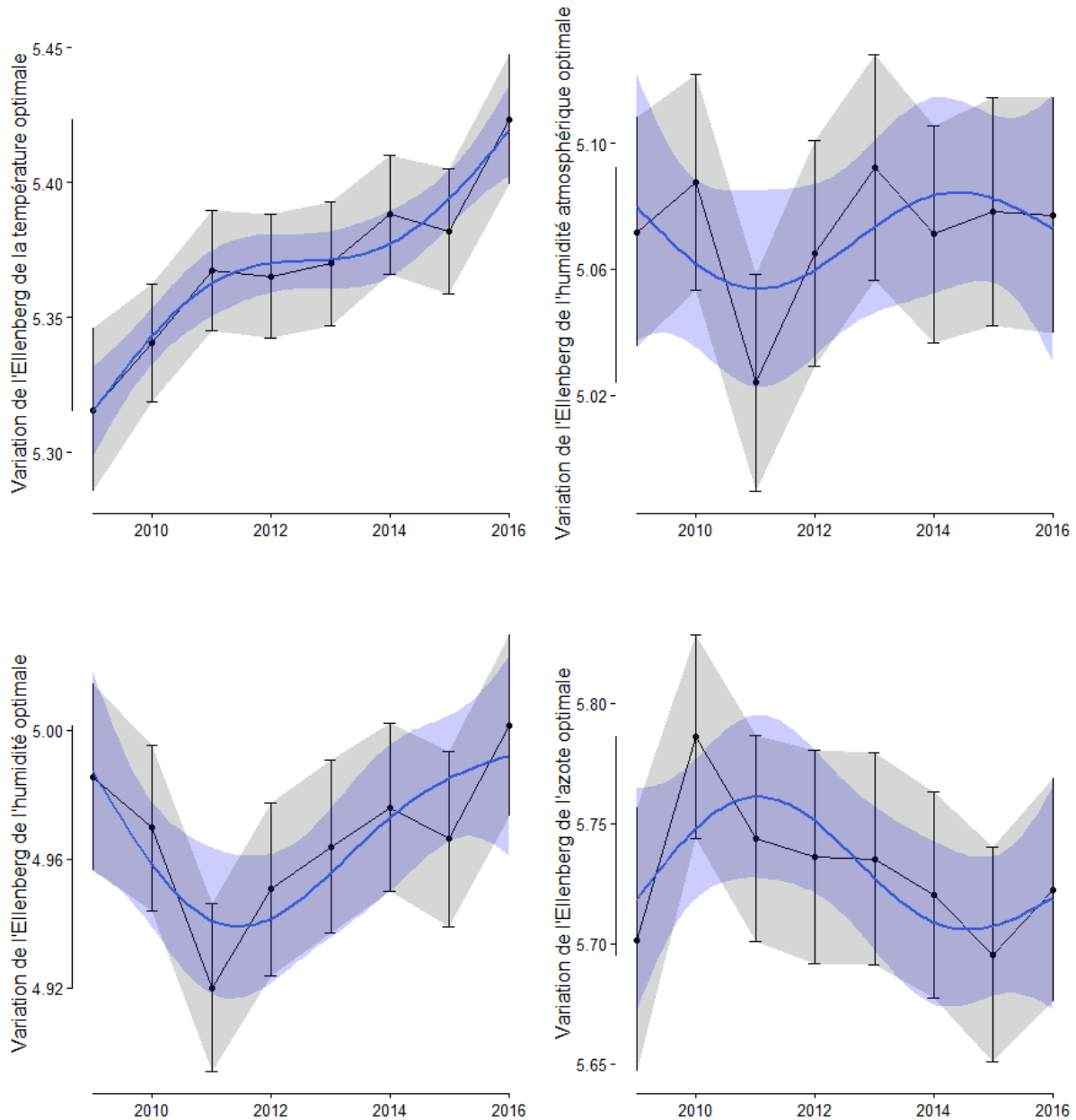


Figure 6 : Variation des traits moyens des communautés végétales en France pour les 4 indices Ellenberg : la température (p -value<0.0001, estimate= 0.011906, standard error=0.002613), l'humidité atmosphérique (p -value=0.59), l'humidité (p -value=0.18), l'azote (p -value=0.27).

Perspectives :

Cette étude a permis d'amorcer une réflexion autour du phénomène d'homogénéisation biotique des communautés végétales en France à l'aide des données floristiques issues de l'observatoire de sciences participatives Vigie-flore. Ces premières analyses semblent montrer que la diversité taxonomique des communautés végétales des mailles change au cours du temps et selon un gradient latitudinal : au nord de la France, la diversité taxonomique à l'échelle de la maille tend à diminuer quand elle semble augmenter au sud de la France. De plus, la flore des placettes du nord de la France semblent s'homogénéiser

légèrement plus rapidement que celle du sud depuis 2009. Enfin, les communautés végétales semblent composées d'espèces de plus en plus tolérantes à la chaleur au cours du temps au vu des résultats des analyses concernant la diversité fonctionnelle.

Cette étude ouvre la voie à tout un champ de perspectives pour approfondir l'exploration des variations de la diversité taxonomique dans un premier temps, en incluant au sein des analyses l'effet de l'habitat et de la latitude ; de la diversité fonctionnelle dans un second temps, en s'intéressant également aux indices de Fridley, de spécialisation (Mobaied *et al.* 2015), à la distinction entre traits d'effets et traits de réponses (Lavorel & Garnier 2002), au calcul d'un trait moyen regroupant l'information de l'ensemble des traits, à la détermination de l'originalité fonctionnelle de chaque espèce, et aux différentes composantes de la *Functional Diversity* (Villéger *et al.* 2008, package FD v1.0-12, Laliberté *et al.* 2014) ; et à la diversité phylogénétique dans un troisième temps. Un champ de recherche reste également à poursuivre quant à la détermination des drivers de la distribution spatiale et temporelle de la flore, de sa dynamique, et de la contribution de chacune des espèces, en croisant les données calculées caractérisant les communautés végétales (richesse, diversité β , CWM, Functional Diversity et ses composantes) avec des données autant climatiques (température, pluviométrie) que géographiques (mode d'occupation du sol, urbanisation, usage de pesticides, Human Influence Index, Human Development Index).

Bibliographie:

- Bocci, G. (2015). TR8: an R package for easily retrieving plant species traits. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(3):347-350, R package version 0.9.14
<http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12327>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., ... & Garnier, E. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171.
- Douglas Bates, Martin Maechler, Ben Bolker, Steve Walker (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.
[doi:10.18637/jss.v067.i01](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01).
- Erich Neuwirth (2014). RColorBrewer: ColorBrewer Palettes. R package version 1.1-2.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., ... & Neill, C. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.
- Koleff, P., Gaston, K. J., & Lennon, J. J. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3), 367-382.
- Laliberté, E., Legendre, P., and B. Shipley. (2014). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.
- Mobaied, S., Machon, N., & Porcher, E. (2015). Ecological specialization and rarity indices estimated for a large number of plant species in France. *Data in brief*, 3, 165-168.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, R. Minchin P, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E and Wagner H (2016). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-1. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Pebesma, E.J., R.S. Bivand, 2005. Classes and methods for spatial data in R. R News 5 (2), <http://cran.r-project.org/doc/Rnews/>.

Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D and R Core Team (2016). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-128, <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.

Richard A. Becker, Allan R. Wilks. R version by Ray Brownrigg. Enhancements by Thomas P Minka and Alex Deckmyn. (2016). maps: Draw Geographical Maps. R package version 3.1.0.

Robin Evans (2014). rje: Miscellaneous useful functions. R package version 1.9.

Roger D. Peng with contributions from Duncan Murdoch and Barry Rowlingson; GPC library by Alan Murta (2013). gpclib: General Polygon Clipping Library for R. R package version 1.5-5. <https://CRAN.R-project.org/package=gpclib>

Roger S. Bivand and Nicholas Lewin-Koh (2016). maptools: Tools for Reading and Handling Spatial Objects. R package version 0.8-39.

Roger Bivand and Colin Rundel (2016). rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source (GEOS). R package version 0.3-17.

Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301.

Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York, 2009.

Vigie-flore : dix ans de relevés

Texte : Gabrielle MARTIN
Dessins : Lisa CHAUVIN

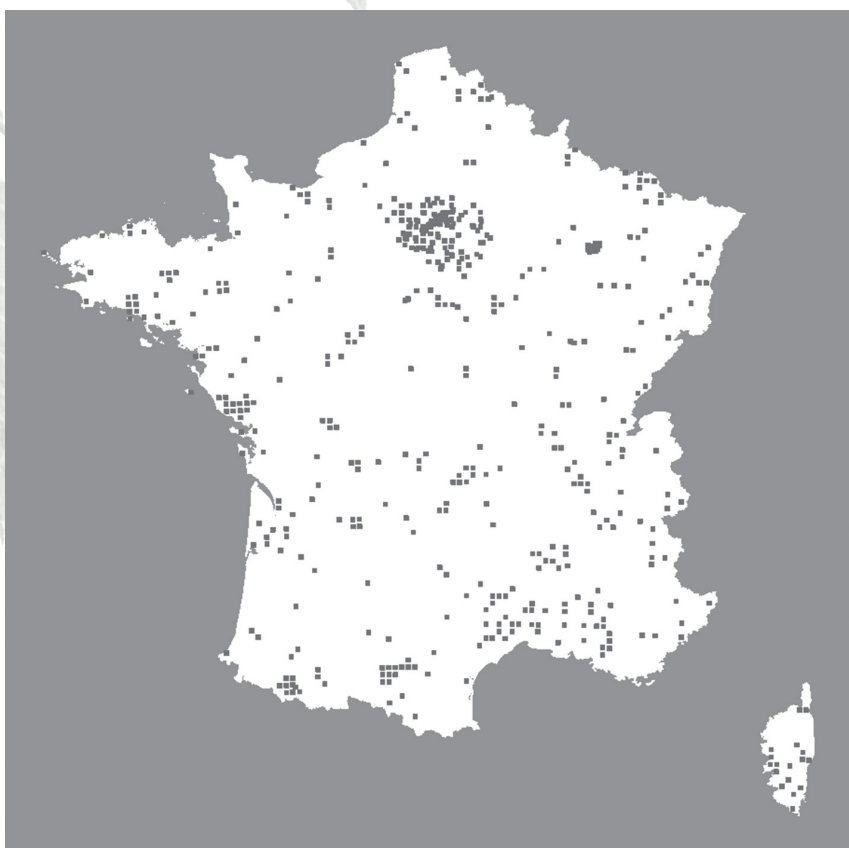
Les données récoltées par les bénévoles de l'observatoire Vigie-flore permettent de faire un premier bilan sur l'évolution de la flore sauvage en France.

Intérêts et nécessité de réaliser des suivis

De nombreux travaux montrent des changements importants de la biodiversité au cours des dernières décennies, aussi bien pour des espèces considérées comme rares que pour des espèces considérées comme communes. Des espèces, dont certaines très communes (comme les oiseaux spécialistes des milieux agricoles en France), voient leurs effectifs chuter tandis que d'autres envahissent des régions entières (certaines espèces exotiques par exemple).

Les données d'observations standardisées, c'est-à-dire collectées en suivant un protocole d'échantillonnage constant et formant un échantillon représentatif du territoire, manquent pour quantifier exactement ces phénomènes et des travaux ont mis en lumière la nécessité de réaliser des suivis à larges échelles spatiales et temporelles sur différents groupes taxonomiques.

Lancé en 1989 par le Muséum national d'Histoire naturelle et des associations partenaires, l'ensemble d'observatoires citoyens Vigie-Nature résulte de la collaboration entre des équipes de recherche qui fournissent des protocoles et analysent les données, et des réseaux d'observateurs bénévoles qui récoltent les données.



Carte des 584 mailles Vigie-flore échantillonnées depuis 2009.



Ces observatoires reposent d'une part sur des protocoles rigoureux, permettant de récolter des données standardisées, comparables, porteuses d'informations sur l'état de la biodiversité et les conditions locales (météorologiques, degré d'urbanisation ou de fragmentation de l'habitat, etc.) et, d'autre part, sur le nombre et donc la force d'échantillonnage des observateurs bénévoles. L'objectif est triple : scientifique par l'évaluation des variations d'abondance des espèces dans les communautés et la recherche des causes de ces variations (changements globaux liés aux activités humaines, à la fragmentation des habitats ou aux changements climatiques, modification de pratiques...); pédagogique par la valeur d'éducation et de sensibilisation ; politique par l'élaboration d'indicateurs de biodiversité, synthèse des informations sur l'état moyen de la biodiversité dans des conditions et à un instant donnés.

Le programme Vigie-flore

Depuis 2009, 321 observateurs bénévoles participent au programme Vigie-flore, le suivi de la flore sauvage en France. Ces observateurs sont des amateurs ou professionnels de la botanique, d'âges variés et de professions diverses ; certains se sont initiés à la reconnaissance de la flore en s'impliquant dans ce suivi. Ils observent et identifient les plantes sauvages une fois par an sur les mailles qui leur ont été attribuées. À ce jour, 584 mailles ont été échantillonnées. La maille est l'unité d'échantillonnage du programme Vigie-flore, représentant un carré d'1 km de côté au sein duquel sont définies 8 placettes de



Tanacetum vulgare.

10m² chacune, sur lesquelles se font les relevés. À raison d'une maille tous les 10 km en France, 5 525 mailles sont proposées pour le suivi de la flore sauvage. Les observateurs choisissent une ou plusieurs de ces mailles sur le site internet et, une fois par an, d'avril à août en fonction de la localisation des sites en France, ils font l'inventaire des plantes sur chaque placette. Ce protocole permet d'obtenir des données de présence des espèces végétales ainsi que des données d'abondance, une mesure précieuse pour évaluer la variation temporelle de présence des espèces. La standardisation de l'observation des plantes permet également de réaliser des comparaisons dans l'espace et dans le temps de la flore échantillonnée. C'est cette propriété essentielle qui permet d'analyser finement les changements de la flore en France.



Tendances temporelles des espèces abondantes

Un peu plus d'un tiers de la flore française a été échantillonnée sur 3 118 placettes Vigie-flore par les observateurs, ce qui correspond à 2 428 espèces de plantes. Seule une petite partie d'entre elles, les espèces communes, sont des espèces pour lesquelles suffisamment de données ont été collectées pour calculer leur tendance temporelle.

Environ 40% des 550 espèces les plus communes présentent une variation, soit en augmentation (125 espèces), soit en diminution (121 espèces).

Par exemple, les espèces annuelles *Vulpia myuros*, *Avena barbata*, *Blackstonia perfoliata*, *Anisantha madritensis*, *Gnaphalium uliginosum*, *Chaenorrhinum minus*, *Buglossoides arvensis*... sont des espèces en augmentation en France depuis 2009 alors que *Crepis foetida*, *Bromus racemosus*, *Bromus secalinus*, *Solanum nigrum*, *Kickxia spuria*, *Anthriscus caucalis*... sont actuellement en déclin. La garance voyageuse, *Rubia peregrina*, n'a pas changé au cours du temps pendant les dix dernières années !

Les communautés végétales face au changement climatique

Le changement climatique est considéré comme une menace importante pour la biodiversité et une cause de modifications dans la composition des communautés. Plusieurs réponses des espèces à l'évolution du climat ont été documentées dans la littérature scientifique, parmi lesquelles des variations de taille de population localement sans déplacement, surtout pour des espèces présentant de faibles capacités de dispersion (**autochores** et **barochores**, en particulier) et des décalages de l'aire de distribution en latitude (vers le nord dans notre hémisphère, notamment pour des espèces herbacées forestières de plaine) et en altitude (vers le haut, pour des espèces forestières de montagnes comme *Actaea spicata*, *Arunacus dioicus*, *Buxus sempervirens*, *Cardamine heptaphylla*, *Cardamine pentaphyllos*, *Daphne laureola*, *Galeopsis tetrahit*, *Fagus sylvatica*, *Sanicula europaea*, *Sorbus aria*...). Cependant, même pour ces espèces, le déplacement de l'aire de distribution est généralement à la traîne du changement climatique et on parle alors de retard ou de dette climatique. Des travaux en France ont montré une dette climatique des oiseaux et des papillons : les communautés se déplacent vers le nord mais avec un retard de, respectivement, 212 et 135 km par rapport à l'avancée du réchauffement climatique. En ce qui concerne les plantes,



Les mots pour le dire

Autochore : adj., se dit d'une plante dont la dissémination des semences est assurée par la plante elle-même.

Barochore : adj., se dit d'une plante dont la dissémination des semences s'effectue par gravité.

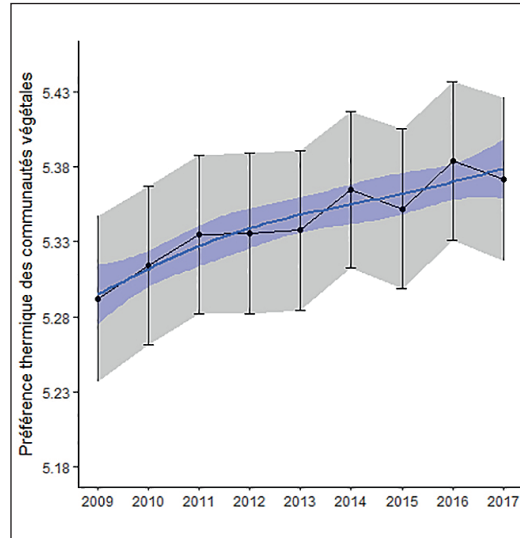
Galeopsis tetrahit.

d'autres travaux ont mis en évidence une certaine inertie des communautés végétales forestières à suivre le changement climatique en plaine.

Récemment, les données du programme Vigie-flore ont permis l'étude des changements de la préférence thermique des plantes depuis 2009 et dans tous types d'habitats en France. La préférence thermique des plantes, c'est-à-dire la gamme optimale de températures pour l'installation et la survie d'une espèce, semble augmenter en France depuis 2009. Les espèces changent au sein des communautés, celles qui se maintiennent et qui s'installent dans un endroit sont celles dont la préférence thermique est plus élevée. Cette augmentation paraît être en lien avec l'augmentation des températures : les communautés végétales des sites ayant subi un différentiel de température élevé depuis 2009 sont celles qui ont subi un réarrangement fort des espèces pendant cette période, avec un déclin des espèces les moins tolérantes à la chaleur au profit d'espèces plus tolérantes. Les réarrangements semblent concerner principalement des espèces annuelles : celles qui présentent une préférence thermique élevée seraient en augmentation à l'échelle nationale ; c'est le cas, par exemple, d'*Avena barbata*, *Anisantha madritensis*, *Echinochloa crus-galli*, *Kickxia elatine*...

Ces résultats mettent en lumière la capacité de la flore à se recomposer en réponse, entre autres, aux changements climatiques ; reste à déterminer la vitesse à laquelle ces changements ont lieu.

Détecter les possibles enjeux pour la flore et les groupes taxonomiques en interaction, comme les insectes pollinisateurs, semble important pour permettre d'élaborer des stratégies de conservation (par exemple, la mise en place de corridors écologiques facilitant le déplacement des espèces en réponse au changement climatique). L'analyse régionale des données, quand la pression d'échantillonnage le permet,



Tendance temporelle de la préférence thermique des communautés végétales depuis 2009. Les points noirs et les barres noires correspondent respectivement aux moyennes et aux écarts-types des observations ; la courbe en gris et la bande grisée qui l'entoure correspondent à une estimation de la tendance temporelle par un modèle, et l'erreur de cette estimation. La préférence thermique des communautés végétales est une variable à 9 classes (0 à 9). Ne sont représentées ici que les valeurs centrales de la préférence thermique des communautés végétales pour lesquelles on observe une variation significative.

pourrait mettre en lumière des spécificités différentes et orienter ces recommandations localement.

Comment participer au suivi Vigie-flore ?

Mis en place en collaboration avec l'association des botanistes francophones Tela Botanica, Vigie-flore est un observatoire de sciences participatives de Vigie-Nature. La participation à ce programme représente une opportunité pour tout observateur bénévole de s'impliquer dans un suivi de biodiversité pour améliorer la connaissance et adapter la conservation, de contribuer à un programme de recherche et à la création d'indicateurs de biodiversité. Pour participer au suivi Vigie-flore, botanistes amateurs, professionnels ou observateurs intéressés, vous pouvez vous rendre sur le site internet du programme Vigie-flore : <http://vigienature.mnhn.fr/page/vigie-flore> ou envoyer un courriel à : vigie-flore@mnhn.fr.

Chaque année, les observateurs du programme Vigie-flore et les personnes intéressées sont invités à une journée de restitution des résultats du programme, d'échanges autour de la botanique et d'herborisation. ■



Remerciements aux 321 observateurs bénévoles qui, chaque année, effectuent des relevés partout en France, aux Agences Nationales de la Recherche BLUE et QDIV, qui ont participé financièrement à la mise en œuvre de ce projet, à l'Agence Régionale de la Biodiversité ARB-IdF (Natureparif) qui participe à l'organisation des rencontres annuelles des observateurs du programme Vigie-flore, à Nathalie Machon et Emmanuelle Porcher, directrices du programme Vigie-flore, pour leur relecture de cet article.



National Plant Monitoring Scheme

Monitoring our wild flowers

Newsletter - Summer 2018

Welcome

Welcome to the 2018 National Plant Monitoring Scheme newsletter! 2017 was another good year for the scheme as volunteers continued to sample the UK countryside, helping us to understand how our environment might be changing, and what this means for our wild plants. This newsletter is a partnership extravaganza, with lots of news about how NPMS methods are being embedded within the landscape monitoring plans of several large land-owning or land management organisations. Great news about the future of the scheme is also revealed!

Introduction

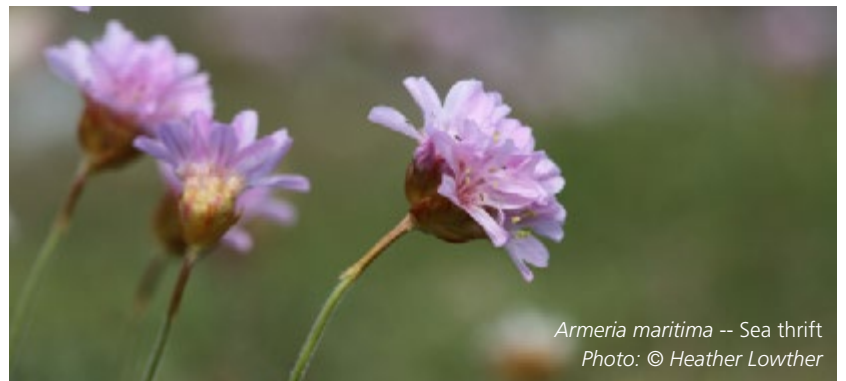
Surveyor enthusiasm throughout 2017 continued to overwhelm us, and we hope that we have kept pace with all of your questions, data submissions and requests! Last year we were able to make squares available across the UK to around 200 surveyors on our waiting list, which is another great stride forward for our survey.

Great news for the NPMS!

The NPMS partnership spent a lot of time over the winter negotiating the next 5 years of the scheme, and funding from JNCC has now been secured until 2023. We have lots of exciting things planned for this next 5 year phase, including various updates to the website, hopefully making it easier for surveyors to view data and interpret them.

The next phase of the scheme will also see a big focus on learning how to get the most from the plant community data that are so carefully collected by NPMS volunteers, and, by 2023, we expect to see NPMS data being used in national indicators of plant diversity in the UK countryside!

You can keep up-to-date with our research outputs at:
www.npms.org.uk/content/conservation-and-research



Armeria maritima -- Sea thrift
Photo: © Heather Lowther



Follow us on Twitter @theNPMS
to help spread the word

Find us on 

THIS ISSUE:

- p.1 Great news for the NPMS
- p.2 New partnership working for the NPMS
- p.3 Rare, scarce and unusual: an overview of some interesting NPMS finds
- p.7 NPMS all a-flit in Omagh!

New partnership working for the NPMS

Throughout the last three years interest in the NPMS from large land holding organisations, such as the National Trust, and the protected landscapes network has been growing. As shown in last year's newsletter, there is a large overlap between our squares and, e.g., the National Trust; another large number of squares fall within National Parks and AONBs.

Over the next five years the NPMS partnership will be working with a number of organisations to increase volunteer support and NPMS coverage in targeted areas which may be regarded as geographically remote, and which often have a prevalence of some of the upland habitats for which we have fewer plant community records.

Some plans are still under development, but we are very pleased to be working with the Galloway and Southern Ayrshire UNESCO Biosphere Reserve and with the South West Scotland Environmental Information Centre to deliver more training and support to volunteers in this area, with the ambition of enhancing NPMS coverage and creating a strong network of NPMS volunteers. Similarly we are working with the Cumbria Biodiversity Data Centre, and over the next five years we hope to see increased training and a number of coastal squares, particularly in the Solway AONB region, being adopted by volunteers.

Plans are also underway with the Yorkshire Dales National Park and this has already resulted in two training days and a number of new recruits to the scheme. We are currently finalising plans with other national parks and really hope that this approach will see new surveyors accessing the scheme, thus helping to build our understanding of what is happening to wild plant communities in some of our most iconic landscapes.

Notes from Cranborne Chase AONB

"Cranborne Chase AONB has eleven NPMS squares, and all bar one have been allocated to volunteers. This perhaps reflects the fact that the landscape of the AONB constantly beckons you and asks you to explore. One of the great things about the scheme is its accessible nature. Over a third of the 1200 NPMS volunteers say they are new to biological recording. The way the scheme is designed and the support materials provided help beginners to get involved.

Volunteers have told us that the scheme is helping them to discover new places on their doorstep and helping them understand their local environment more."

And the surveyor perspective...

"As the weather warms up the diversity of flora within the Cranborne Chase AONB is starting to show. Over the bank holiday I enjoyed a wonderful walk in my local woods, the warm air scented with bluebells and primroses. Jack by the Hedge and Stitchwort acted as a white foil to the blue hues with red campion accessorising the colour palette. My evening walks around the village continue to bring me joy. The hedges and road verges are full of violets, celandine and some early purple orchids. Sadly the windflower has gone over. In a few weeks time I will be taking my annual walk onto the downs to revel in the diversity of orchids. All of this is a gentle reminder that this year I will be revisiting my NPMS square soon."

An update from the Cumbria Biodiversity Data Centre

CBDC is developing new biological recorders with the National Trust in Whitehaven and the Solway Coast AONB. They have already begun their identification training and have started making plant and animal records of the things that they see "on their doorstep". When looking at the NPMS squares we noticed that 4 of them are "on the doorstep" of our 2 existing projects. Thus we have extended our existing programmes of local training to include NPMS. CBDC will be able to support the volunteers to practice surveying. We hope that this investment at the beginning of the square surveying as well as incorporating it into something that is locally relevant will encourage the volunteers to continue to take part in the NPMS." – Deb Muscat, Manager, CBDC



NPMS data in 2017

The NPMS continues to grow, and last year there were over 1000 visits to 448 1 km squares by volunteers, resulting in almost 2000 plots. The NPMS database overall now contains information on around 3200 plots! It's clear that this resource is increasingly becoming one of the most comprehensive databases on British plant communities in existence, and all thanks to your efforts! We have also been extremely pleased by the number of volunteers who have commented on their improved understanding and appreciation of habitats as a result of their NPMS surveys

Website and app updates

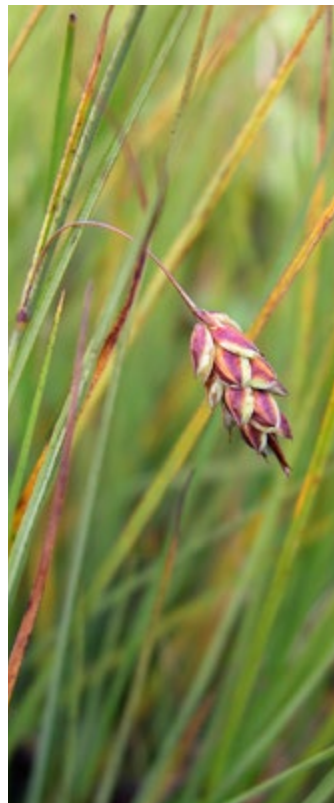
Recent updates to the website have focused on improving the transition of squares and plots between surveyors – clearly an important part of the long-term nature of our survey. Changes to the display of squares, plots and samples through the website will also be mobilised later in the year, making the display less cluttered as the fruits of our labours accumulate! A move to a new website hosting platform should also be complete by the time this newsletter is released, and is expected to result in significant speed improvements. A new version of the app is currently being tested – watch out for an update alert on your phones or tablets!

Plant and habitat training in 2017

Twenty-two NPMS training workshops were held last year, with around 175 volunteers attending. Again, this year, we have had a number of workshops on offer, varying from introductions to the NPMS methodology, to walks focused on the identification of NPMS Indicator species. Don't forget that a selection of NPMS habitat ID videos are also available at: <http://tombio.uk/NPMShabitats> courtesy of the Field Studies Council and Nick Law.

Rare, scarce and unusual: an overview of some interesting NPMS finds

Although the NPMS 1 km squares were purposefully weighted towards rare types of land cover in the UK, the nature of random sampling means that the majority of plots recorded will be of relatively common plant communities and typical species, these obviously being most likely to turn up in a randomly placed quadrat. However, rare and interesting finds are still possible, and the number of volunteers and plots that the NPMS is very fortunate to have across the UK means that unexpected and rare plants will occasionally turn up. All NPMS plots are incredibly useful for documenting change in the countryside, and the set of plots that the scheme is accumulating is certainly the largest of its kind ever collected by voluntary activity in the UK; however, we thought that a brief look at some of the more unusual finds would make a nice topic for a newsletter article! Monitoring the occurrence of these scarcer species will certainly be fascinating for those volunteers lucky enough to have them in their plots; for the rest of us, the simpler pleasure of understanding plant communities and change in the countryside will have to suffice!



Carex limosa - Bog Sedge
Photo: Pete Stroh

Rarities

Sorbus arranensis – This is one of the rarest trees in the UK, with only a handful in existence. The whitebeams are renowned for “microspecies” diversity, and this lineage has been recorded by Jackie Kemp and Sarah Cowan on Arran.

Numerous other nationally uncommon species have been recorded by NPMS recorders in their plots. For example, Bog Sedge (*Carex limosa*) – 5 plots; Grey mouse-ear (*Cerastium brachypetalum*) – 1 plot, Broad-leaved spurge (*Euphorbia platyphyllus*) – 1 plot; Snakes-head Fritillary (*Fritillaria meleagris*) – 1 plot; Childing Pink (*Petrorhagia nanteuili*) – 1 plot; Small Cranberry (*Vaccinium microcarpum*) – 1 plot; and Alpine Speedwell (*Veronica alpina*) – 1 plot. No doubt all the recorders involved were pretty pleased to find these gems in their plots, and we hope that they will continue to monitor their abundance over the coming years.

Orchids

A perennially popular group of plants, NPMS recorders are providing an insight into the relative frequency of our commonest species at the metre scale. The most commonly encountered species is the Common Spotted Orchid (*Dactylorhiza fuchsii*) – 86 records; with Heath Spotted Orchid (*Dactylorhiza maculata*) – 44 records – and Pyramidal Orchid (*Anacamptis pyramidalis*) and Early Purple Orchid (*Orchis mascula*) tied on 17 apiece. Rarer sightings in plots include Chalk Fragrant Orchid (*Gymnadenia conopsea*), and the Early Marsh Orchid subspecies *Dactylorhiza incarnata* ssp. *coccinea*, a variant often found in machair or damp dune slacks.



Orchis mascula - Early Purple Orchid.
Photo: R. Stewart (IWNHAS)



Dactylorhiza maculata - Heath Spotted-orchid.
Photo: P. Shannon



Anacamptis pyramidalis - Pyramidal Orchid
Photo: O. Pescott

Invasive alien plants

The work of NPMS recorders not only contributes to the early detection of potentially invasive alien plants, but also contributes to the evidence for or against such species out-competing native vegetation. Interesting records in this area include a record of Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) – recorded in Notts by Murray Hart. This is often considered one of the most invasive species worldwide, being a human health hazard due to its highly allergenic pollen.

Many other aliens of concern have also been recorded, including Water Fern (*Azolla filiculoides*) – 8 records; Canadian Pondweed (*Elodea canadensis*) – 11 records; Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) – 7 records; Japanese Knotweed (*Fallopia japonica*) – 4 records; and Himalayan Balsam (*Impatiens glandulifera*) – 160 records.

Understanding your fieldwork: a route to continuous improvement for the scheme?

NPMS volunteers have made it possible to collect large amounts of data on wild plants across the UK, year after year, so that we can track changes in habitat quality and species distribution. The information you provide can help identify causes of species declines and inform conservation policy. It is therefore important to ensure that the support and guidance we provide enables you to collect the best data you can, to help ensure reliable results.

For this reason, we want to find out more about your experience of doing the NPMS survey. We are keen to understand which aspects you find easy to do and are most confident in, and which parts are confusing or challenging. We are particularly interested in how you have interpreted the survey guidance, and in any difficulties you have come across. This will help us to identify improvements we can make to the guidance and the support we provide. Look out for a link to an online questionnaire that we will send to you this month! As NPMS volunteers you are the experts in using the survey, so we very much value your responses to this.

We are also interested in undertaking some field observations of NPMS volunteers. This will take place in south-west England next season, and will enable us to gain further insights into the repeatability of the NPMS method in different habitats. Detail about these sessions will be sent out to south-west volunteers in the coming months. If you are interested in being involved, please contact alison.smith@plantlife.org.uk



Surveyor. Photo: Plantlife

Sunny Days and Bumblebees on the NPMS

**Reflections from Aoibhinn Corrigan,
NPMS volunteer**

For me, the National Plant Monitoring Scheme is a lot more than getting outside to record plants, preferably when the sun is shining.

My square is less than 10 miles from where I grew up, yet it has taken me down winding country lanes I have never before visited. It has taken me beyond the road-side view of 'just another field' to the hidden wet grasslands, rivers and hedgerows that lie within, boasting of species that you would never know were there by looking over the gate at the blanket of green grass.

While the scheme has taught me much about plant identification and has made me take a closer look at places I may not expect to be so interesting, there is another very important element for me. This is not just a chance to record plants but also the chance to see and record the pollinating insects that call these places home. When I look at the flowering plants within my square, while I see them for their own beauty and existence, it immediately makes me think of the insects that will visit them and the beautiful relationship between the two. I have quite a big soft spot for bumblebees and getting the chance to not only record the plants but to watch the bees and other insects, going about their business, paying a visit to each flower is an added bonus. It gives me the chance to add a few more species records on my [iRecord app](#), in a place that I would otherwise have no reason to visit.

Our flowering plants are so reliant on their insect visitors for pollination and so many insects such as bees, butterflies and hoverflies, depend on flowers for pollen nectar to feed themselves and their larvae. For me, this is one of the reasons I find the National Plant Monitoring Scheme so important, our flowering plants are all you can eat buffets for the insects I adore recording and watching. There is an enduring friendship between the plants and insects and without it, one simply wouldn't exist without the other. In a landscape that grows ever harsher, to see some of our most delicate species working together to survive is a pleasure to both watch and record.

The NPMS and Vigie-flore: Vive la différence or long live the similarity?

The French have been running a similar scheme to the NPMS, Vigie-flore, since 2009, here we interview Gabrielle Martin, scheme coordinator and PhD researcher at the National Museum of Natural History in Paris.

Can you describe the aims of Vigie-flore?

The citizen science monitoring scheme Vigie-flore aims to monitor plant species in France. It aims to detect changes in the abundances of our most common species, as well as changes in community composition. It also aims to find the causes of these changes (e.g. global changes like climate change, but also local issues such as urbanization, fragmentation, and agricultural practices) and to analyse the impacts of these different factors on our flora.

How long has the scheme been running?

The scheme began in 2009, and this year is our 10th sampling season!

Who are the main organisations in France that support the scheme?

The scheme was set up at the Centre of Ecology and Conservation Sciences (CESCO) of the National Museum of Natural History (Paris), and it is co-organised by the association Tela Botanica, the network of French speaking botanists.

Are there differences between the NPMS and Vigie-flore?

Each observer chooses their 1km square. In this square, 8 plots are defined systematically. Each plot is made up of 10 one metre subplots. Observers record all vascular plants in each subplot and a species' abundance is estimated by the frequency of a species across the 10 subplots.

Also, we meet all observers once a year, often at the beginning of spring, to talk about the protocol, results, some hard-to-ID species groups, to practice botany together, and to share some food specialities from each observer's locality!



How long have you been involved, and what is your role?

I have been involved in Vigie-flore since November 2011. I started off analysing the data with Emmanuelle Porcher and Nathalie Machon (our directors) and organising the observers' network, corresponding via the internet to share results and organizing some field trips in different regions in France with my colleagues. After 4 years I started a PhD analysing the Vigie-flore dataset. My involvement did not change so much with this shift, I still organise the observers' network, organise field trips, and share the results of the program. The main shift has been towards improving the analyses undertaken.

The PhD sounds like a real challenge – what has been your main discovery from analysing the data?

When I started the PhD, I benefited a lot from my field experience, botanical knowledge and observer feedback. These helped me to address questions and to take care of some important details. The main discovery we have made was to detect a temporal change of plant communities in response to climate warming, detectable over only nine years. We highlighted a fast increase in the thermal preference of plant communities in lowlands due to increases in the frequency of annual and warm-adapted species (for example *Atriplex patula*, *Avena barbata*, *Anisantha madritensis*, *Blackstonia perfoliata*, *Bromus arvensis*, *Chaenorrhinum minus*, *Echinochloa crus-galli*, *Galium parisense*, *Gnaphalium uliginosum*, *Kicksia elatine*, *Lithospermum arvense*, *Sagina apetala*, *Tripleurospermum inodorum*, *Vulpia myuros* etc.). We are trying to identify differences between habitats, and the possible consequences of these changes for our flora and for plant-pollinator interactions.

What have you liked most about working on Vigie-flore?

All the parts of my work! From field trip and botanical records, data analyses, to the observers' meeting and general botanical passion sharing!

Thanks Gabrielle, and the best of luck with your PhD defence and for the future of Vigie-flore!

NPMS all a-flit in Omagh!

Volunteer and NMNI employee Lorna Somerville relates the discovery of a new site for Marsh Fritillary in Northern Ireland

Back in 2016, myself and Julie Corry, Biodiversity Officer for Fermanagh & Omagh District Council, set up an NPMS survey square outside Omagh in County Tyrone, Northern Ireland. The square had a good range of habitat with lowland meadow, hedgerow, wet woodland and marsh and fen. At the time, we were delighted to find an abundance of Devil's-bit Scabious *Succisa pratensis* growing in one of our plots, one classified by us as "Acidic fens, flushes, mires and springs". This plant is of course the larval food of the Marsh Fritillary, *Euphydryas aurinia*. Marsh Fritillary is a Northern Ireland Priority Species and is protected under the EC Habitats Directive. Could this be a new site for the Marsh Fritillary in Ireland?

Roll on to late May 2018, during a glorious spell of hot sunny weather, and I joined Julie and her colleague Sarah-Jane Beacom, to resurvey the square, hoping to once again find lots of Devil's-bit Scabious in one of the plots. This plant is not on the indicator list but as there was so much growing in the plot, we had recorded its presence. Its flowers, which resemble purple pom-poms or pin cushions can be seen later in the summer season, but we were able to identify the rosette of opposite, undivided and untoothed, hairy leaves.

There were quite a few butterflies, hoverflies and bees buzzing around, and we were all trying to photograph any other species we encountered to submit as biological records. Sarah-Jane asked us to look at a brown moth she had spied. We were all absolutely amazed to find not a moth but an adult Marsh Fritillary butterfly, freshly emerged and basking in the morning sun! On closer inspection of the surrounding vegetation we discovered a pupae clinging to a leaf of Devil's-bit Scabious, with the most intricate pattern in white, pale blue, black and

mustard. Both these finds were within our NPMS plot! This was a first sighting for us all and a new Marsh Fritillary record for the country. There are now plans for Butterfly Conservation Northern Ireland to search for larval webs in the area later in the summer season. The attention to detail required by the NPMS clearly yields dividends!, wellies obligatory...



Euphydryas aurinia - Marsh Fritillary.
Photo: L. Somerville



Succisa pratensis - Devil's-bit Scabious,
the Fritillary's food plant
Photo: L. Somerville

E-mail: support@npms.org.uk

www.npms.org.uk

We would like to take this opportunity to thank all of the stakeholders that attended workshops in England, Wales and Scotland and have supported the NPMS in 2017. The Field Studies Council, Richard Burkmar, Charlie Bell, Nick Law, Andrew van Breda, Karolis Kazlauskis, Brenda Harold and parish councils across England and Wales have also provided much valued assistance in numerous ways.

Abstract

To what extent do changes in biotic and abiotic factors caused by human activities influence community composition and declines or increases in species abundance? Many changes are documented in the scientific literature mainly in particular spaces and habitats, at a local scale and/or on a particular type of species. In this thesis, I have mobilized the citizen science tool, coupled with methodological approaches to the creation of indicators, and analytical approaches to the study of biodiversity datasets on long-term monitoring schemes, to characterize the temporal and spatial responses of the common flora to climate change and to the decline of pollinators. This work has been carried out on a national scale and in all types of habitats. Five questions were addressed: (1) Can we detect a response of plant communities to climate change in France? (2) How do the methodological construction choices of the species temperature index influence the detectability of plant communities' response to climate change? (3) Do plant communities of different habitat types have different responses to climate change? (4) Are the temporal trends of the most common plant species also influenced by the decline of pollinators? (5) How to evaluate the pollination services at national scale and detect a spatial pattern in an agricultural environment? I have shown for the first time that a reshuffling of plant communities in response to climate change can be detected at the national level in France, in all habitat types, mainly on the lowlands and over a short period of time (2009-2017). This reshuffling of plant community composition results from mean increases (in abundance) of warm-adapted species (regardless of lifespan, but also with annuals only ; not for perennials). These trends appear to be more pronounced in farmland and grasslands. For the first time, this work also highlighted mean declines of common, pollinator-dependent plant species at the national scale over the past decade, with consequences on community composition. Methodological inputs were also proposed to complement the understanding of species responses to climate change and to assess the effectiveness and variability of the pollination services at the national level. First, the comparison of methodological construction choices for the species temperature index provided new information to understand changes in flora related to climate change and to take into account local adaptation and plasticity of annual species. Second, pollination effectiveness and stability were mapped for the first time at a departmental resolution in France and were related to habitat quality for pollinators and to agricultural intensity. This work, which reports rapid changes in wild flora at the national level and identifies plausible mechanisms, has direct consequences for conservation. Finally, it provides additional evidence that the participation of volunteers in nature observation can help to document ongoing changes in fauna and flora.

Keywords

Plant community ecology, common flora, wild species, cultivated crops, long-term monitoring, national scale (France, Great Britain), temporal scale, citizen science, climate change, plant-pollinator relationships, species temperature index, level of pollinator dependence crops, conservation biology.

Résumé

Dans quelle mesure des changements des facteurs biotiques et abiotiques causés par les activités humaines influencent la composition des communautés et les déclin ou les augmentations en abondance des espèces ? De nombreuses modifications sont documentées dans la littérature scientifique principalement dans des espaces et des habitats particuliers, à une échelle locale et/ou sur un type d'espèces particulières. Dans cette thèse, j'ai mobilisé le formidable outil que sont les programmes de sciences participatives, couplé à des approches méthodologiques de création d'indicateurs, et analytiques d'étude de jeux de données de biodiversité sur des suivis à long terme, pour caractériser les réponses temporelle et spatiale de la flore commune au changement climatique, d'une part, et au déclin des pollinisateurs, d'autre part. Ce travail a été réalisé à l'échelle nationale et dans tous types d'habitats. Cinq questions ont été abordées: (1) Peut-on détecter une réponse des communautés végétales au changement climatique en France ? (2) Comment les choix méthodologiques de construction de l'indice de préférence thermique des espèces influencent la détectabilité de la réponse des communautés végétales au changement climatique ? (3) Les communautés végétales des différents types d'habitats présentent-elles des disparités de réponse au changement climatique ? (4) Les tendances temporelles des espèces constituant la flore commune sont-elles aussi influencées par le déclin des pollinisateurs ? (5) Comment évaluer le service de pollinisation à l'échelle nationale et détecter un patron spatial en milieu agricole ? J'ai montré pour la première fois qu'une recomposition des communautés végétales en réponse au changement climatique pouvait être détectée à l'échelle nationale en France, dans tous les types d'habitats, principalement en plaine et sur une courte période de temps (2009-2017). Ce remaniement des communautés végétales est lié à une augmentation moyenne (en abondance) des espèces à préférence thermique élevée (tous cycles de vie confondus ainsi qu'une tendance identique pour les espèces annuelles mais pas pour les pérennes). Ces tendances semblent être plus marquées dans les milieux agricoles et prairiaux. Ces travaux ont également montré pour la première fois un déclin moyen (en abondance) des espèces communes dépendantes des pollinisateurs pour leur reproduction à l'échelle nationale au cours de la dernière décennie, avec des conséquences sur la composition des communautés. Des apports méthodologiques ont également été proposés pour compléter la compréhension des réponses des espèces au changement climatique et pour évaluer l'efficacité et la variabilité du service de pollinisation au niveau national. Dans un premier temps, la comparaison des choix méthodologiques de construction de l'indice de préférence thermique a apporté des informations nouvelles pour comprendre les modifications de la flore en réponse au changement climatique et tenir compte de l'adaptation locale et de la plasticité des espèces annuelles. Dans un second temps, l'efficacité et la stabilité du service de pollinisation ont été cartographiées pour la première fois en France à une résolution départementale et ont été reliées à la qualité des habitats pour les pollinisateurs et l'intensité de l'agriculture. Ces travaux, qui font état de changements rapides au sein de la flore sauvage à l'échelle nationale et identifient des mécanismes plausibles, ont des conséquences directes pour la conservation. Ils apportent enfin une preuve supplémentaire, que la participation des observateurs bénévoles à l'observation de la nature peut contribuer à révéler les bouleversements en cours qui s'opèrent sur la faune et la flore.

Mots-clés

Écologie des communautés végétales, flore commune, espèces sauvages, espèces cultivées, suivi à long terme, échelle nationale (France, Grande-Bretagne), échelle temporelle, sciences participatives, changement climatique, relations plantes-pollinisateurs, indice de préférence thermique des espèces, niveau de dépendance des cultures aux pollinisateurs, biologie de la conservation.